

Нина Михайловна Чернова
Александра Михайловна Былова

Общая экология



Издательство: Дрофа

Год: 2004

Страниц: 416

Учебник по курсу общей экологии предназначен для студентов биологических факультетов педвузов. В книге учитываются как требования действующих государственных стандартов в области содержания биологического образования, так и развитие теоретических проблем современной экологии. Учебник содержит разделы, излагающие основные вопросы экологии организмов, сообществ, популяций, экосистем и эволюции биосферы, историю взглядов и современные концепции.

Книга может быть полезна широкому кругу учителей, работников образования и специалистов других областей, интересующихся основами современной экологии.

Оглавление

Предисловие.....	4
Глава 1. Краткая история экологии	6
Глава 2. Организм и среда. Общие закономерности.....	17
2.1. Экологические факторы.....	17
2.2. Адаптации организмов.....	19
2.3. Общие законы действия факторов среды на организмы	19
2.4. Принципы экологической классификации организмов.....	26
2.5. Активная и скрытая жизнь	29
Глава 3. Важнейшие абиотические факторы и адаптации к ним организмов.....	34
3.1. Температура	34
3.1.1. Температурные границы существования видов	35
3.1.2. Температура тела и тепловой баланс организмов.....	38
3.1.3. Температурные адаптации пойкилотермных организмов.....	40
3.1.4. Температурные адаптации гомойотермных организмов.....	50
3.1.5. Экологические выгоды пойкилотермии и гомойотермии.....	56
3.1.6. Сочетание элементов разных стратегий.....	57
3.2. Свет	60
3.2.1. Солнечная радиация	60
3.2.2. Экологические группы растений по отношению к свету и их адаптивные особенности.....	62
3.2.3. Свет как условие ориентации животных	67
3.3. Влажность	72
3.3.1. Адаптация растений к поддержанию водного баланса	72
3.3.2. Экологические группы растений по отношению к воде	77
3.3.3. Водный баланс наземных животных	82
3.4. Основные пути приспособления живых организмов к условиям среды	87
Глава 4. Основные среды жизни и адаптации к ним организмов.....	89
4.1. Водная среда обитания. Специфика адаптации гидробионтов.....	89
4.1.1. Экологические зоны Мирового океана	89
4.1.2. Основные свойства водной среды	90
4.1.3. Некоторые специфические приспособления гидробионтов.....	100
4.2. Наземно-воздушная среда жизни.....	104
4.2.1. Воздух как экологический фактор для наземных организмов.....	104
4.2.2. Почва и рельеф. Погодные и климатические особенности наземно-воздушной среды.....	110
4.3. Почва как среда обитания.....	113
4.3.1. Особенности почвы	113
4.3.2. Обитатели почвы	117
4.4. Живые организмы как среда обитания.....	123
Глава 5. Адаптивные биологические ритмы.....	129
5.1. Суточный ритм	130
5.2. Приливно-отливные ритмы и синодические ритмы	135
5.3. Годичные ритмы	137
5.4. Фотопериодизм.....	139
Глава 6. Адаптивная морфология организмов.....	142
6.1. Жизненные формы растений	144
6.2. Жизненные формы животных	152
Глава 7. Биоценозы.....	156
7.1. Понятие о биоценозе	156
7.2. Структура биоценоза.....	161

7.2.1. Видовая структура биоценоза	161
7.2.2. Пространственная структура биоценоза	169
7.2.3. Экологическая структура биоценоза	174
7.3. Отношения организмов в биоценозах	175
7.3.1. Отношения хищник-жертва, паразит-хозяин	175
7.3.2. Комменсализм.....	180
7.3.3. Мутуализм.....	181
7.3.4. Нейтрализм, аменсализм.....	183
7.3.5. Конкуренция	184
7.3.6. Трофические связи	189
7.3.7. Топические связи.....	191
7.3.8. Форические связи	192
7.3.9. Фабрические связи	194
7.4. Экологическая ниша.....	195
7.5. Ценогические стратегии видов	202
Глава 8. Популяции	203
8.1. Понятие о популяции в экологии.....	203
8.2. Популяционная структура вида	205
8.2.1. Степень обособленности популяций	205
8.2.2. Классификация популяций	209
8.3. Биологическая структура популяций	211
8.3.1. Половая структура популяций	211
8.3.2. Возрастная структура популяций	213
8.3.3. Пространственная структура популяций растений и животных	225
8.4. Этологическая структура популяций животных	238
8.5. Динамика популяций	255
8.5.1. Биотический потенциал	255
8.5.2. Рождаемость.....	256
8.5.3. Смертность	258
8.5.4. Стратегии выживания популяций.....	260
8.5.5. Расселение	261
8.5.6. Темпы роста популяции.....	262
8.5.7. Динамика ценопопуляций растений	265
8.5.8. Гомеостаз популяций	267
8.6. Регуляция численности популяций в биоценозах	276
8.6.1. Модификация и регуляция популяций.....	276
8.6.2. Инерционная и безынерционная регуляция.....	282
8.6.3. Типы динамики численности популяций.....	285
8.6.4. Механизмы динамики численности	287
8.6.5. Влияние ослабления или усиления пресса хищников на динамику популяций и структуру сообществ	292
8.6.6. Математическое моделирование в экологии	296
Глава 9. Экосистемы	300
9.1. Понятие об экосистемах. Учение о биогеоценозах.....	300
9.2. Поток энергии в экосистемах	305
9.3. Биологическая продуктивность экосистем	311
9.3.1. Первичная и вторичная продукция.....	311
9.3.2. Правило пирамид.....	312
9.3.3. Распределение биологической продукции.....	316
9.4. Динамика экосистем.....	319
9.4.1. Циклические изменения.....	319
9.4.2. Сукцессии и дигрессии	321

9.5. Агрэкосистемы.....	332
Глава 10. Биосфера.....	338
10.1. Понятие о биосфере.....	338
10.1.1. Распределение жизни в биосфере.....	341
10.1.2. Живое вещество.....	342
10.2. Геохимическая работа живого вещества.....	343
10.3. Стабильность биосферы.....	346
10.4. Развитие биосферы.....	354
Предметный указатель.....	372
Рекомендуемая учебная литература.....	388

Предисловие

Данному учебнику предшествовало два издания учебного пособия по экологии, написанного авторами для студентов биологических факультетов педвузов и широко апробированного в учебных заведениях страны начиная с 1980 г.

В основу положены курсы лекций, читаемых в разных вариантах в Московском педагогическом государственном университете. Программы, отвечающие проблематике общей экологии, были введены в вузы с конца 60-х годов XX в., и тогда остро ощущался недостаток учебной литературы по этой дисциплине. Прикладные вопросы экологии излагались студентам в курсе «Охрана природы», который был введен значительно раньше и был уже достаточно обеспечен учебниками. Поэтому перед авторами стояло несколько задач: 1) отобрать материалы, необходимые и достаточные для ознакомления студентов с наиболее фундаментальными основами данной научной области; 2) связать их с тем кругом знаний о живой и неживой природе, которые обеспечиваются программами смежных курсов (ботаники, зоологии, физиологии и др., в том числе и курсом «Охрана природы»); 3) сделать изложение достаточно популярным и доступным широкому кругу читателей, имея в виду именно ориентацию на профессию учителя.

Общая концепция предмета и отдельные вопросы широко обсуждались с коллегами – преподавателями многих других педвузов страны на ежегодных четырехмесячных курсах по повышению квалификации в области экологии, введенных при МПГУ (тогда МГПИ) с 1975 г. Авторы надеются, что частично выполнили поставленные задачи, так как два последовательных издания «Экологии» (М.: Просвещение, 1980, 1988), выпущенные достаточно большим тиражом (в сумме около 100 тыс. экземпляров), разошлись по стране и во многих педвузах в течение более двух десятилетий служили одним из основных учебных пособий по данной дисциплине. Книга оказалась полезной также школьным учителям и ряду других специалистов.

За прошедшие десятилетия положение с учебной литературой по экологии сильно изменилось. Появился ряд фундаментальных переводных сводок, а также широкий спектр

отечественных изданий, предназначенных для разных категорий учебных заведений. В большинстве из них экология принимается в ее расширительном современном значении – не только как наука об основных законах связей и устойчивости живой природы в окружающей среде, но и как вся сфера экологических проблем человечества во всех без исключения областях жизни, включая социальные. При таком широком подходе и при обилии учебных изданий, большая часть которых имеет компилятивный или специальный характер, вновь возникают затруднения с отбором необходимой и достаточной информации для систематизированной и экологически грамотной подготовки учителя. Изменились и учебные планы педвузов. В соответствии с вновь принятыми государственными стандартами для биологических факультетов они включают теперь, кроме общей экологии, отдельные курсы по социальной экологии и рациональному природопользованию. Таким образом, появилась возможность более глубоко и систематизированно обсуждать и научные, и прикладные вопросы в этой области знаний, включая методические проблемы экологического образования. Этому служат также различные факультативы и спецкурсы, разработанные во многих педвузах. Однако проблема учебника по основополагающему курсу общей экологии по-прежнему остается актуальной, так как он должен соответствовать действующим программам и быть ориентированным на специфику естественнонаучной и профессиональной подготовки учителей биологии. Переводные сводки служат превосходными справочниками, но не подходят для сжатого освоения курса. Среди отечественных изданий наиболее близкими по объему информации являются недавно появившиеся учебники по экологии академика И. А. Шилова (М.: Высшая школа, 1997) и профессора Н. К. Христофоровой (Владивосток: Дальнаука, 1999). Оба эти хорошие пособия ориентированы, однако, на классические университеты, готовящие биологов-исследователей, в связи с чем имеют соответствующую структуру и стиль научных обзоров. Необходимость специального и популярного издания для экологической подготовки учителей-биологов остается.

Подготавливая издание настоящей книги как учебника по общей экологии, авторы не ставили перед собой задачу полной переработки содержания. Фундаментальные положения любой естественной науки не устаревают, однако новые знания меняют аспекты рассмотрения отдельных проблем, расширяют и углубляют систему взглядов. Поэтому в текст внесен ряд дополнений, а некоторые разделы написаны заново. Значительно перестроена структура книги, и почти вдвое увеличен иллюстративный материал. Авторы постарались учесть все отклики и пожелания на предшествующие издания и искренне благодарны всем, кто принял участие в их обсуждении. Надеемся также на ответную реакцию читателей и на настоящий учебник. Выражаем

признательность своим коллегам, с которыми обсуждались многие вопросы данного и смежных курсов: профессорам Н. И. Шориной, В. М. Константинову, В. М. Галушину, И. Х. Шаровой, Н. А. Кузнецовой, доцентам И. А. Жигареву, В. Т. Бутьеву, М. Е. Черняховскому.

Авторы надеются, что учебник будет полезен не только студентам биологических факультетов педвузов, но и широкому кругу учителей, а также представителям других специальностей, интересующимся научными основами экологии и занимающимся популяризацией знаний.

Глава 1. Краткая история экологии

Экология – это наука о связях, поддерживающих устойчивость жизни в окружающей среде. Жизнь – самое сложное явление в окружающем нас мире. Ее изучает множество наук, складывающихся в совокупности в дифференцированную и многоплановую систему биологии. Однако и достижения многих других, не биологических наук (например, механики, оптики, коллоидной химии, физической географии и т. д.) вносят свой вклад в понимание жизни. Экология в этой многоликой системе знания о природе занимает свое, особое место. В центре ее внимания не только биологические объекты, но и те условия, которые необходимы для их существования. Поэтому экология, имея корни в биологии, вторгается и в другие области знания, пытаясь постичь законы взаимодействия живых и неживых систем. Как отдельная наука экология начала оформляться всего около полутора столетий назад и прошла бурный путь развития, в течение которого способствовала формированию представлений о сложности и вместе с тем упорядоченности организации жизни на Земле.

Представления о том, что живые существа не только реагируют на изменения окружающей среды, но и материально взаимодействуют с ней, сформировались еще в глубокой древности. Естественно, что в разные времена суть этих взглядов была различной. «Текут наши тела, как ручьи, и материя вечно обновляется в них, как вода в потоке», – писал древнегреческий философ Гераклит. «Жизнь – это вихрь, – утверждал известный зоолог начала XIX столетия Ж. Кювье, – направление которого постоянно и который увлекает всегда молекулы того же сорта, но где индивидуальные молекулы входят и постоянно выходят таким образом, что форма живого тела для него более существенна, чем материя».

В науке прочно утвердилось представление, что обмен веществ является одной из самых фундаментальных характеристик жизни. С философской точки зрения живые организмы относятся к так называемым открытым системам, которые поддерживают себя

за счет потоков вещества и энергии из окружающей среды. На вопрос о значимости обмена веществ для живой природы впервые попытался ответить в середине прошлого столетия известный физик Э. Шредингер. Он показал, что таким образом организмы компенсируют увеличение энтропии (т. е. перехода молекул тела в хаотическое состояние за счет теплового движения), поддерживая упорядоченность своей организации, и тем самым противостоят смерти.

Другие фундаментальные свойства жизни, относящиеся к связям с окружающей средой, – это способность к отражению и адаптациям, т. е. реакции на изменение условий и возможность подстраивания к ним в определенных рамках. В этих реакциях большое значение имеют не только материально-энергетические, но и информационные потоки. Таким образом, связи, поддерживающие жизнь на Земле, не случайно оказались объектом внимания отдельной науки – экологии.

Наука экология сформировалась не сразу и имела длительную предысторию развития. Ее обособление представляет собой естественный этап роста знаний о природе.

Накопление сведений об образе жизни, зависимости от внешних условий, характере распределения животных и растений началось очень давно. Первые попытки обобщения этих сведений мы встречаем в трудах античных философов. Аристотель (384–322 до н. э.) описал свыше 500 видов известных ему животных и рассказал об их поведении: о миграциях, зимней спячке, строительной деятельности, способах самозащиты и т. п. Ученик Аристотеля, «отец ботаники» Теофраст Эрезийский (371–280 до н. э.) привел сведения о зависимости формы и роста растений от разных условий, почвы и климата.

В средние века интерес к изучению природы ослабевает и заменяется господством богословия и схоластики. Великие географические открытия в эпоху Возрождения, колонизация новых стран послужили толчком к развитию систематики. Описание растений и животных, их внешнего и внутреннего строения, разнообразия форм – главное содержание биологической науки на ранних этапах ее развития. Первые систематики – А. Цезальпин (1519–1603), Д. Рей (1623–1705), Ж. Турнефор (1656–1708) и другие сообщали и о зависимости растений от условий произрастания или возделывания. Аналогичные сведения накапливались и о поведении, повадках, образе жизни животных. Постепенно к таким сведениям начали проявлять особый интерес.

Описания жизни животных и растений получили название «естественной истории» организмов. В XVIII в. известный французский естествоиспытатель Ж. Бюффон (1707–1788) выпустил 44 тома «Естественной истории», где он впервые утверждал, что влияние

условий (пищи, климата, гнета одомашнивания и т. п.) может стать причиной изменения («вырождения») самих видов.

Помимо накопления сведений об отдельных видах, начали формироваться представления и о глобальных зависимостях в распределении растений и животных. Этому послужили материалы, собираемые во время путешествий, посвященных изучению далеких стран. В XVIII в. много таких путешествий было организовано и по неизведанным краям России. В трудах С. П. Крашенинникова (1711–1755), И. И. Лепехина (1740–1802), П. С. Палласа (1741–1811) и других российских географов и натуралистов указывалось на связь изменения климата, растительности и животного мира на обширных пространствах страны. Первые попытки выявить общие закономерности во влиянии климата на растительность земного шара принадлежат немецкому естествоиспытателю А. Гумбольдту. Его труды (1807) положили начало развитию нового направления в науке – биогеографии. А. Гумбольдт ввел в науку представление о том, что «физиономия» ландшафта определяется внешним обликом растительности. В сходных климатических условиях у растений разных таксономических групп вырабатываются сходные «физиономические» формы, и по распределению и соотношению этих форм можно судить о специфике физико-географической среды. Появились первые специальные работы, посвященные влиянию климатических факторов на распространение и биологию животных, например книга немецкого зоолога К. Глогера об изменениях окраски птиц под влиянием климата (1833). К. Бергман выявил географические закономерности в изменении размеров теплокровных животных (1848). А. Декандоль в «Географии растений» (1855) обобщил все накопленные сведения о влиянии отдельных факторов среды (температуры, влажности, света, типа почвы, экспозиции склона) на растения и обратил внимание на их повышенную пластичность по сравнению с животными.

Вся первая половина XIX в. характеризовалась нарастанием интереса к взаимодействию организмов с «условиями». Еще в 1809 г. в «Философии зоологии» французский естествоиспытатель Ж.-Б. Ламарк провозгласил идею эволюции всего живого мира, его постоянного развития от простого к сложному. Одной из причин разнообразия форм на пути этого развития он считал «влияние условий», необходимость для всего живого приспособляться к условиям среды. Важную роль условий в выживании и изменениях видов подчеркивал и другой известный французский зоолог Ж. Сент – Илер (1772–1844).

Идеи «единства» организмов с условиями их жизни развивал и горячо защищал профессор Московского университета К. Ф. Рулье (1814–1858). Он пропагандировал необходимость особого направления в зоологии, посвященного всестороннему изучению

жизни животных, их сложных отношений с окружающим миром, подчеркивая роль этих отношений в судьбе видов. К. Ф. Рулье впервые обратил внимание на сходство внешнего строения у разных видов, ведущих сходный образ жизни в той или иной среде («земляные», «водные», «воздушные» и др.), положив начало изучению жизненных форм в животном мире. Выделяя «явления жизни особи» и «явления жизни общей» (в том числе «жизнь в товариществе» и «жизнь в обществе»), он, по существу, наметил ряд будущих подразделений экологии. К. Ф. Рулье глубоко повлиял на направление и характер работ своих учеников, которые составили в последующем блестящую плеяду русских натуралистов-экологов (Н. А. Северцов, А. Ф. Миддендорф, А. Н. Бекетов и др.).

В 1859 г. появилась книга Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Ч. Дарвин показал, что «борьба за существование» в природе, под которой он подразумевал все формы противоречивых связей видов со средой, приводит к естественному отбору, т. е. является движущим фактором эволюции. Стало ясно, что взаимоотношения самих живых существ и связи их с неорганическими компонентами среды («борьба за существование») – большая самостоятельная область исследований. Поэтому не случайно, что вскоре после выхода в свет книги Ч. Дарвина были сделаны попытки оценить сущность и назвать это новое направление.

Термин «экология» ввел известный немецкий зоолог Э. Геккель (1834–1919), который в своих трудах «Всеобщая морфология организмов» (1866) и «Естественная история миротворения» (1868) впервые попытался дать определение сущности новой науки. Слово «экология» происходит от греческого слова *oikos*, что означает «жилище», «местопребывание», «убежище». Э. Геккель определял экологию как «общую науку об отношениях организмов к окружающей среде, куда мы относим в широком смысле все условия существования. Они частично органической, частично неорганической природы, но как те, так и другие... имеют весьма большое значение для форм организмов, так как принуждают приспосабливаться к себе». По Э. Геккелю, экология представляет собой науку о «домашнем быте» живых организмов, она призвана исследовать «все те запутанные взаимоотношения, которые Дарвин условно обозначил как «борьбу за существование». Среди других названий новой науки в XIX в. часто употреблялось название «экономия природы». Этот термин подчеркивал проблему естественного баланса, «равновесия видов», которая и сейчас является одним из важнейших вопросов экологии.

Ч. Дарвин вычленил три основных направления в борьбе за существование организмов: отношения с физической средой, с особями своего вида, с особями других

видов. Выживают и дают потомство не все родившиеся особи, а лишь те, которые способны выдержать напор среды. Теорией естественного отбора Ч. Дарвин переключил внимание со связей «организм – среда» на то, что происходит среди множества организмов в борьбе за существование. Тем самым он фактически заложил основы популяционного мышления, однако в зарождавшейся экологии эти идеи получили развитие только в XX в.

Основным направлением оформившейся науки продолжало оставаться изучение адаптации видов к условиям существования, причем любой организм рассматривался как типичный представитель своего вида. Однако накопление данных привело к пониманию более сложной организации жизни. В 1877 г. немецким гидробиологом К. Мёбиусом (1825–1908) была выдвинута концепция биоценоза. На основе изучения устричных банок Северного моря он обосновал представление о биоценозе как глубоко закономерном сочетании организмов в определенных условиях среды. Биоценозы, или природные сообщества, по Мёбиусу, обусловлены длительной историей приспособления видов друг к другу и к сходной экологической обстановке. Таким образом, оформилось представление, что живая природа, помимо видов, представленных организмами, состоит из закономерно складывающихся надорганизменных систем – биоценозов, вне которых организмы не могут существовать, поскольку нуждаются в связях друг с другом. В недрах экологии стало вычлняться особое – биоценотическое направление, задачей которого было изучение закономерностей формирования и функционирования сообществ.

Изучение сообществ потребовало разработки методов количественного учета, оценки соотношений видов в биоценозах. Впервые это было сделано гидробиологами для планктона (Гензен, 1887), а затем – для донной фауны. В начале XX в. количественные методы учета стали применять и к наземной фауне.

Особое место в биоценологических исследованиях заняло изучение растительного покрова. Изучая вслед за А. Гумбольдтом закономерности распределения растений по климатическим зонам, ботаники стали более подробно связывать набор видов и их облик с условиями местообитаний. В 90-х годах появилась сводка датского ботаника Е. Варминга «Ойкологическая география растений», развивавшего представления о жизненных формах видов и типах растительного покрова. В то же время оформляется учение о растительных сообществах – фитоценозах, которое вскоре обособилось в отдельную область ботанической экологии. Большую роль в этом сыграли труды российских ученых С. И. Коржинского и И. К. Пачосского, назвавшего новую науку «фитосоциологией». Среди западных ботаников ее развитию способствовали работы А. Кернера, А. Гризебаха и др. Позднее учение о фитоценозах трансформировалось в фитоценологию и геоботанику. На

примере растений были вскрыты многие принципы организации сообществ. Американский ботаник Ф. Клементс в 1910–1911 гг. разработал концепцию динамики фитоценозов, ставшую основой дальнейших представлений о законах формирования и развития сообществ.

Для развития идей общей биоценологии в первой половине XX в. большое значение имели в нашей стране фитоценологические исследования Г. Ф. Морозова, В. Н. Сукачева, Б. А. Келлера, Л. Г. Раменского, В. В. Алехина, А. П. Шенникова и др., за рубежом – К. Раункиера в Дании, Г. Дю Рие в Швеции, И. Браун-Бланке в Швейцарии. Были созданы разнообразные системы классификации растительности на основе морфологических (физиономических), эколого-морфологических, динамических и других особенностей сообществ, разработаны представления об экологических индикаторах, изучены структура, продуктивность, динамические связи фитоценозов.

В 20-е годы начала оформляться новая область экологической науки – популяционная экология. Истоки этого направления – в демографии, описаниях роста народонаселения (*популюс*– народ). Внимание к проблеме увеличения численности людей привлек еще в конце XVIII в. английский пастор Т. Мальтус, указавший на геометрический характер этого роста. Он считал, что со временем в связи с этим человечеству могут грозить различные беды. Бельгийский математик П. Ф. Ферхюльст в 1838 г. вывел так называемую логистическую формулу, демонстрирующую замедление роста народонаселения при высокой плотности. В 20-х годах XX в. ее переоткрыл американец Р. Перл. В этот период повысилось внимание к поиску закономерностей в изменениях численности видов. Во многом этому способствовали запросы практики – острая необходимость разработки основ борьбы с видами-вредителями и видами-конкурентами в сельском и лесном хозяйстве, истощение запасов ряда ценных промысловых животных, открытие роли некоторых диких животных в распространении паразитов и возбудителей болезней человека и домашнего скота. Представления о популяциях стали особенно энергично развиваться в экологии после того, как оформилась популяционная генетика, а в систематике вид стали рассматривать как сложную популяционную систему. Большую роль в развитии популяционной экологии сыграли работы английского ученого Ч. Элтона (1900–1991). В своей книге «Экология животных» (1927) Элтон рассматривает популяцию как единицу, которую следует изучать самостоятельно, так как на этом уровне выделяются свои особенности экологических адаптаций и регуляций. Центральными проблемами популяционной экологии стали проблемы внутривидовой организации и динамики численности видов.

Таким образом, в экологии началось исследование еще одного типа надорганизменных систем – популяций.

В дальнейшем в развитие популяционной экологии в нашей стране большой вклад внесли С. А. Северцов, Н. П. Наумов, С. С. Шварц, Г. А. Викторов, работы и школы которых во многом определяют современное состояние науки в этой области.

Начало исследований популяций у растений было положено трудами Е. Н. Синской (школа Н. И. Вавилова), много сделавшей по выяснению экологического и географического полиморфизма видов. Ряд вопросов популяционной экологии растений были разработаны в трудах Т. А. Работнова, А. А. Уранова и их последователей.

Изучение популяционных закономерностей по-новому помогло осознать роль видов в биоценозах, структурную организацию сообществ. Возникла плодотворная концепция «экологических ниш», тесно связывающая экологические и эволюционные вопросы. В ее разработке важная заслуга принадлежит западным ученым Дж. Гриннеллу, Ч. Т. Элтону, Р. Макартуру, Д. Хатчинсону и российскому исследователю Г. Ф. Гаузе.

Параллельно развиваются и другие области экологии, тесно связывающие эту науку с традиционными областями биологии. В развитие морфологической и эволюционной экологии животных большой вклад внес М.С.Гиляров, рассматривавший почву как особую среду обитания и ее роль в завоевании членистоногими суши. Проблемы эволюционной экологии позвоночных животных нашли отражение в трудах С. С. Шварца. Возникла палеоэкология, задачи которой – восстановление картины образа жизни вымерших форм и оценка экологических факторов эволюции.

С начала 40-х годов в экологии сложился принципиально новый подход к исследованию природы. Основы его были заложены еще ранее в трудах целого ряда ученых, среди которых следует особо отметить В. В. Докучаева. В конце XIX в. В. В. Докучаев обосновал представление о почве как о сложной природной системе, которая создана и поддерживается комплексом факторов. В ее формировании принимают участие горные породы, вода, атмосфера, климат и многочисленные и разнообразные живые организмы. С этих пор начинаются исследования природных систем с точки зрения единства живой и неживой природы. В гидробиологии для озер даже был предложен специальный термин «микрокосм». Геоботаники, изучая растительные сообщества, часто использовали термин «биоценоз» в расширительном смысле, подразумевая под этим не только живые организмы, но и их абиотическое окружение.

В 1935 г. английский ботаник А. Тенсли выдвинул понятие экосистемы, а в 1942 г. В. Н. Сукачев обосновал представление о биогеоценозе. В этих понятиях нашла отражение идея о единстве совокупности организмов с абиотическим окружением, о

закономерностях, которые лежат в основе связи всего сообщества и окружающей неорганической среды – о круговороте веществ и превращениях энергии. Однако точные количественные методы для оценки этих процессов применить еще не удавалось. Основное внимание привлекали процессы создания биологической продукции. Пионерами изучения продуктивности экосистем выступили лимнологи (гидробиологи, изучающие озера). Уже в середине 30-х годов гидробиологи русской школы (С. В. Ивлев, С. А. Зернов, Г. Г. Винберг и др.) разрабатывали методы учета продуктивности планктона и бентоса и производили расчеты для целостных систем отдельных озер. Во многом опираясь на эти работы и достижения других исследователей, молодой американский ученый Р. Линдеман опубликовал в 1942 г. статью с изложением основных принципов расчета энергетического баланса экологических систем. С этого периода стали принципиально возможными расчеты и прогнозирование предельной продуктивности биоценозов в конкретных условиях среды.

В разработке теоретических основ биологической продуктивности начиная с 50-х годов принимают участие многие экологи, из которых особенно велики заслуги Г. Одума и Ю. Одума, Р. Уиттекера, Р. Маргалефа и других ученых. В нашей стране это направление наиболее успешно развивается в трудах гидробиологов и геоботаников.

Развитие экосистемного анализа привело к возрождению на новой экологической основе учения о биосфере, принадлежащего крупнейшему естествоиспытателю XX в. В. И. Вернадскому (1863–1945), который в своих идеях намного опередил современную ему науку. Биосфера предстала как глобальная экосистема, стабильность и функционирование которой основаны на экологических законах обеспечения баланса веществ и энергии.

Экосистемный уровень организации жизни можно глубоко изучить только объединенными усилиями представителей разных наук, в том числе и не только естественных. Этот раздел экологии повернул внимание к взаимодействию с природой человеческого общества. Стало ясным, что, поскольку биосфера функционирует по принципам гигантской сложной экосистемы, населяющее ее человечество также находится в полной зависимости от действия экологических законов. Старые представления о возможности полного господства человека над природой, ее беспредельного переустройства под свои нужды требовали переосмысливания с научной точки зрения.

Поворот в 50-60-х годах к экосистемным представлениям в экологии совпал с новым витком технического прогресса в годы, последовавшие за Второй мировой войной. Усилился технократический напор на природу, невиданных масштабов достигла добывающая и перерабатывающая промышленность, строительство, транспорт и т. п.

Одновременно участились крупномасштабные катастрофы, связанные с деградацией земель, сведением лесов, загрязнениями и другими негативными явлениями, в отношении которых стал отчетливо осознаваться их экологический характер.

Стремительный рост населения земного шара поставил проблему потенциала пищевых ресурсов. В экологии – это прежде всего проблема биологической продуктивности. В 60-е годы развитие науки и запросы практики вызвали к жизни Международную биологическую программу (МБП). Впервые биологи разных стран объединили усилия для решения общей задачи – оценки продукционной мощности биосферы. Эти исследования позволили подсчитать максимальную биологическую продуктивность всей нашей планеты, т. е. тот природный фонд, которым располагает человечество, и максимально возможные нормы изъятия продукции для нужд растущего населения Земли. Конечной целью МБП было выявление основных закономерностей качественного и количественного распределения и воспроизводства органического вещества в интересах наиболее рационального использования их человеком.

Для оценки масштабов влияния человеческой деятельности на биосферу в 70-х годах за МБП последовала новая международная программа «Человек и биосфера». Ее результатом явились перечень и характеристика наиболее важных глобальных экологических проблем, представляющих угрозу не только для благоденствия, но и самого выживания человечества на Земле. Международное сотрудничество в области глобальных экологических исследований продолжается. Постоянно действует несколько всемирных научных программ, в том числе «Изменения климата», «Биоразнообразие» и другие. Проблема охраны природы, ее разумного и рационального использования на основе экологических законов становится одной из важнейших для человечества. Экология является основной теоретической базой для решения этой проблемы.

Основным практическим результатом развития экосистемной экологии стало ясное осознание, сколь велика зависимость человеческого общества от состояния природы на нашей планете, необходимости перестраивать экономику в соответствии с экологическими законами.

Таким образом, зародившись как «естественная история» видов, основным объектом внимания которой были отношения «организм – среда», экология прошла ряд этапов развития, сформировав представления о сложной системе связей органического мира и постепенно охватив все основные уровни организации жизни.

С экологических позиций жизнь на Земле выражена одновременно на четырех основных уровнях: организм – популяция – биоценоз – экосистема. Носители жизни – организмы разной степени сложности, от клетки бактерий до многоклеточных растений и

животных, обязательно являются членами какой-либо видовой популяции. В свою очередь, жизнь любой популяции невозможна вне биоценозов, т. е. связей с популяциями других видов. Биоценоз же является составной частью экосистемы и обеспечивает свое существование потоками вещества и энергии из окружающей среды. Вся эта сложная система жизни поддерживается связями организмов.

Такое представление об организации жизни делает устаревшими недавно еще острые дебаты о том, какой из ее уровней является главным объектом в изучении экологии. Развитие науки показало, что связи организмов со средой являются механизмом устойчивости не только самих живых существ, но и всех надорганизменных систем, вне которых их жизнь невозможна. Поэтому экология по-прежнему остается «наукой о связях», как писал о ней Э. Геккель, но охватывает неизмеримо большее поле наших знаний о структуре и функционировании живой природы, включая человеческое общество.

Вместе с развитием содержания экологии развиваются и методы исследования. Основной инструмент экологического поиска представляют методы количественного анализа. Надорганизменные объединения (популяции, сообщества, экосистемы) управляются преимущественно количественными соотношениями особей, видов, энергетических потоков. Количественные изменения в структуре популяций и экосистем могут в корне переменить способы и результаты их функционирования. Наряду с обычными в биологии методами наблюдений, полевых учетов, лабораторных и полевых экспериментов, специальных приемов упорядочения материалов и т. п. возникли и множатся способы математического анализа экологических ситуаций. В 20-х годах прошлого века американский ученый А. Лотка и итальянец В. Вольтерра положили начало математическому моделированию биотических отношений. Вначале математические формулы, призванные отразить природные связи, строились на основе немногих логических умозрительных допущений. Они плохо отражали реальную действительность, но позволяли понять некоторые принципы взаимодействия видов. Позднее развилось так называемое имитационное моделирование, при котором в модель закладываются многие реальные параметры изучаемых систем и принципы их функционирования, а затем, меняя переменные, наблюдают состояние объектов при разных условиях. Такие модели используются для прогнозирования изменений в популяциях, сообществах или экосистемах и дают хорошие результаты при достаточной полноте исходных данных. Разрабатываются и модели исследовательского характера, на которых проигрываются возможные варианты, позволяющие понять характер исследуемых зависимостей. Математическое моделирование относят к «теоретической

экологии», которая сопутствует развитию науки, проверяя, развивая и детализируя выдвигаемые концепции.

В настоящее время экология представляет собой разветвленную систему наук. Центральным ее ядром является общая экология с четырьмя основными подразделениями, соответствующими изучению связей на разных уровнях организации жизни: *аутэкология*, или экология организмов, *популяционная экология*, *биоценология* и *экосистемная экология*. Популяционную и биоценологическую экологию часто объединяют под общим названием «синэкология», так как общая их задача – изучение совместной жизни организмов (греч. *син* – вместе). Существует большое поле частной экологии, изучающей специфику взаимоотношений со средой у разных групп организмов (экология растений, животных, грибов, микроорганизмов и более подробно – птиц, насекомых, рыб и т. п.). В связи с развитием экологических идей выявился целый ряд новых разделов в других биологических науках и появились новые науки экологического содержания. *Физиологическая экология* выявляет закономерности физиологических изменений, лежащих в основе адаптации организмов. В *биохимической экологии* внимание направлено на молекулярные механизмы приспособительных реакций организмов при изменениях среды. *Палеоэкология* изучает экологические связи вымерших организмов и древние сообщества, *эволюционная экология* – экологические механизмы преобразования популяций, *морфологическая экология* – закономерности строения органов и структур организмов в зависимости от условий обитания, *геоботаника* – особенности сложения и распределения фитоценозов. Экологической наукой является и *гидробиология*, на разных уровнях изучающая экосистемы водоемов. Экологические разделы появились и в науках о Земле (например, *экология ландшафтов*, *глобальная экология*, *геоэкология* и т. п.), и в науках об обществе (например, *социальная экология*).

Существует обширная учебная и научно-популярная отечественная литература, знакомящая читателя с основными вопросами современной экологии. В последние годы появились общие сводки И. А. Шилова (1997), Н. К. Христофоровой (1999). На русский язык переведены книги Ю. Одума (1975, 1976), В. Лархера (1978), Р. Риклефса (1979), М. Бигона, Дж. Харпера, К. Таусенда (1979), Р. Уиттекера (1980), Э. Пианки (1981), Т. Миллера (1990), Б. Небела (1992), Р. Маргалефа (1992) и других авторов. Много работ посвящено прикладной экологии.

Экологическое мышление становится необходимым для решения самых насущных задач нашей жизни. В связи с этим современная экология далеко вышла за рамки чисто академической учебной дисциплины. Необходимость экологического и природоохранительного обучения и воспитания подрастающего поколения очевидна. В

международной сфере работают специальные комиссии ЮНЕСКО, ЮНЕП и другие организации, задачей которых является пропаганда и внедрение экологических подходов в разные сферы практической деятельности человека. Основная цель международных усилий – предотвратить грозящий человечеству экологический кризис и, используя экологические законы, обеспечить дальнейшее развитие и благополучие общества.

Глава 2. Организм и среда. Общие закономерности

2.1. Экологические факторы

Среда обитания – это та часть природы, которая окружает живой организм и с которой он непосредственно взаимодействует. Составные части и свойства среды многообразны и изменчивы. Любое живое существо живет в сложном, меняющемся мире, постоянно приспосабливаясь к нему и регулируя свою жизнедеятельность в соответствии с его изменениями.

Отдельные свойства или элементы среды, воздействующие на организмы, называются *экологическими факторами*. Факторы среды многообразны. Они могут быть необходимы или, наоборот, вредны для живых существ, способствовать или препятствовать выживанию и размножению. Экологические факторы имеют разную природу и специфику действия. Среди них выделяют *абиотические* и *биотические*, *антропогенные*.

Абиотические факторы – температура, свет, радиоактивное излучение, давление, влажность воздуха, солевой состав воды, ветер, течения, рельеф местности – это все свойства неживой природы, которые прямо или косвенно влияют на живые организмы.

Биотические факторы – это формы воздействия живых существ друг на друга. Каждый организм постоянно испытывает на себе прямое или косвенное влияние других существ, вступает в связь с представителями своего вида и других видов – растениями, животными, микроорганизмами, зависит от них и сам оказывает на них воздействие. Окружающий органический мир – составная часть среды каждого живого существа.

Взаимные связи организмов – основа существования биocenозов и популяций; рассмотрение их относится к области син-экологии.

Антропогенные факторы – это формы деятельности человеческого общества, которые приводят к изменению природы как среды обитания других видов или непосредственно сказываются на их жизни. В ходе истории человечества развитие сначала охоты, а затем сельского хозяйства, промышленности, транспорта сильно изменило природу нашей планеты. Значение антропогенных воздействий на весь живой мир Земли продолжает стремительно возрастать.

Хотя человек влияет на живую природу через изменение абиотических факторов и биотических связей видов, деятельность людей на планете следует выделять в особую силу, не укладывающуюся в рамки этой классификации. В настоящее время практически судьба живого покрова Земли, всех видов организмов находится в руках человеческого общества, зависит от антропогенного влияния на природу.

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

Некоторые свойства среды остаются относительно постоянными на протяжении длительных периодов времени в эволюции видов. Таковы сила тяготения, солнечная постоянная, солевой состав океана, свойства атмосферы. Большинство экологических факторов – температура, влажность, ветер, осадки, наличие укрытий, пищи, хищники, паразиты, конкуренты и т. д. – очень изменчиво в пространстве и времени. Степень изменчивости каждого из этих факторов зависит от особенностей среды обитания. Например, температура сильно варьирует на поверхности суши, но почти постоянна на дне океана или в глубине пещер. Паразиты млекопитающих живут в условиях избытка пищи, тогда как для свободноживущих хищников ее запасы все время меняются вслед за изменением численности жертв.

Изменения факторов среды во времени могут быть: 1) регулярно-периодическими, меняющими силу воздействия в связи со временем суток, или сезоном года, или ритмом приливов и отливов в океане; 2) нерегулярными, без четкой периодичности, например, изменения погодных условий в разные годы, явления катастрофического характера – бури, ливни, обвалы и т. п.; 3) направленными на протяжении известных, иногда длительных, отрезков времени, например, при похолодании или потеплении климата, зарастании водоемов, постоянном выпасе скота на одном и том же участке и т. п.

Среди факторов среды выделяют ресурсы и условия. **Ресурсы** окружающей среды организмы используют, потребляют, тем самым уменьшая их количество. К ресурсам относят пищу, воду при ее дефиците, убежища, удобные места для размножения и т. п. **Условия** – это такие факторы, к которым организмы вынуждены приспосабливаться, но повлиять на них обычно не могут. Один и тот же фактор среды может быть ресурсом для одних и условием для других видов. Например, свет – жизненно необходимый энергетический ресурс для растений, а для обладающих зрением животных – условие

зрительной ориентации. Вода для многих организмов может быть и условием жизни, и ресурсом.

2.2. Адаптации организмов

Приспособления организмов к среде носят название *адаптации*. Под адаптациями понимаются любые изменения в структуре и функциях организмов, повышающие их шансы на выживание.

Способность к адаптациям – одно из основных свойств жизни вообще, так как обеспечивает и саму возможность ее существования, возможность организмов выживать и размножаться. Адаптации проявляются на разных уровнях: от биохимии клеток и поведения отдельных организмов до строения и функционирования сообществ и экологических систем. Адаптации возникают и развиваются в ходе эволюции видов.

Основные механизмы адаптации на уровне организма: 1) *биохимические* – проявляются во внутриклеточных процессах, как, например, смена работы ферментов или изменение их количества; 2) *физиологические* – например, усиление потоотделения при повышении температуры у ряда видов; 3) *морфо-анатомические* – особенности строения и формы тела, связанные с образом жизни; 4) *поведенческие* – например, поиск животными благоприятных мест обитания, создание нор, гнезд и т. п.; 5) *онтогенетические* – ускорение или замедление индивидуального развития, способствующие выживанию при изменении условий.

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

2.3. Общие законы действия факторов среды на организмы

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

1. Закон оптимума.

Каждый фактор имеет определенные пределы положительного влияния на организмы (рис. 1). Результат действия переменного фактора зависит прежде всего от силы его проявления. Как недостаточное, так и избыточное действие фактора отрицательно сказывается на жизнедеятельности особей. Благоприятная сила воздействия

называется *зоной оптимума экологического фактора* или просто *оптимумом* для организмов данного вида. Чем сильнее отклонения от оптимума, тем больше выражено угнетающее действие данного фактора на организмы (*зона пессимума*). Максимально и минимально переносимые значения фактора – это *критические точки*, за пределами которых существование уже невозможно, наступает смерть. Пределы выносливости между критическими точками называют *экологической валентностью* живых существ по отношению к конкретному фактору среды.

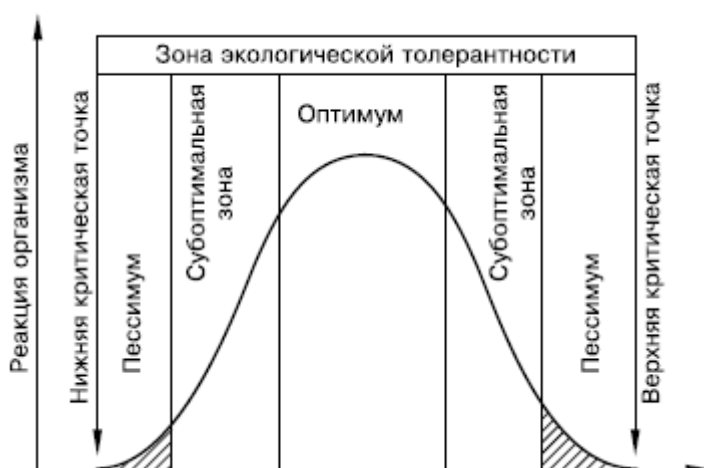


Рис. 1. Схема действия факторов среды на живые организмы

Представители разных видов сильно отличаются друг от друга как по положению оптимума, так и по экологической валентности. Так, например, песцы в тундре могут переносить колебания температуры воздуха в диапазоне более 80 °С (от +30 до -55 °С), тогда как тепловодные рачки *Corilia mirabilis* выдерживают изменения температуры воды в интервале не более 6 °С (от +23 до +29 °С). Одна и та же сила проявления фактора может быть оптимальной для одного вида, пессимальной – для другого и выходить за пределы выносливости для третьего (рис. 2).

Широкую экологическую валентность вида по отношению к абиотическим факторам среды обозначают добавлением к названию фактора приставки «эври». *Эвритермные* виды – выносящие значительные колебания температуры, *эврибатные* – широкий диапазон давления, *эвригалинные* – разную степень засоления среды.

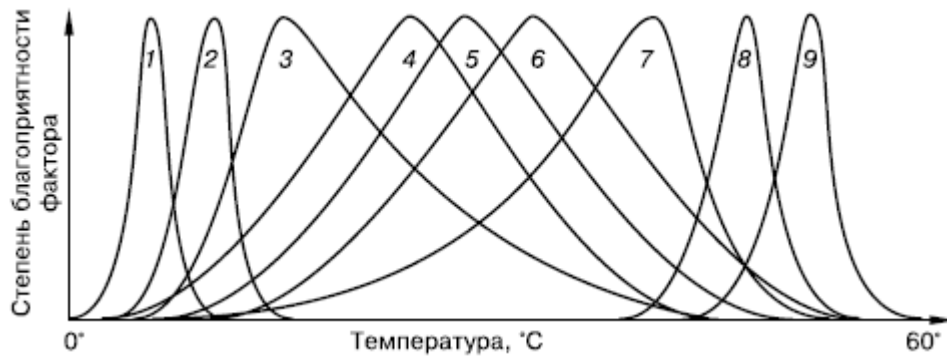


Рис. 2. Положение кривых оптимума на температурной шкале для разных видов:

1, 2 — stenотермные виды, криофилы;

3–7– эвритермные виды;

8, 9 — stenотермные виды, термофилы

Неспособность переносить значительные колебания фактора, или узкая экологическая валентность, характеризуется приставкой «стено» – *стенотермные, стенобатные, стеногалинные* виды и т. д. В более широком смысле слова виды, для существования которых необходимы строго определенные экологические условия, называют *стенобионтными*, а те, которые способны приспосабливаться к разной экологической обстановке, – *эврибионтными*.

Условия, приближающиеся по одному или сразу нескольким факторам к критическим точкам, называют *экстремальными*.

Положение оптимума и критических точек на градиенте фактора может быть в определенных пределах сдвинуто действием условий среды. Это регулярно происходит у многих видов при смене сезонов года. Зимой, например, воробьи выдерживают сильные морозы, а летом гибнут от охлаждения при температуре чуть ниже нуля. Явление сдвига оптимума по отношению к какому-либо фактору носит название *акклимации*. В отношении температуры это хорошо известный процесс тепловой закали организма. Для температурной акклимации необходим значительный период времени. Механизмом является смена в клетках ферментов, катализирующих одни и те же реакции, но при разных температурах (так называемые *изоферменты*). Каждый фермент кодируется своим геном, следовательно, необходимо выключение одних генов и активация других, транскрипция, трансляция, сборка достаточного количества нового белка и т. п. Общий процесс занимает в среднем около двух недель и стимулируется переменами в окружающей среде. Акклимация, или закалика, – важная адаптация организмов, происходит при постепенно надвигающихся неблагоприятных условиях или при

попадании на территории с иным климатом. Она является в этих случаях составной частью общего процесса акклиматизации.

2. Неоднозначность действия фактора на разные функции.

Каждый фактор неодинаково влияет на разные функции организма (рис. 3). Оптимум для одних процессов может являться пессимумом для других. Так, температура воздуха от +40 до +45 °С у холоднокровных животных сильно увеличивает скорость обменных процессов в организме, но тормозит двигательную активность, и животные впадают в тепловое оцепенение. Для многих рыб температура воды, оптимальная для созревания половых продуктов, неблагоприятна для икрометания, которое происходит при другом температурном интервале.

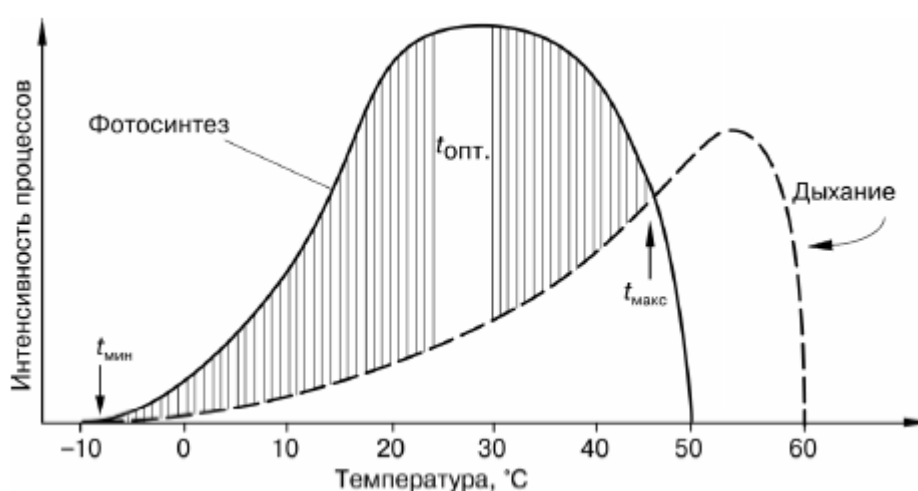


Рис. 3. Схема зависимости фотосинтеза и дыхания растения от температуры (по В. Лархеру, 1978): $t_{мин}$, $t_{опт}$, $t_{макс}$ — температурный минимум, оптимум и максимум для прироста растений (заштрихованная область)

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

3. Разнообразие индивидуальных реакций на факторы среды. Степень выносливости, критические точки, оптимальная и пессимальные зоны отдельных индивидуумов не совпадают. Эта изменчивость определяется как наследственными качествами особей, так и половыми, возрастными и физиологическими различиями. Например, у бабочки мельничной огневки — одного из вредителей муки и зерновых продуктов — критическая минимальная температура для гусениц -7 °С, для взрослых форм -22 °С, а для яиц -27 °С. Мороз в -10 °С губит гусениц, но не опасен для имаго и яиц этого

вредителя. Следовательно, экологическая валентность вида всегда шире экологической валентности каждой отдельной особи.

4. Относительная независимость приспособления организмов к разным факторам. Степень выносливости к какому-нибудь фактору не означает соответствующей экологической валентности вида по отношению к остальным факторам. Например, виды, переносящие широкие изменения температуры, совсем не обязательно должны также быть приспособленными к широким колебаниям влажности или солевого режима. Эвритермные виды могут быть стеногалинными, стенобатными или наоборот. Экологические валентности вида по отношению к разным факторам могут быть очень разнообразными. Это создает чрезвычайное многообразие адаптации в природе. Набор экологических валентностей по отношению к разным факторам среды составляет *экологический спектр вида*.

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

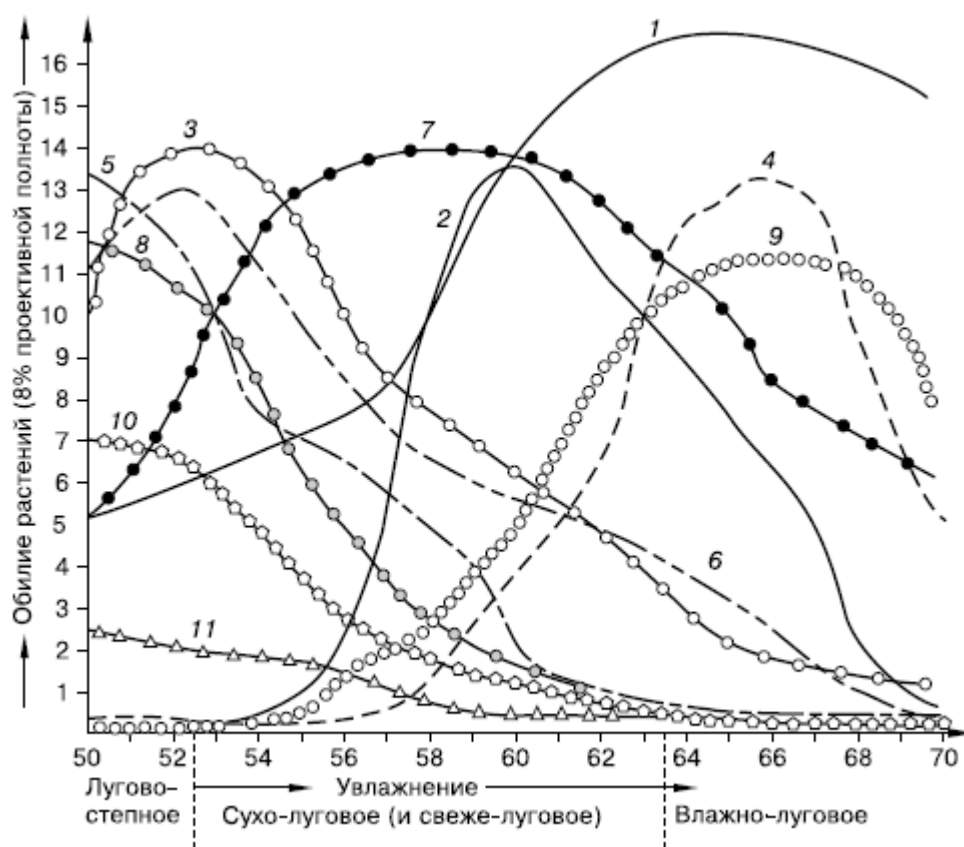


Рис. 4. Изменение участия в луговых травостоях отдельных видов растений в зависимости от увлажнения (по Л. Г. Раменскому и др., 1956): 1— клевер луговой; 2— тысячелистник обыкновенный; 3— келерия Делявина; 4— мятлик луговой; 5— типчак; 6—

подмаренник настоящий; 7– осока ранняя; 8– таволга обыкновенная; 9– герань холмовая; 10 – короставник полевой; 11– козлобородник коротконосиковый

Правило экологической индивидуальности видов сформулировал русский ботаник Л. Г. Раменский (1924) применительно к растениям (рис. 4), затем оно широко было подтверждено и зоологическими исследованиями.

6. Взаимодействие факторов. Оптимальная зона и пределы выносливости организмов по отношению к какому-либо фактору среды могут смещаться в зависимости от того, с какой силой и в каком сочетании действуют одновременно другие факторы (рис. 5). Эта закономерность получила название *взаимодействия факторов*. Например, жару легче переносить в сухом, а не во влажном воздухе. Угроза замерзания значительно выше при морозе с сильным ветром, чем в безветренную погоду. Таким образом, один и тот же фактор в сочетании с другими оказывает неодинаковое экологическое воздействие. Наоборот, один и тот же экологический результат может быть получен разными путями. Например, увядание растений можно приостановить путем как увеличения количества влаги в почве, так и снижения температуры воздуха, уменьшающего испарение. Создается эффект частичного взаимозамещения факторов.

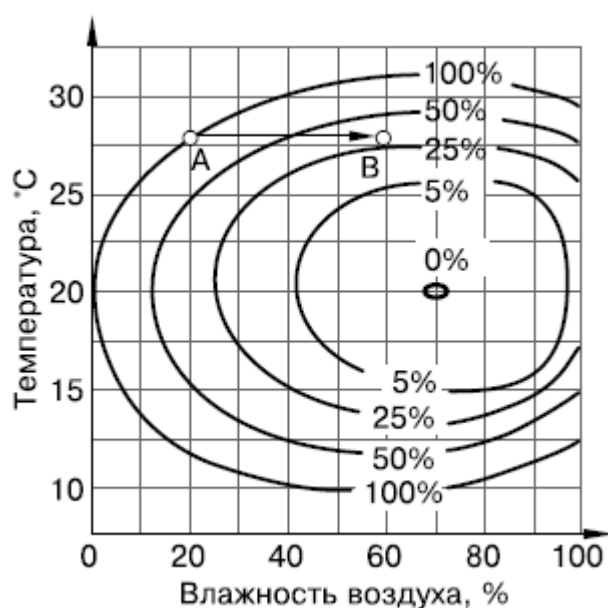


Рис. 5. Смертность яиц соснового шелкопряда *Dendrolimus pini* при разных сочетаниях температуры и влажности

Вместе с тем взаимная компенсация действия факторов среды имеет определенные пределы, и полностью заменить один из них другим нельзя. Полное отсутствие воды или хотя бы одного из основных элементов минерального питания делает жизнь растения невозможной, несмотря на самые благоприятные сочетания других условий. Крайний

дефицит тепла в полярных пустынях нельзя восполнить ни обилием влаги, ни круглосуточной освещенностью.

Учитывая в сельскохозяйственной практике закономерности взаимодействия экологических факторов, можно умело поддерживать оптимальные условия жизнедеятельности культурных растений и домашних животных.

7. Правило ограничивающих факторов. Возможности существования организмов в первую очередь ограничивают те факторы среды, которые наиболее удаляются от оптимума. Если хотя бы один из экологических факторов приближается или выходит за пределы критических величин, то, несмотря на оптимальное сочетание остальных условий, особям грозит гибель. Любые сильно уклоняющиеся от оптимума факторы приобретают первостепенное значение в жизни вида или отдельных его представителей в конкретные отрезки времени.

Ограничивающие факторы среды определяют географический ареал вида. Природа этих факторов может быть различной (рис. 6). Так, продвижение вида на север может лимитироваться недостатком тепла, в аридные районы – недостатком влаги или слишком высокими температурами. Ограничивающим распространение фактором могут служить и биотические отношения, например занятость территории более сильным конкурентом или недостаток опылителей для растений. Так, опыление инжира всецело зависит от единственного вида насекомых – осы *Blastophaga psenes*. Родина этого дерева – Средиземноморье. Завезенный в Калифорнию инжир не плодоносил до тех пор, пока туда не завезли ос-опылителей. Распространение бобовых в Арктике ограничивается распределением опыляющих их шмелей. На острове Диксон, где нет шмелей, не встречаются и бобовые, хотя по температурным условиям существование там этих растений еще допустимо.



Рис. 6. Глубокий снежный покров – лимитирующий фактор в распространении оленей (по Г. А. Новикову, 1981)

Чтобы определить, сможет ли вид существовать в данном географическом районе, нужно в первую очередь выяснить, не выходят ли какие-либо факторы среды за пределы его экологической валентности, особенно в наиболее уязвимый период развития.

Выявление ограничивающих факторов очень важно в практике сельского хозяйства, так как, направив основные усилия на их устранение, можно быстро и эффективно повысить урожайность растений или производительность животных. Так, на сильно кислых почвах урожай пшеницы можно несколько увеличить, применяя разные агрономические воздействия, но наилучший эффект будет получен только в результате известкования, которое снимет ограничивающие действия кислотности. Знание ограничивающих факторов, таким образом, ключ к управлению жизнедеятельностью организмов. В разные периоды жизни особей в качестве ограничивающих выступают различные факторы среды, поэтому требуется умелое и постоянное регулирование условий жизни выращиваемых растений и животных.

2.4. Принципы экологической классификации организмов

Современная систематика растений и животных построена на основе единственного главного критерия – *степени родства организмов*. При этом внешние особенности видов, относимых к одной группе, часто могут сильно различаться. Так, например, паразит крабов саккулина, напоминающая бесформенный, набитый половыми продуктами мешок с сильно разветвленной в теле хозяина сетью тяжей, внешне совершенно не похожа на сидячих, обладающих раковинами морских желудей и морских

уточек, хотя все они относятся к одному отряду усоногих раков. О родстве этих видов говорит глубокое внутреннее сходство, прослеживаемое на первых этапах развития особей.

В экологии разнообразие и разноплановость способов и путей адаптации к среде создают необходимость множественных классификаций. Используя какой-либо единственный критерий, нельзя отразить все стороны приспособленности организмов к среде. Экологические классификации отражают сходство, возникающее у представителей самых разных групп, если они используют *сходные пути адаптации*. Например, если мы классифицируем животных по способам движения, то в экологическую группу видов, передвигающихся в воде реактивным путем, попадут такие разные по систематическому положению животные, как медузы, головоногие моллюски, некоторые инфузории и жгутиковые, личинки ряда стрекоз и др. (рис. 7). В основу экологических классификаций могут быть положены самые разнообразные критерии: *способы питания, передвижения, отношение к температуре, влажности, солености среды, давлению* и т. п. Разделение всех организмов на эврибионтных и стенобионтных по широте диапазона приспособлений к среде представляет пример простейшей экологической классификации.

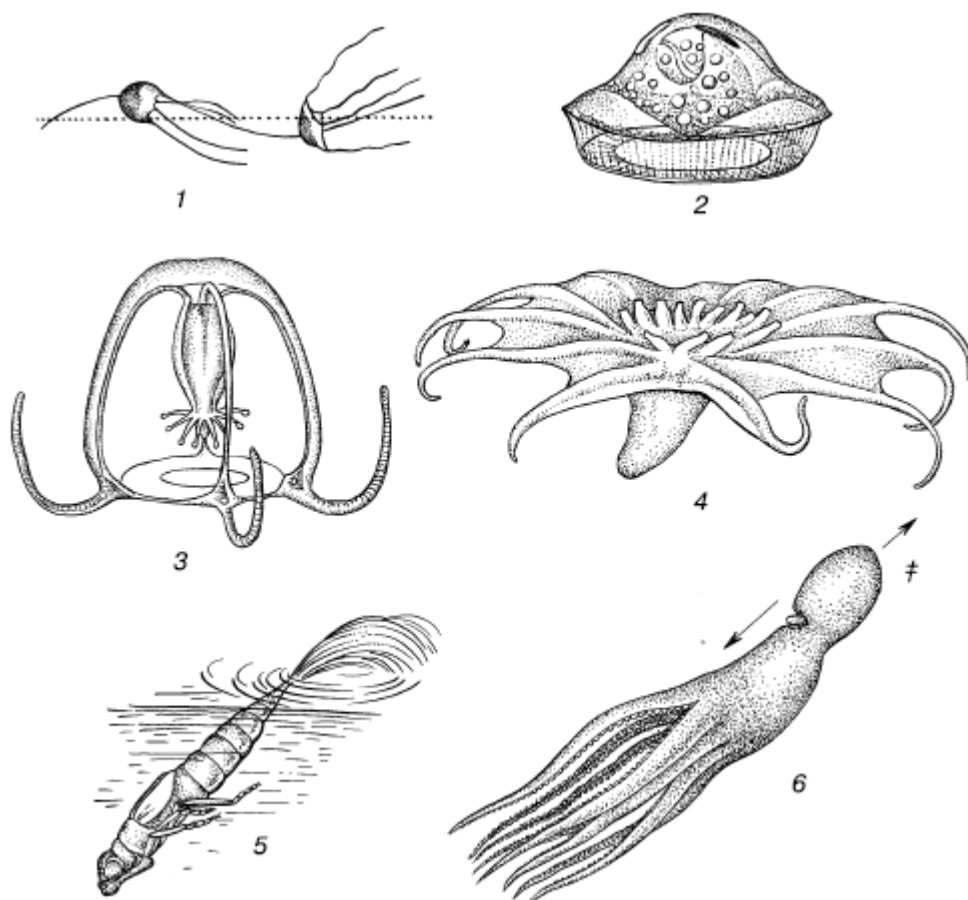


Рис. 7. Представители экологической группы организмов, передвигающихся в воде реактивным способом (по С. А. Зернову, 1949):

- 1– жгутиковое *Medusochloris phiale*;
- 2– инфузория *Craspedotella pileosus*;
- 3– медуза *Cytaeis vulgaris*;
- 4– пелагическая голотурия *Pelagothuria*;
- 5– личинка стрекозы-коромысла;
- 6– плывущий осьминог *Octopus vulgaris*;
- a*– направление струи воды;
- б*– направление движения животного

Другой пример – разделение организмов на группы **по характеру питания**. *Автотрофы* – это организмы, использующие в качестве источника для построения своего тела неорганические соединения. *Гетеротрофы* – все живые существа, нуждающиеся в пище органического происхождения. В свою очередь, автотрофы делятся на *фототрофов* и *хемотрофов*. Первые для синтеза органических молекул используют энергию солнечного света, вторые – энергию химических связей. Гетеротрофов делят на *сапрофитов*, использующих растворы простых органических соединений, и *голозоев*. Голозои обладают сложным комплексом пищеварительных ферментов и могут употреблять в пищу сложные органические соединения, разлагая их на более простые составные компоненты. Голозои делятся на *сапрофагов* (питаются мертвыми растительными остатками), *фитофагов* (потребителей живых растений), *зоофагов* (нуждающихся в живой пище) и *некрофагов* (трупоядных животных). В свою очередь, каждую из этих групп можно подразделить на более мелкие, имеющие свою специфику в характере питания.

Иначе можно построить классификацию **по способу добывания пищи**. Среди животных выявляются, например, такие группы, как *фильтраторы* (мелкие рачки, беззубка, кит и др.), *пасущиеся формы* (копытные, жуки-листоеды), *собиратели* (дятлы, кроты, землеройки, куриные), *охотники на движущуюся добычу* (волки, львы, мухитыри и т. п.) и целый ряд других групп. Так, несмотря на большое несходство в организации, одинаковый способ овладения добычей приводит у львов и мухитырей к ряду аналогий в их охотничьих повадках и общих чертах строения: поджарости тела, сильному развитию мускулатуры, способности развивать кратковременно большую скорость и т. п.

Экологические классификации помогают выявлять возможные в природе пути приспособления организмов к среде.

2.5. Активная и скрытая жизнь

Обмен веществ – одно из главнейших свойств жизни, определяющее тесную вещественно-энергетическую связь организмов со средой. Метаболизм проявляет сильную зависимость от условий существования. В природе мы наблюдаем два основных состояния жизни: активную жизнедеятельность и покой. При активной жизнедеятельности организмы питаются, растут, передвигаются, развиваются, размножаются, характеризуясь при этом интенсивным метаболизмом. Покой может быть разным по глубине и продолжительности, многие функции организма при этом ослабевают или не выполняются совсем, так как уровень обмена веществ падает под влиянием внешних и внутренних факторов.

В состоянии глубокого покоя, т. е. пониженного вещественно-энергетического обмена, организмы становятся менее зависимыми от среды, приобретают высокую степень устойчивости и способны переносить условия, которые не могли бы выдержать при активной жизнедеятельности. Эти два состояния чередуются в жизни многих видов, являясь адаптацией к местообитаниям с нестабильным климатом, резкими сезонными изменениями, что характерно для большей части планеты.

При глубоком подавлении обмена веществ организмы могут вообще не проявлять видимых признаков жизни. Вопрос о том, возможна ли полная остановка обмена веществ с последующим возвращением к активной жизнедеятельности, т. е. своего рода «воскрешение из мертвых», дискутировался в науке более двух столетий.

Впервые явление *мнимой смерти* было обнаружено в 1702 г. Антони ван Левенгуком – открывателем микроскопического мира живых существ. Наблюдаемые им «анималькули» (коловратки) при высыхании капли воды сморщивались, выглядели мертвыми и могли пребывать в таком состоянии длительное время (рис. 8). Помещенные вновь в воду, они набухали и переходили к активной жизни. Левенгук объяснил это явление тем, что оболочка «анималькулей», очевидно, «не позволяет ни малейшего испарения» и они остаются живыми в сухих условиях. Однако через несколько десятилетий естествоиспытатели уже спорили о возможности того, что «жизнь может быть полностью прекращена» и восстановлена вновь «через 20, 40, 100 лет или более».

В 70-х годах XVIII в. явление «воскрешения» после высыхания было обнаружено и подтверждено многочисленными опытами у ряда других мелких организмов – пшеничных угриц, свободноживущих нематод и тихоходок. Ж. Бюффон, повторив опыты Дж. Нидгема с угрицами, утверждал, что «эти организмы можно заставить сколько угодно раз подряд умирать и вновь оживать». Л. Спалланцани впервые обратил внимание на глубокий покой семян и спор растений, расценив его как сохранение их во времени.

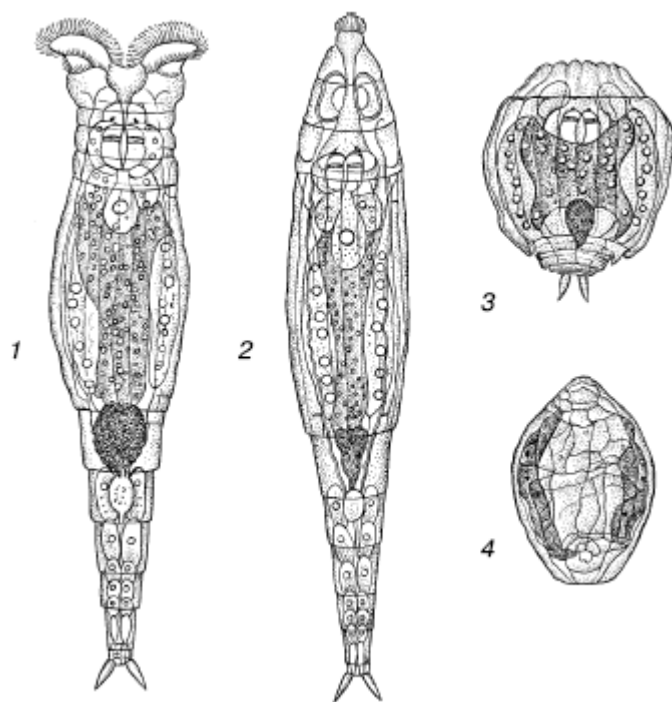


Рис. 8. Коловратка *Philidina roseola* на разных стадиях высыхания (по П. Ю. Шмидту, 1948):

1 – активная; 2 – начинающая сокращаться; 3 – полностью сократившаяся перед высыханием; 4 – в состоянии анабиоза

В середине XIX в. было убедительно установлено, что устойчивость сухих коловраток, тихоходок и нематод к высоким и низким температурам, недостатку или отсутствию кислорода возрастает пропорционально степени их обезвоживания. Однако оставался открытым вопрос, происходит ли при этом полное прерывание жизни или лишь ее глубокое угнетение. В 1878 г. Клод Бернал выдвинул понятие «скрытая жизнь», которую он характеризовал прекращением обмена веществ и «перерывом отношений между существом и средой».

Окончательно этот вопрос был решен лишь в первой трети XX столетия с развитием техники глубокого вакуумного обезвоживания. Опыты Г. Рама, П. Беккереля и других ученых показали возможность *полной обратимой остановки жизни*. В сухом состоянии, когда в клетках оставалось не более 2 % воды в химически связанном виде, такие организмы, как коловратки, тихоходки, мелкие нематоды, семена и споры растений, споры бактерий и грибов выдерживали пребывание в жидком кислороде ($-218,4^{\circ}\text{C}$), жидком водороде ($-259,4^{\circ}\text{C}$), жидком гелии ($-269,0^{\circ}\text{C}$), т. е. температуры, близкие к абсолютному нулю. При этом содержимое клеток затвердевает, отсутствует даже тепловое движение молекул, и всякий обмен веществ, естественно, прекращен. После помещения в нормальные условия эти организмы продолжают развитие. У некоторых

видов остановка обмена веществ при сверхнизких температурах возможна и без высушивания, при условии замерзания воды не в кристаллическом, а в аморфном состоянии.

Полная временная остановка жизни получила название **анабиоза**. Термин был предложен В. Прейером еще в 1891 г. В состоянии анабиоза организмы становятся устойчивыми к самым разнообразным воздействиям. Например, тихоходки выдерживали в эксперименте ионизирующее облучение до 570 тыс. рентген в течение 24 ч. Обезвоженные личинки одного из африканских комаров-хиროномусов – *Polypodium vanderplanki* – сохраняют способность оживать после воздействия температуры в +102 °С.

Состояние анабиоза намного расширяет границы сохранения жизни, в том числе и во времени. Например, в толще ледника Антарктиды при глубоком бурении были обнаружены микроорганизмы (споры бактерий, грибов и дрожжей), развившиеся впоследствии на обычных питательных средах. Возраст соответствующих горизонтов льда достигает 10–13 тыс. лет. Споры некоторых жизнеспособных бактерий выделены и из более глубоких слоев возрастом в сотни тысяч лет.

Анабиоз, однако, – достаточно редкое явление. Он возможен далеко не для всех видов и является крайним состоянием покоя в живой природе. Его необходимое условие – сохранение неповрежденными тонких внутриклеточных структур (органелл и мембран) при высушивании или глубоком охлаждении организмов. Это условие невыполнимо для большинства видов, имеющих сложную организацию клеток, тканей и органов.

Способность к анабиозу обнаруживается у видов, имеющих простое или упрощенное строение и обитающих в условиях резкого колебания влажности (пересыхающие мелкие водоемы, верхние слои почвы, подушки мхов и лишайников и т. п.).

Гораздо шире распространены в природе другие формы покоя, связанные с состоянием пониженной жизнедеятельности в результате частичного угнетения метаболизма. Любая степень снижения уровня обмена веществ повышает устойчивость организмов и позволяет более экономно тратить энергию.

Формы покоя в состоянии пониженной жизнедеятельности делят на **гипобиоз** и **криптобиоз**, или **покой вынужденный** и **покой физиологический**. При гипобиозе торможение активности, или оцепенение, возникает под прямым давлением неблагоприятных условий и прекращается почти сразу после того, как эти условия возвращаются к норме (рис. 9). Подобное подавление процессов жизнедеятельности может возникать при недостатке тепла, воды, кислорода, при повышении осмотического давления и т. п. В соответствии с ведущим внешним фактором вынужденного покоя

различают *криобиоз* (при низких температурах), *ангидробиоз* (при недостатке воды), *аноксибиоз* (в анаэробных условиях), *гиперосмобиоз* (при высоком содержании солей в воде) и др.

Не только в арктических и антарктических, но и в средних широтах некоторые морозостойкие виды членистоногих (коллемболы, ряд мух, жужелицы и др.) зимуют в состоянии оцепенения, быстро оттаивая и переходя к активности под лучами солнца, а затем вновь теряют подвижность при снижении температуры. Взшедшие весной растения прекращают и возобновляют рост и развитие вслед за похолоданием и потеплением. После выпавшего дождя голый грунт часто зеленеет за счет быстрого размножения почвенных водорослей, находившихся в вынужденном покое.

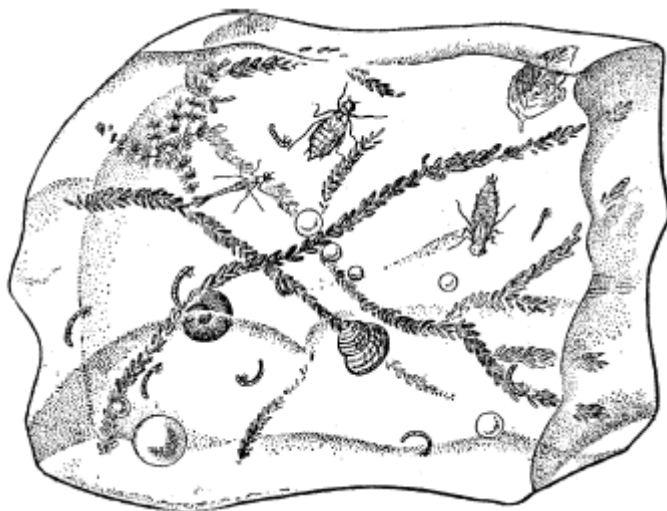


Рис. 9. Пагон – кусок льда со вмержшими в него пресноводными обитателями (из С. А. Зернова, 1949)

Глубина и продолжительность подавления обмена веществ при гипобиозе зависит от длительности и интенсивности действия угнетающего фактора. Вынужденный покой наступает на любой стадии онтогенеза. Выгоды гипобиоза – быстрое восстановление активной жизнедеятельности. Однако это относительно неустойчивое состояние организмов и при большой длительности может быть повреждающим из-за разбалансированности метаболических процессов, истощения энергетических ресурсов, накопления недоокисленных продуктов обмена и других неблагоприятных физиологических изменений.

Криптобиоз – принципиально другой тип покоя. Он связан с комплексом эндогенных физиологических перестроек, которые происходят заблаговременно, до наступления неблагоприятных сезонных изменений, и организмы оказываются к ним готовы. Криптобиоз является адаптацией прежде всего к сезонной или иной

периодичности абиотических факторов внешней среды, их регулярной цикличности. Он составляет часть жизненного цикла организмов, возникает не на любой, а на определенной стадии индивидуального развития, приуроченной к переживанию критических периодов года.

Переход в состояние физиологического покоя требует времени. Ему предшествует накопление резервных веществ, частичная дегидратация тканей и органов, уменьшение интенсивности окислительных процессов и ряд других изменений, понижающих в целом тканевый метаболизм. В состоянии криптобиоза организмы становятся во много раз более устойчивыми к неблагоприятным воздействиям внешней среды (рис. 10). Основные биохимические перестройки при этом являются во многом общими для растений, животных и микроорганизмов (например, переключение метаболизма в разной степени на путь гликолиза за счет резервных углеводов и т. п.). Выход из криптобиоза также требует времени и затрат энергии и не может быть осуществлен простым прекращением отрицательного действия фактора. Для этого необходимы особые условия, различные для разных видов (например, промораживание, присутствие капельно-жидкой воды, определенная продолжительность светового дня, определенное качество света, обязательные колебания температуры и др.).

Криптобиоз как стратегия выживания в периодически неблагоприятных для активной жизни условиях – это продукт длительной эволюции и естественного отбора. Он широко распространен в живой природе. Состояние криптобиоза характерно, например, для семян растений, цист и спор различных микроорганизмов, грибов, водорослей. Диапауза членистоногих, спячка млекопитающих, глубокий покой растений – также различные типы криптобиоза.

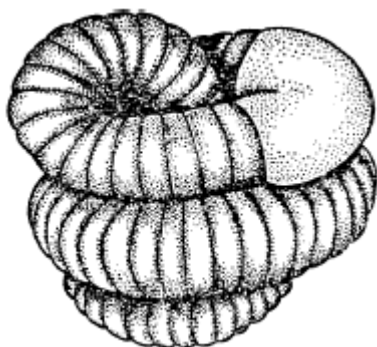


Рис. 10. Дождевой червь в состоянии диапаузы (по В. Тишлеру, 1971)

Состояния гипобиоза, криптобиоза и анабиоза обеспечивают выживание видов в природных условиях разных широт, часто экстремальных, позволяют сохранять

организмы в течение длительных неблагоприятных периодов, расселяться в пространстве и во многом раздвигают границы возможности и распространения жизни в целом.

Глава 3. Важнейшие абиотические факторы и адаптации к ним организмов

3.1. Температура

Температура отражает среднюю кинетическую скорость атомов и молекул в какой-либо системе. От температуры зависит и скорость в организме биохимических реакций, составляющих обмен веществ. Повышение температуры увеличивает количество молекул, обладающих энергией активации. Коэффициент, показывающий, во сколько раз изменяется скорость реакций при изменении температуры на 10 °С, обозначают Q₁₀. Для большинства химических реакций величина этого коэффициента равна 2–3 (*закон Вант-Гоффа*). Изменения температуры приводят также к изменениям стереохимической специфичности макромолекул: третичной и четвертичной структуры белков, строения нуклеиновых кислот, организации мембран и других структур клетки. Так как величина Q₁₀ для разных биохимических реакций различна, то изменения температуры могут сильно нарушить сбалансированность обмена веществ, если скорости сопряженных процессов изменятся различным образом. Сильное понижение температуры вызывает опасность такого замедления обмена веществ, при котором окажется невозможным осуществление основных жизненных функций организма. Критическим моментом является замерзание воды в клетках, так как появление кристалликов льда несовместимо с сохранением целостности внутриклеточных структур. Повышение температуры ведет к денатурации белков, в среднем в области около 60 °С, но рассогласование биохимических и физиологических процессов начинается раньше, уже при некотором превышении 42–43 °С. Излишнее усиление метаболизма при высоких температурах тела также может вывести организм из строя еще задолго до теплового разрушения ферментов, так как резко возрастают потребности в питательных веществах и кислороде, которые далеко не всегда могут быть удовлетворены. Таким образом, жизнь организмов в среде с низкими, высокими и колеблющимися температурами представляет сложную задачу адаптации, решаемую в ходе эволюции и индивидуального развития.

В процессе эволюции у живых организмов выработались разнообразные приспособления, позволяющие регулировать обмен веществ при изменениях температуры окружающей среды. Это достигается двумя путями: 1) различными биохимическими и физиологическими перестройками (изменение набора, концентрации и активности ферментов, обезвоживание, понижение точки замерзания растворов тела и т. д.); 2)

поддержанием температуры тела на более стабильном уровне, чем температура окружающей среды, что позволяет не слишком нарушать сложившийся ход биохимических реакций.

3.1.1. Температурные границы существования видов

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

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

Биохимический путь противостояния замерзанию – накопление в клетках макромолекулярных веществ – антифризов, которые понижают точку замерзания жидкостей тела и препятствуют образованию кристаллов льда в организме. Такого типа холодовые адаптации обнаружены, например, у антарктических рыб семейства нототениевых, которые живут при температуре тела -1,86 °С, плавая под поверхностью сплошного льда в воде с такой же температурой (рис. 11). Мелкая тресковая рыба сайка в Северном Ледовитом океане плавает в водах с температурой не выше +5 °С, а нерестится зимой в переохлажденных водах у побережья. Глубоководные рыбы в приполярных районах все время находятся в переохлажденном состоянии.

Предельная температура, при которой еще возможна активность клеток, зафиксирована у микроорганизмов. В холодильных камерах мясные продукты могут быть

испорчены за счет деятельности бактерий при температурах до $-10-12\text{ }^{\circ}\text{C}$. Ниже этих температур роста и развития одноклеточных организмов не происходит.

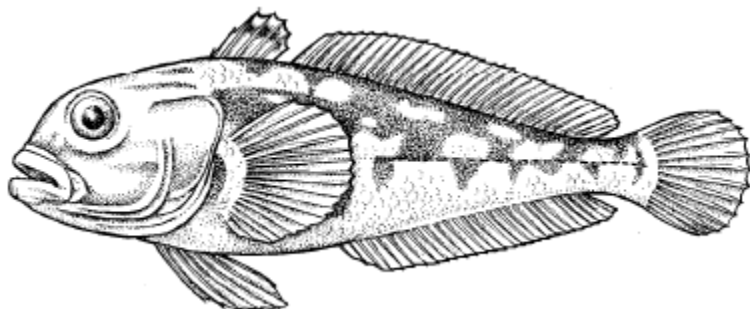


Рис. 11. Антарктическая рыба трематом-пестряк с температурой тела $-1,98\text{ }^{\circ}\text{C}$ (см.: Жизнь животных. Т. 4. 1971)

Другой путь холодостойкости – выносливость к замерзанию – связан с временным прекращением активного состояния (гипобиозом или криптобиозом). Образование кристалликов льда внутри клеток необратимо нарушает их ультраструктуру и приводит к гибели. Но многие криофилы способны переносить образование льда во внеклеточных жидкостях. Этот процесс приводит к частичной дегидратации клеток, что повышает их устойчивость. У насекомых накопление защитных органических веществ, таких как глицерин, сорбит, маннит и других, препятствует кристаллизации внутриклеточных растворов и позволяет переживать критические морозные периоды в состоянии оцепенения. Так, жуки-жужелицы в тундрах выдерживают переохлаждение до $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$, накапливая к зиме до 25 % глицерина и снижая содержание воды в теле с 65 до 54 %. Летом глицерин в их теле не обнаруживается. Некоторые насекомые выдерживают зимой до -47 и даже $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$ с замерзанием внеклеточной, но не внутриклеточной влаги. Морские обитатели практически не сталкиваются с температурами ниже $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$, но беспозвоночные приливо-отливной зоны (моллюски, усоногие раки и др.) зимой во время отлива переносят замерзание до $-(15-20)\text{ }^{\circ}\text{C}$. Клетки под микроскопом выглядят сморщенными, но кристаллов льда в них не обнаруживается. Устойчивость к замерзанию может проявляться и у эвритермных видов, оптимальные температуры развития которых далеки от $0\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Термофилы – это экологическая группа видов, оптимум жизнедеятельности которых приурочен к области высоких температур. Термофилией отличаются многие представители микроорганизмов, растений и животных, встречающихся в горячих источниках, на поверхности прогреваемых почв, в разлагающихся органических остатках при их саморазогревании и т. п.

Верхние температурные пределы активной жизни отличаются у разных групп организмов. Наиболее устойчивы бактерии. У одного из видов археобактерий, распространенных на глубинах вокруг термальных источников («курильщиков»), экспериментально обнаружена способность к росту и делению клеток при температурах, превышающих +110 °С. Некоторые бактерии, окисляющие серу, как, например, *Sulfolobus acidocaldarius*, размножаются при +(85–90)°С. Обнаружена даже способность ряда видов расти в практически кипящей воде. Естественно, не все бактерии активны при столь высоких температурах, но разнообразие таких видов достаточно велико.

Верхние температурные пороги развития цианобактерий (сине-зеленых водорослей) и других фотосинтезирующих прокариот лежат в более низких пределах от +70 до +73 °С. Термофилы, растущие при +(60–75) °С, есть как среди аэробных, так и анаэробных бактерий, спорообразующих, молочнокислых, актиномицетов, метанообразующих и др. В неактивном состоянии спорообразующие бактерии выдерживают до +200 °С в течение десятков минут, что демонстрирует режим стерилизации предметов в автоклавах.

Термостабильность белков бактерий создается за счет значительного числа малых изменений в их первичной структуре и добавочных слабых связей, определяющих укладку молекул. В транспортных и рибосомных РНК термофилов повышено содержание гуанина и цитозина. Эта пара оснований более термостабильна, чем пара аденин – урацил.

Таким образом, выход температурной устойчивости за пределы средней нормы происходит в основном за счет биохимических адаптаций.

Среди эукариотных организмов – грибов, простейших, растений и животных – также существуют термофилы, но уровень их толерантности к высокой температуре ниже, чем у бактерий. Пределы роста грибного мицелия составляют +(60–62) °С. Известны десятки видов, способных быть активными при +50 °С и выше в таких местообитаниях, как компосты, стога сена, хранящееся зерно, прогреваемая почва, свалки и т. п. Простейшие – амёбы и инфузории, одноклеточные водоросли могут размножаться до температуры в +(54–56) °С. Высшие растения могут переносить краткосрочные нагревания до +(50–60) °С, но активный фотосинтез даже у пустынных видов тормозится температурами, превышающими +40 °С. Так, в клетках суданской травы при +48 °С движение цитоплазмы останавливается уже через 5 мин. Критические температуры тела некоторых животных, например пустынных ящериц, могут достигать +(48–49) °С, но для большинства видов температуры тела, превышающие +(43–44) °С, несовместимы с жизнью из-за рассогласования физиологических процессов и коагуляции белка коллагена.

Таким образом, с усложнением организации живых существ способность их быть активными при высоких температурах понижается.

Узкая специализация и латентные состояния намного раздвигают границы жизни по отношению к отдельным факторам среды. Если средние температурные пределы активности организмов характеризуются диапазоном от 0 до +(40–45) °С, то специализированные виды (криофилы и термофилы) расширяют его более чем вдвое (от -10 до примерно +110 °С), а в состоянии криптобиоза и анабиоза некоторые формы жизни способны выдерживать температуры, близкие к абсолютному нулю или намного превышающие точку кипения воды.

3.1.2. Температура тела и тепловой баланс организмов

Температура тела живых существ по-разному зависит от температуры окружающей среды. Баланс тепла в организме складывается из его прихода и расхода. Источники поступления тепловой энергии делятся на внешние и внутренние. Внешнее, или *экзогенное*, тепло организм получает от более нагретых воды, воздуха, окружающих предметов, прямой солнечной радиации. При этом большую роль играют площадь покровов и их теплопроводность. Внутреннее, или *эндогенное*, тепло вырабатывается как обязательный атрибут обмена веществ. Любой организм выделяет в окружающую среду тепло в результате своей жизнедеятельности.

Источником теплообразования в клетках являются два экзотермических процесса: окислительные реакции и расщепление АТФ. Энергия, освобождающаяся при втором процессе, идет, как известно, на осуществление всех рабочих функций клетки, а энергия окисления – на восстановление АТФ. Но и в том, и в другом случае, согласно второму закону термодинамики, часть энергии рассеивается в виде тепла. Тепло, вырабатываемое живыми организмами как побочный продукт биохимических реакций, может служить существенным источником повышения температуры их тела. Общий объем теплопродукции зависит от массы тела и интенсивности метаболизма.

Потери тепла происходят через поверхность тела за счет излучения и теплопроводности, а также за счет энергоемкого испарения воды организмами. По физическим законам на испарение 1 мл воды затрачивается около 539 кал. Соотношение всех этих теплообменных процессов определяет температуру живых существ и влияет на скорость метаболических реакций.

Жизнедеятельность и активность большинства видов на Земле зависят прежде всего от тепла, поступающего извне, а температура тела – от хода внешних температур. Такие организмы называют *пойкилотермными*. Этот термин обозначает изменчивость

теплового режима организмов. Пойкилотермность свойственна всем микроорганизмам, грибам, растениям, беспозвоночным животным и значительной части хордовых. Две группы высших животных – птиц и млекопитающих относят к *гомойотермным*. Они способны поддерживать постоянную оптимальную температуру тела независимо от температуры среды.

Среди пойкилотермных организмов есть такие, которые всю жизнь проводят в условиях постоянных внешних температур (глубины океанов, пещеры и т. п.), в связи с чем температура их тела не меняется. Такое явление называют *ложной гомойотермией* (рис. 12). Она свойственна, например, ряду рыб и иглокожих. Среди истинно гомойотермных животных выделяют группу *гетеротермных*. В нее входят виды, впадающие в спячку или временное оцепенение. Эти виды в активном состоянии поддерживают постоянную температуру тела на высоком уровне, а в неактивном – пониженную, что сопровождается замедлением обмена веществ. Таковы сурки, суслики, летучие мыши, сони, ежи, колибри, стрижи и др. Таким образом, термины «пойкилотермия», «гомойотермия», «ложная гомойотермия» и «гетеротермия» отражают степень изменчивости температуры живых существ.

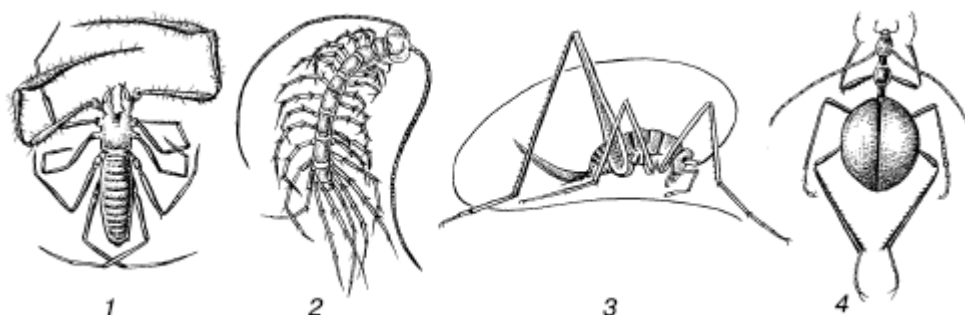


Рис. 12. Ложногомойотермные членистоногие – обитатели пещер: 1 – лжескорпион; 2 – многоножка; 3 – кузнечик; 4 – жужелица

Для характеристики организмов по основным источникам используемого тепла используют термины эктотермный и эндотермный. *Эктотермия* – это жизнь преимущественно за счет нагревания из внешней среды, *эндотермия* – за счет тепла, вырабатываемого самим организмом.

Масштабы выработки тепла сильно отличаются у разных видов, проявляя зависимость от сложности организации группы, возможностей окислительных реакций, размеров и массы тела, условий среды и других причин. Так, например, бактерии выделяют на грамм веса в час около 450 кал, мухи-дрозофилы – 30, мыши – 8, для человека этот показатель равен 4. В пределах позвоночных животных при сходной массе

тела млекопитающие продуцируют в 5–6 раз, а птицы – в 7–8 раз больше тепла, чем рептилии.

Все живые организмы потенциально эндотермны, но сильно различаются по уровню обмена и возможностям сохранения тепла. Нарушения теплового баланса меняют температуру тела. Восстановить нарушенный баланс можно тремя путями: 1) изменением теплопродукции, 2) изменением теплоотдачи и 3) перемещением в пространстве в область предпочитаемых температур. Пойкилотермные и гомойотермные организмы по-разному реализуют возможности температурных адаптаций.

3.1.3. Температурные адаптации пойкилотермных организмов

Температура пойкилотермных изменяется вслед за температурой окружающей среды. Они преимущественно эктотермны, выработки и сохранения собственного тепла у них недостаточно для противостояния тепловому режиму местообитаний. В связи с этим реализуется два основных пути адаптации: *специализация* и *толерантность*.

Специализированные виды стенотермны, они приспособлены к жизни в таких участках биосферы, где колебания температур происходят лишь в узких пределах. Выход за эти пределы для них губителен. Например, некоторые одноклеточные водоросли, развивающиеся в горных ледниках на поверхности тающего льда, погибают при температурах, превышающих $+ (3-5) \text{ } ^\circ\text{C}$. Растения дождевых тропических лесов не способны переносить снижение температуры до $+ (5-8) \text{ } ^\circ\text{C}$. Коралловые полипы живут только в диапазоне температур воды от $+20,5$ до $+30 \text{ } ^\circ\text{C}$, т. е. в тропическом поясе океана. Голотурия *Elpidia glacialis* обитает при температуре воды от 0 до $+1 \text{ } ^\circ\text{C}$ и не выдерживает отклонения от этого режима ни на один градус.

Другой путь адаптации пойкилотермных видов – развитие устойчивости клеток и тканей к широкому колебанию температур, характерному для большей части биосферы. Этот путь связан с периодическим торможением обмена веществ и перехода организмов в латентное состояние, когда температура среды сильно отклоняется от оптимума.

Эффективные температуры развития пойкилотермных организмов. Зависимость темпов роста и развития от внешних температур дает возможность рассчитать прохождение жизненного цикла видов в конкретных условиях. После холодового угнетения нормальный обмен веществ восстанавливается для каждого вида при определенной температуре, которая называется *температурным порогом развития*, или *биологическим нулем развития*. Чем больше температура среды превышает пороговую, тем интенсивнее протекает развитие и, следовательно, тем скорее завершается прохождение отдельных стадий и всего жизненного цикла организма (рис. 13).

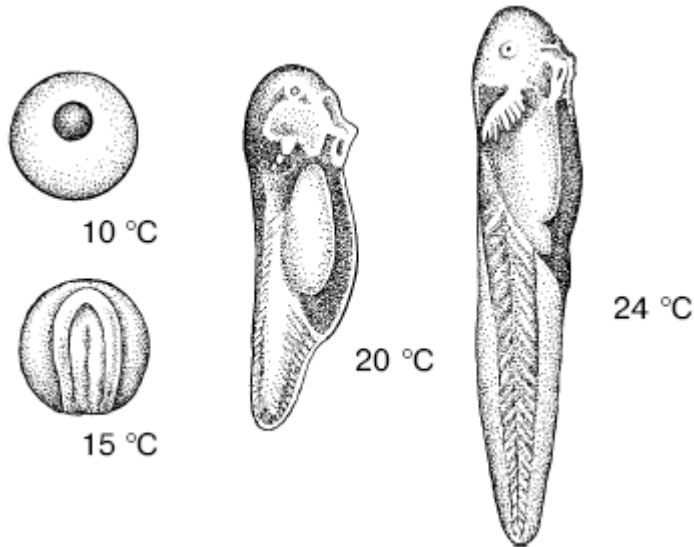


Рис. 13. Состояние развивающихся при разных температурах головастиков через 3 дня после оплодотворения яйца (по С. А. Зернову, 1949)

Для осуществления генетической программы развития пой-килотермным организмам необходимо получить извне определенное количество тепла. Это тепло измеряется суммой эффективных температур. Под **эффективной температурой** понимают разницу между температурой среды и температурным порогом развития организмов. Для каждого вида она имеет верхние пределы, так как слишком высокие температуры уже не стимулируют, а тормозят развитие.

И порог развития, и сумма эффективных температур для каждого вида свои. Они зависят от исторической приспособленности к условиям жизни. Для семян растений умеренного климата, например гороха, клевера, порог развития низкий: их прорастание начинается при температуре почвы от 0 до +1 °С; более южные культуры – кукуруза и просо – начинают прорастать только при +(8-10) °С, а семенам финиковой пальмы для начала развития нужно прогревание почвы до +30 °С.

Сумму эффективных температур рассчитывают по формуле

$$X = (T - C) \cdot t,$$

где X – сумма эффективных температур; T – температура окружающей среды, C – температура порога развития и t – число часов или дней с температурой, превышающей порог развития.

Зная средний ход температур в каком-либо районе, можно рассчитать появление определенной фазы или число возможных генераций интересующего нас вида. Так, в климатических условиях Северной Украины может выплодиться лишь одна генерация бабочки яблонной плодожорки, а на юге Украины – до трех, что необходимо учитывать

при разработке мер защиты садов от вредителей. Сроки цветения растений зависят от того, за какой период они набирают сумму необходимых температур. Для зацветания мать-и-мачехи под Петербургом, например, сумма эффективных температур равна 77, кислицы – 453, земляники – 500, а желтой акации – 700 °С.

Сумма эффективных температур, которую нужно набрать для завершения жизненного цикла, часто ограничивает географическое распространение видов. Например, северная граница лесной растительности приблизительно совпадает с июльскими изотермами +(10–12) °С. Севернее тепла для развития деревьев уже не хватает, и зона лесов сменяется безлесными тундрами.

Расчеты эффективных температур необходимы в практике сельского и лесного хозяйства, при борьбе с вредителями, интродукции новых видов и т. п. Они дают первую, приближенную основу для составления прогнозов. Однако на распространение и развитие организмов влияет множество других факторов, поэтому в действительности температурные зависимости оказываются более сложными.

Температурная компенсация. Ряд пойкилотермных видов, обитающих в условиях переменных температур, развивает возможность поддерживать более или менее постоянный уровень обмена веществ в довольно широких пределах изменения температуры тела. Это явление называется температурной компенсацией и происходит в основном за счет биохимических адаптаций. Например, у моллюсков на побережье Баренцева моря, таких, как брюхоногие литторины (*Littorina littorea*) и двустворчатые мидии (*Mytilus edulis*), интенсивность обмена, оцениваемая по потреблению кислорода, почти не зависит от температуры в тех пределах, с которыми моллюски встречаются ежедневно во время приливов и отливов. В весенне-летний период этот диапазон достигает более 20 °С (от +6 до +30 °С), и в холодной воде их метаболизм столь же интенсивен, как в теплом воздухе. Это обеспечивается действием ферментов, которые при понижении температуры меняют свою конфигурацию таким образом, что возрастает их сродство к субстрату и реакции протекают более активно.

Другие способы температурной компенсации связаны с заменой действующих ферментов сходными по функции, но работающими при иной температуре (изоферментами). Такие адаптации требуют времени, поскольку происходит инактивация одних генов и включение других с последующими процессами сборки белков. Подобная **акклимация** (сдвиг температурного оптимума) лежит в основе сезонных перестроек, а также обнаруживается у представителей широко распространенных видов в разных по климату частях ареала. Например, у одного из видов бычков из Атлантического океана в низких широтах Q10 имеет невысокое значение, а в холодных северных водах возрастает

при низких температурах и снижается при средних. Результатом этих компенсаций является то, что животные могут поддерживать относительное постоянство активности, так как даже незначительное повышение температуры у критических точек усиливает обменные процессы. Температурные компенсации для каждого вида возможны лишь в определенном диапазоне температур, но не выше и не ниже этой области.

Биохимические адаптации при всей их эффективности не представляют главный механизм противостояния неблагоприятным условиям. На самом деле они являются часто «крайним средством» и эволюционно вырабатываются у видов лишь тогда, когда невозможны другие способы, физиологические, морфо-анатомические или поведенческие, избегать экстремальных воздействий без перестройки основного химизма клеток. Ряд пойкилотермных организмов обладает возможностями частичной регуляции теплообмена, т. е. некоторыми способами увеличить поступление тепла в организм или отвести его избыток. В основном эти адаптации возникают у многоклеточных растений или животных и в каждой группе имеют свою специфику.

Элементы регуляции температуры у растений. Растения вырабатывают мало метаболического тепла вследствие эффективного перевода химической энергии из одних форм в другие, поэтому эндотермия не может быть использована ими для терморегуляции. Будучи организмами прикрепленными, они должны существовать при том тепловом режиме, который создается в местах их произрастания. Однако совпадение температур тела растения и среды скорее надо считать исключением, чем правилом, из-за разницы скоростей поступления и отдачи тепла. Высшие растения умеренно холодного и умеренно теплого поясов эвритермны. Тепловой режим растений весьма изменчив. Температура разных органов различна в зависимости от их расположения относительно падающих лучей и разных по степени нагретости слоев воздуха (рис. 14). Тепло поверхности почвы и приземного слоя воздуха особенно важно для тундровых и высокогорных растений. Приземистость, шпалерные и подушковидные формы роста, прижатость листьев розеточных и полурозеточных побегов к субстрату у арктических и высокогорных растений можно рассматривать как адаптацию к лучшему использованию тепла в условиях, где его мало (рис. 15).

А, Б

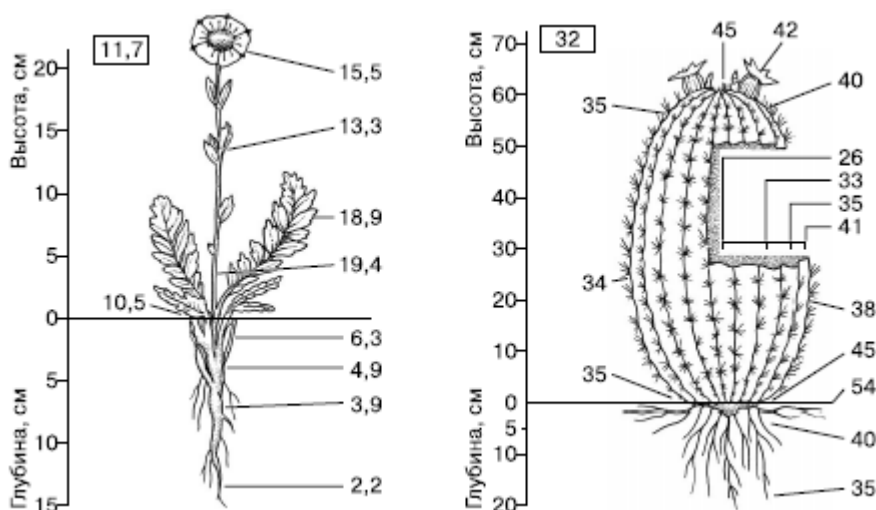


Рис. 14. Температура (в °С) разных органов растений (из В. Лархера, 1978).

В рамках дана температура воздуха на высоте растения:

А – растение тундры *Novosieversia glacialis*,

Б – кактус *Ferocactus wislizenii*

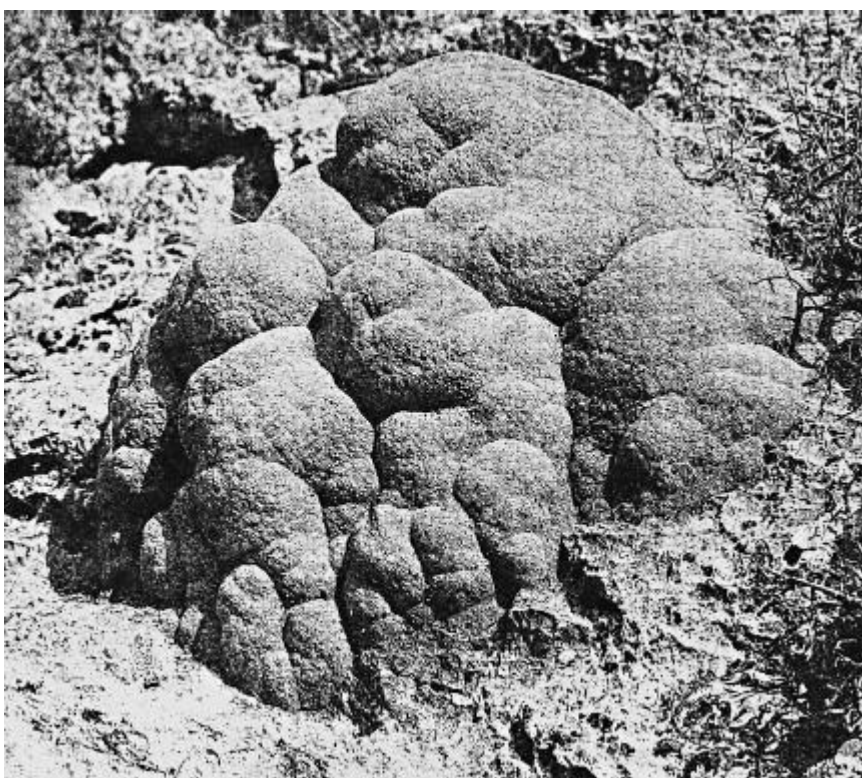


Рис. 15. Высокогорное растение Копетдага качим подушковидный – *Gypsophila aretioides* (по К. П. Попову, Э. М. Сейфулину, 1994)

В дни с переменной облачностью надземные органы растений испытывают резкие перепады температуры. Например, у дубравного эфемероида пролески сибирской, когда

облака закрывают солнце, температура листьев может упасть с $+(25-27)^\circ\text{C}$ до $+(10-15)^\circ\text{C}$, а затем, когда растения снова освещаются солнцем, поднимается до прежнего уровня. В пасмурную погоду температура листьев и цветков близка к температуре окружающего воздуха, но чаще бывает на несколько градусов ниже из-за транспирации. У многих растений разница температур заметна даже в пределах одного листа. Обычно верхушка и края листьев холоднее, поэтому при ночном охлаждении в этих местах в первую очередь конденсируется роса и образуется иней. При нагревании солнечными лучами температура растения может быть значительно выше температуры окружающего воздуха. Иногда эта разница доходит более чем до 20°C , как, например, у крупных мясистых стеблей пустынных кактусов или стволов одиночно стоящих деревьев.

Основное средство отведения избытка тепла и предотвращения ожогов – *устыичная транспирация*. Испарение 1 г воды выводит из тела растения около 583 кал (2438 Дж). Если в жаркую солнечную погоду смазать вазелином ту поверхность листа, на которой расположены устьица, лист очень быстро гибнет от перегрева и ожогов. Усиление транспирации при повышении температуры среды охлаждает растение. Однако этот механизм терморегуляции эффективен лишь в условиях достаточного водообеспечения, что редко бывает в аридных районах.

Растения обладают также рядом *морфологических адаптаций*, направленных на предотвращение перегрева. Этому служат густая опушенность листьев, рассеивающая часть солнечных лучей, глянцевиная поверхность, способствующая их отражению, уменьшение поглощающей лучи поверхности. Многие злаки, как, например, ковыль или овсяница, в жару свертывают листовые пластинки в трубочку, у эвкалиптов листья располагаются ребром к солнечным лучам, у части растений аридных районов листва полностью или частично редуцируется (саксаулы, кактусы, кактусовидные молочаи и др.).

В экстремально холодных условиях средствами получения дополнительного тепла служат также некоторые морфологические особенности растений. Основные из них – особые формы роста. Карликовость и образование стелющихся форм позволяет использовать микроклимат приземного слоя летом и быть защищенными снежным покровом зимой. Своеобразны растения-подушки. Их полусферическая форма создается за счет густого ветвления и слабого роста побегов. Листья располагаются лишь на периферии, в результате чего экономится общая поверхность растения, через которую происходит рассеивание тепла. Как известно, из всех геометрических фигур у шара наименьшее отношение поверхности к объему, что и реализуется в форме растения. Значительная часть холодостойких растений имеет темную окраску, что помогает лучше поглощать тепловые лучи и нагреваться даже под снегом. В Антарктиде летом

температура темно-коричневых лишайников бывает выше 0 °С даже под слоем снега в 30 см.

И *транспирация*, и *морфологические адаптации*, направленные на поддержание теплового баланса растений, подчиняются физическим законам природы и относятся к способам *физической терморегуляции*. У растений физическая терморегуляция хотя и представлена различными элементами, но в целом эффективность ее низка и распространяется лишь на несколько процентов общего теплового потока через организмы. Эти элементы терморегуляции позволяют растениям выживать в условиях, когда температура среды приближается к основным критическим значениям, но не могут стабилизировать их общий тепловой баланс. Более существенное значение для растений имеют *физиологические механизмы температурных адаптации*, повышающие их толерантность к холоду или перегреву (*накопление в клетках антифризов, листопад, отмирание надземных частей, уменьшение в клетках воды и т. п.*).

В разные фазы онтогенеза требования к теплу различны. В умеренном поясе прорастание семян происходит обычно при более низких температурах, чем цветение, а для цветения требуется более высокая температура, чем для созревания плодов.

По степени адаптации растений к условиям крайнего дефицита тепла можно выделить три группы:

1) *нехолодостойкие растения*— сильно повреждаются или гибнут при температурах, еще не достигающих точки замерзания воды. Гибель связана с инактивацией ферментов, нарушением обмена нуклеиновых кислот и белков, проницаемости мембран и прекращением тока ассимилятов. Это растения дождевых тропических лесов, водоросли теплых морей;

2) *неморозостойкие растения*— переносят низкие температуры, но гибнут, как только в тканях начинает образовываться лед. При наступлении холодного времени года у них повышается концентрация осмотически активных веществ в клеточном соке и цитоплазме, что понижает точку замерзания до – (5–7) °С. Вода в клетках может охлаждаться ниже точки замерзания без немедленного образования льда. Переохлажденное состояние неустойчиво и длится чаще всего несколько часов, что, однако, позволяет растениям переносить заморозки. Таковы некоторые вечнозеленые субтропические растения – лавры, лимоны и др.;

3) *льдоустойчивые*, или *морозоустойчивые, растения*— произрастают в областях с сезонным климатом, с холодными зимами. Во время сильных морозов надземные органы деревьев и кустарников промерзают, но тем не менее сохраняют жизнеспособность, так как в клетках кристаллического льда не образуется. Растения подготавливаются к

перенесению морозов постепенно, проходя предварительную закалку после того, как заканчиваются ростовые процессы. Закалка заключается в накоплении в клетках сахаров (до 20–30 %), производных углеводов, некоторых аминокислот и других защитных веществ, связывающих воду. При этом морозоустойчивость клеток повышается, так как связанная вода труднее оттягивается образующимися во внеклеточных пространствах кристаллами льда.

Оттепели в середине, а особенно в конце зимы вызывают быстрое снижение устойчивости растений к морозам. После окончания зимнего покоя закалка утрачивается. Весенние заморозки, наступившие внезапно, могут повредить тронувшиеся в рост побеги и особенно цветки даже у морозоустойчивых растений.

По степени адаптации к высоким температурам можно выделить следующие группы растений:

1) *нежаростойкие растения* повреждаются уже при $+(30-40)^\circ\text{C}$ (эукариотические водоросли, водные цветковые, наземные мезофиты);

2) *жаровыносливые растения* переносят получасовое нагревание до $+(50-60)^\circ\text{C}$ (растения сухих местообитаний с сильной инсоляцией – степей, пустынь, саванн, сухих субтропиков и т. п.).

Некоторые растения регулярно испытывают влияние пожаров, когда температура кратковременно повышается до сотен градусов. Пожары особенно часты в саваннах, в сухих жестколистных лесах и кустарниковых зарослях типа чапарраля. Там выделяют группу растений-*пирофитов*, устойчивых к пожарам. У деревьев саванн на стволах толстая корка, пропитанная огнеупорными веществами, надежно защищающими внутренние ткани. Плоды и семена пирофитов имеют толстые, часто одревесневшие покровы, которые растрескиваются, будучи опалены огнем.

Возможности регуляции температуры у пойкилотермных животных. Важнейшая особенность животных – их подвижность, способность перемещаться в пространстве создает принципиально новые адаптивные возможности, в том числе и в терморегуляции. Животные активно выбирают местообитания с более благоприятными условиями.

В отличие от растений, животные, обладающие мускулатурой, производят гораздо больше собственного, внутреннего тепла. При сокращении мышц освобождается значительно больше тепловой энергии, чем при функционировании любых других органов и тканей, так как КПД использования химической энергии для совершения мышечной работы относительно низок. Чем мощнее и активнее мускулатура, тем больше тепла может генерировать животное. По сравнению с растениями животные обладают

более разнообразными возможностями регулировать, постоянно или временно, температуру собственного тела.

Пойкилотермные животные остаются, однако, как и растения, эктотермными, поскольку общий уровень их метаболизма не настолько высок, чтобы внутреннего тепла стало достаточно для обогрева тела. Например, при температуре +37 °С пустынная игуана потребляет кислорода в 7 раз меньше, чем грызуны такой же величины. Тем не менее некоторые из пойкилотермных животных в состоянии активности способны поддерживать температуру тела более высокую, чем в окружающей среде. Например, бабочки-бражники, ведущие ночной образ жизни, летают и кормятся на цветках даже при +10 °С. Во время полета температура грудного отдела поддерживается на уровне 40–41 °С. Другие насекомые могут летать в холодном воздухе, предварительно разогревая свои летательные мышцы для взлета, например: саранча, шмели, осы, пчелы, крупные ночные совки и др. Шмели собирают нектар даже при +5 °С, имея температуру тела 36–38 °С. При прекращении активности насекомые быстро остывают. Генерировать тепло для обогрева могут в некоторых случаях и рептилии. Самка питона, обвивающая своим телом кладку, сокращая мускулатуру, способна повышать температуру на 5–6 °С в диапазоне внешних температур от +25 до +33 °С. При этом потребление ею кислорода возрастает почти в 10 раз до предельного для рептилий уровня. В более прохладном воздухе змея становится вялой и неактивной.

Основные способы регуляции температуры тела у пойкилотермных животных – *поведенческие*: перемена позы, активный поиск благоприятных мест обитания, целый ряд специализированных форм поведения, направленных на создание микроклимата (рытье нор, сооружение гнезд и др.).

Переменой позы животное может усилить или ослабить нагревание за счет солнечной радиации. Например, пустынная саранча в прохладные утренние часы подставляет солнечным лучам широкую боковую поверхность тела, а в полдень – узкую спинную. Ящерицы даже высоко в горах в период нормальной активности могут поддерживать температуру тела, используя нагревание прямыми солнечными лучами и тепло нагретых скал. По исследованиям на Кавказе, на высоте 4100 м температура тела *Lacerta agilis* временами на 29 °С превышала температуру воздуха, держась на уровне 32–36 °С. В сильную жару животные прячутся в тень, скрываются в норах, щелях и т. п. В пустынях днем, например, некоторые виды ящериц и змей взбираются на кусты или зарываются в менее нагретые слои песка, избегая соприкосновения с раскаленной поверхностью грунта. Ящерицы при необходимости стремительно перебегают горячие поверхности только на задних ногах, уменьшая тем самым контакт с почвой (рис. 16). К

зиме многие животные ищут убежища, где ход температур более сглажен по сравнению с открытыми местами обитания. Еще более сложны формы поведения общественных насекомых: пчел, муравьев, термитов, которые строят гнезда с хорошо регулируемой внутри них температурой, почти постоянной в период их активности.



Рис. 16. Поведение ящериц, спасающихся от раскаленной поверхности песка в пустыне



Рис. 17. Испарительная терморегуляция у животных:

1– ящерица – испарение со слизистых при открытом рте;

2– антилоповый суслик – натирание слюной;

3– койот – испарение со слизистых при учащенном дыхании

У ряда пойкилотермных животных эффективно действует и механизм **испарительной терморегуляции**. Лягушка за час при +20 °С теряет на суше 7770 Дж, что

в 300 раз больше ее собственной теплопродукции. Многие рептилии при приближении температуры к верхней критической начинают тяжело дышать или держать рот открытым, усиливая отдачу воды со слизистых оболочек (рис. 17). Пчелы, летающие в жаркую погоду, избегают перегрева, выделяя изо рта каплю жидкости, испарение которой удаляет избыток тепла.

Однако, несмотря на ряд возможностей физической и поведенческой терморегуляции, пойкилотермные животные могут осуществлять ее лишь в узком диапазоне температур. Из-за общего низкого уровня метаболизма они не могут обеспечить постоянство теплового баланса и достаточно активны только вблизи от верхних температурных границ существования. Овладение местообитаниями с постоянно низкими температурами для холоднокровных животных затруднительно. Оно возможно только при развитии *специализированной криофилии* и в наземных условиях доступно лишь мелким формам, способным использовать малейшие преимущества микроклимата.

3.1.4. Температурные адаптации гомойотермных организмов

Гомойотермия – принципиально иной путь температурных адаптаций, возникший на основе резкого повышения уровня окислительных процессов у птиц и млекопитающих в результате эволюционного совершенствования кровеносной, дыхательной и других систем органов. Потребление кислорода на 1 г массы тела у теплокровных животных в десятки и сотни раз больше, чем у пойкилотермных.

Основные отличия гомойотермных животных от пойкилотермных организмов: 1) мощный поток внутреннего, эндогенного тепла; 2) развитие целостной системы эффективно работающих терморегуляторных механизмов, и в результате 3) постоянное протекание всех физиологических процессов в оптимальном температурном режиме.

Гомойотермные сохраняют постоянный тепловой баланс между теплопродукцией и теплоотдачей и соответственно поддерживают постоянную высокую температуру тела. Организм теплокровного животного не может быть временно «приостановлен» так, как это происходит при гипобиозе или криптобиозе у пойкилотермных.

Гомойотермные животные всегда вырабатывают определенный минимум теплопродукции, обеспечивающий работу кровеносной системы, органов дыхания, выделения и других, даже находясь в покое. Этот минимум получил название *базального метаболизма*. Переход к активности усиливает выработку тепла и соответственно требует усиления теплоотдачи.

Теплокровным свойственна *химическая терморегуляция* – рефлекторное увеличение теплопродукции в ответ на понижение температуры среды. Химическая

терморегуляция полностью отсутствует у пойкилотермных, у которых, в случае выделения дополнительного тепла, оно генерируется за счет непосредственной двигательной активности животных.

В противоположность пойкилотермным при действии холода в организме теплокровных животных окислительные процессы не ослабевают, а усиливаются, особенно в скелетных мышцах. У многих животных сначала наблюдается мышечная дрожь – несогласованное сокращение мышц, приводящее к выделению тепловой энергии. Кроме того, клетки мышечной и многих других тканей выделяют тепло и без осуществления рабочих функций, приходя в состояние особого терморегуляционного тонуса. При дальнейшем снижении температуры среды тепловой эффект терморегуляционного тонуса возрастает.

При продуцировании дополнительного тепла особенно усиливается обмен липидов, так как нейтральные жиры содержат основной запас химической энергии. Поэтому жировые запасы животных обеспечивают лучшую терморегуляцию. Млекопитающие обладают даже специализированной бурой жировой тканью, в которой вся освобождающаяся химическая энергия, вместо того чтобы переходить в связи ЛТФ, рассеивается в виде тепла, т. е. идет на обогревание организма. Бурая жировая ткань наиболее развита у животных – обитателей холодного климата.

Поддержание температуры за счет возрастания теплопродукции требует большого расхода энергии, поэтому животные при усилении химической терморегуляции либо нуждаются в большом количестве пищи, либо тратят много жировых запасов, накопленных ранее. Например, землеройка бурозубка крошечная имеет исключительно высокий уровень обмена. Чередует очень короткие периоды сна и активности, она деятельна в любые часы суток и в день съедает корма в 4 раза больше собственной массы. Частота сердцебиения у бурозубок до 1000 в мин. Также и птицам, остающимся на зиму, нужно много корма: им страшны не столько морозы, сколько бескормица. Так, при хорошем урожае семян ели и сосны клесты зимой даже выводят птенцов.

Усиление химической терморегуляции, таким образом, имеет свои пределы, обусловленные возможностью добывания пищи. При недостатке корма зимой такой путь терморегуляции экологически невыгоден. Он, например, слабо развит у всех животных, обитающих за полярным кругом: песцов, моржей, тюленей, белых медведей, северных оленей и др. Для обитателей тропиков химическая терморегуляция также мало характерна, поскольку у них практически не возникает необходимости в дополнительном продуцировании тепла.

В пределах некоторого диапазона внешних температур гомойотермные поддерживают температуру тела, не тратя на это дополнительной энергии, а используя эффективные механизмы физической терморегуляции, позволяющие лучше сохранять или отводить тепло базального метаболизма. Этот диапазон температур, в пределах которого животные чувствуют себя наиболее комфортно, называется **термонейтральной зоной**. За нижним порогом этой зоны начинается химическая терморегуляция, за верхним – траты энергии на испарение.

Физическая терморегуляция экологически выгодна, так как адаптация к холоду осуществляется не за счет дополнительной выработки тепла, а за счет сохранения его в теле животного. Кроме того, возможна защита от перегрева путем усиления теплоотдачи во внешнюю среду.

Способы физической терморегуляции множественны. В филогенетическом ряду млекопитающих – от насекомоядных к рукокрылым, грызунам и хищникам механизмы физической терморегуляции становятся все более совершенными и разнообразными. К ним следует отнести *рефлекторное сужение и расширение кровеносных сосудов кожи*, меняющее ее теплопроводность, *изменение теплоизолирующих свойств меха и перьевого покрова*, *противоточный теплообмен* путем контакта сосудов при кровоснабжении отдельных органов, *регуляцию испарительной теплоотдачи*.

Густой мех млекопитающих, перьевого и особенно пуховой покров птиц позволяют сохранять вокруг тела прослойку воздуха с температурой, близкой к температуре тела животного, и тем самым уменьшить теплоизлучение во внешнюю среду. Теплоотдача регулируется наклоном волос и перьев, сезонной сменой меха и оперения. Исключительно теплый зимний мех млекопитающих Заполярья позволяет им в холода обходиться без существенного повышения обмена веществ и снижает потребность в пище. Например, песцы на побережье Северного Ледовитого океана зимой потребляют пищи даже меньше, чем летом.

У морских млекопитающих – ластоногих и китов – слой подкожной жировой клетчатки распределен по всему телу. Толщина подкожного жира у отдельных видов тюленей достигает 7–9 см, а общая его масса составляет до 40–50 % от массы тела. Теплоизолирующий эффект такого «жирового чулка» настолько высок, что под тюленями, часами лежащими на снегу, снег не тает, хотя температура тела животного поддерживается на уровне 38 °С. У животных жаркого климата подобное распределение жировых запасов приводило бы к гибели от перегрева из-за невозможности выведения избытка тепла, поэтому жир у них запасается локально, в отдельных частях тела, не мешая теплоизлучению с общей поверхности (верблюды, курдючные овцы, зебу и др.).

Системы противоточного теплообмена, помогающие поддерживать постоянную температуру внутренних органов, обнаружены в лапах и хвостах у сумчатых, ленивцев, муравьедов, полуобезьян, ластоногих, китов, пингвинов, журавлей и др. При этом сосуды, по которым нагретая кровь движется от центра тела, тесно контактируют со стенками сосудов, направляющих охлажденную кровь от периферии к центру, и отдают им свое тепло.

Немаловажное значение для поддержания температурного баланса имеет отношение поверхности тела к его объему, так как в конечном счете масштабы продуцирования тепла зависят от массы животного, а теплообмен идет через его покровы.

Связь размеров и пропорций тела животных с климатическими условиями их обитания была подмечена еще в XIX в. Согласно **правилу Бергмана** (1848), если два близких вида теплокровных животных отличаются размерами, то более крупный обитает в более холодном, а более мелкий – в теплом климате. Бергман подчеркивал, что эта закономерность проявляется лишь в том случае, если виды не отличаются другими приспособлениями к терморегуляции. Из проанализированных им 75 групп птиц в фауне Германии около трети удовлетворяло найденному правилу. Д. Лллен в 1877 г. подметил, что у многих млекопитающих и птиц северного полушария относительные размеры конечностей и различных выступающих частей тела (хвостов, ушей, клювов) увеличиваются к югу – **правило Аллена**. Терморегуляционное значение отдельных участков тела далеко не равноценно. Выступающие части имеют большую относительную поверхность, которая выгодна в условиях жаркого климата. У ряда млекопитающих, например, особое значение для поддержания теплового баланса имеют уши, снабженные, как правило, большим количеством кровеносных сосудов (рис. 18). Огромные уши африканского слона, маленькой пустынной лисички-фенека, американского зайца превратились в специализированные органы терморегуляции. При адаптации к холоду проявляется *закон экономии поверхности*, так как компактная форма тела с минимальным отношением площади к объему наиболее выгодна для сохранения тепла.



Рис. 18. Африканский длинноухий тушканчик (по В. Е. Соколову и др., 1977)

Если температура среды превышает верхнюю границу термонеutralной зоны, животным приходится затрачивать дополнительную энергию на испарительную терморегуляцию.

Эффективным механизмом отдачи тепла служит испарение воды путем потоотделения или через влажные слизистые оболочки полости рта и верхних дыхательных путей. Способность к образованию пота у разных видов очень различна. Человек при сильной жаре может выделить до 12 л пота в день, рассеяв при этом тепла в десять раз больше по сравнению с нормой. Выделяемая вода, естественно, должна возмещаться через питье. У некоторых животных испарение идет только через слизистые. У собаки, для которой одышка – единственный способ испарительной терморегуляции, частота дыхания при этом доходит до 300–400 вдохов в минуту. Регуляция температуры через испарение требует траты организмом воды и поэтому возможна не во всех условиях существования.

Поведенческие способы регуляции теплообмена для теплокровных животных не менее важны, чем для пойкилотермных, и также чрезвычайно разнообразны – от *изменения позы и поисков укрытий до сооружения сложных нор, гнезд, осуществления ближних и дальних миграций.*

В норах роющих животных ход температур сглажен тем сильнее, чем больше глубина норы. В средних широтах на расстоянии 150 см от поверхности почвы перестают ощущаться даже сезонные колебания температуры. В особенно искусно построенных гнездах также поддерживается ровный, благоприятный микроклимат (рис. 19). В войлокообразном гнезде синицы-ремеза, имеющем лишь один узкий боковой вход, тепло и сухо в любую погоду.

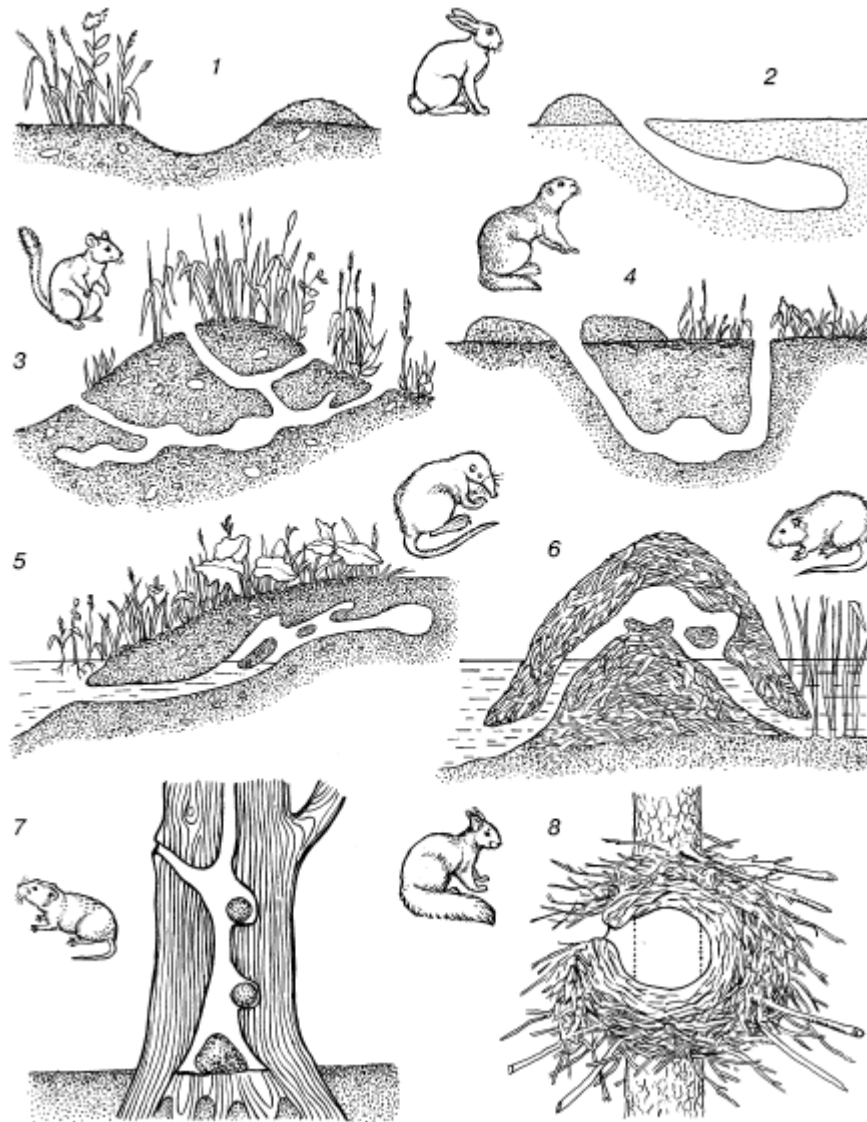


Рис. 19. Особенности строения нор и расположения гнезд разных видов млекопитающих (по Н. П. Наумову, 1963, И. И. Барабаш-Никифорову, Л. Н. Формозову, 1963):

1 – логово зайца-русака в песчаных дюнах; 2 – снежная нора зайца-русака; 3 – летняя нора полуденной песчанки; 4 – нора малого суслика; 5 – нора выхухоли; 6 – хатка ондатры; 7 – гнезда рыжей полевки в дупле дуба; 8 – зимнее гнездо обыкновенной белки

В ряде случаев гомойотермные животные используют в целях терморегуляции *групповое поведение*. Например, некоторые пингвины в сильный мороз и бураны сбиваются в плотную кучу, так называемую черепаху. Особи, оказавшиеся с краю, через некоторое время пробиваются внутрь, и «черепаха» медленно кружится и перемещается. Внутри такого скопления температура поддерживается около $+37^{\circ}\text{C}$ даже в самые сильные морозы. Обитатели пустынь верблюды в жару также сбиваются вместе,

прижимаясь друг к другу боками, но этим достигается противоположный эффект – предотвращение сильного нагревания всей поверхности тела солнечными лучами. Температура в центре скопления животных равна температуре их тела, 39 °С, тогда как шерсть на спине и боках крайних животных нагревается до 70 °С.

Сочетание эффективных способов химической, физической и поведенческой терморегуляции при общем высоком уровне окислительных процессов в организме позволяет гомойотермным животным поддерживать свой тепловой баланс на фоне широких колебаний внешней температуры.

3.1.5. Экологические выгоды пойкилотермии и гомойотермии

Пойкилотермия и гомойотермия – это, по сути дела, две альтернативные природные стратегии выживания организмов в условиях колеблющихся температур. Каждая из них имеет свои преимущества и недостатки.

Пойкилотермность – это подчинение организмов ходу внешних температур. Производя сравнительно мало эндогенного тепла и обладая лишь отдельными терморегуляторными реакциями, пойкилотермные организмы не могут обеспечить постоянства теплообмена, поэтому при колебаниях температуры среды их активность прерывиста. Переход в неактивное состояние связан с развитием механизмов толерантности к изменениям температуры тела.

Подчинение температуре среды имеет, однако, ряд преимуществ. Снижение уровня обмена при действии холода экономит энергетические затраты, резко уменьшает потребность в пище. В условиях сухого жаркого климата пойкилотермность позволяет избегать излишних потерь воды, так как практическое отсутствие различий между температурами тела и среды не вызывает дополнительного испарения. Высокие температуры пойкилотермные животные переносят легче и с меньшими энергетическими затратами, чем гомойотермные, которые тратят много энергии на удаление избытка тепла из тела.

Гомойотермность – это стратегия сопротивления влиянию факторов среды. Организм гомойотермного животного всегда функционирует только в узких температурных границах. За этими пределами для них невозможно не только сохранение биологической активности, но и переживание в угнетенном состоянии, так как выносливость к значительным колебаниям температуры тела ими потеряна. Зато, отличаясь высокой интенсивностью окислительных процессов в организме и обладая мощным комплексом терморегуляторных средств, гомойотермные животные могут

поддерживать для себя постоянный температурный оптимум при значительных отклонениях внешних температур, что позволяет им шире осваивать внешние условия.

Работа механизмов терморегуляции требует больших энергетических затрат, для выполнения которых животные нуждаются в усиленном питании, поэтому единственно возможным состоянием животных с регулируемой температурой тела является состояние постоянной активности. В холодных районах ограничивающим фактором в их распространении является не температура, а возможность регулярного добывания пищи.

3.1.6. Сочетание элементов разных стратегий

Ряд животных способны к сочетанию преимуществ обеих стратегий теплообмена. У некоторых видов гомойотермных, осваивающих экстремальные условия на пределе возможности поддержания теплового баланса, проявляются элементы пойкилотермии, позволяющие им экономить энергию.

У верблюдов в жаркое летнее время дневные колебания температуры тела достигают 6–7 °С. Утром животные имеют температуру 34–35 °С, а затем постепенно нагреваются под палящими лучами солнца, т. е. ведут себя как пойкилотермные организмы. Испарительная терморегуляция через потовые железы и слизистые начинается у верблюда лишь при достижении температуры тела в 40,7 °С, что близко к пределу тепловой выносливости. Вечером, когда температура воздуха падает ниже этой величины, верблюд освобождается от накопившегося избыточного тепла путем прямого излучения. Эти адаптации позволяют животному экономить до 5 л воды, которые потребовались бы для поддержания его средней температуры в пределах 37–38 °С.

Противоположный пример ежесуточного остывания на 5–6 °С в условиях суровых зим на северо-востоке России дают птицы кедровки (рис. 20). За короткий световой день птицы не успевают собрать достаточно пищи, чтобы противостоять низким (иногда до -40 °С) ночным температурам. К утру температура их тела снижается до 34–35 °С, что позволяет выжить, экономя энергию.



Рис. 20. Птицы северных широт, не улетающие на юг: 1 – клест; 2 – кедровка; 3 – щур; 4 – глухарь

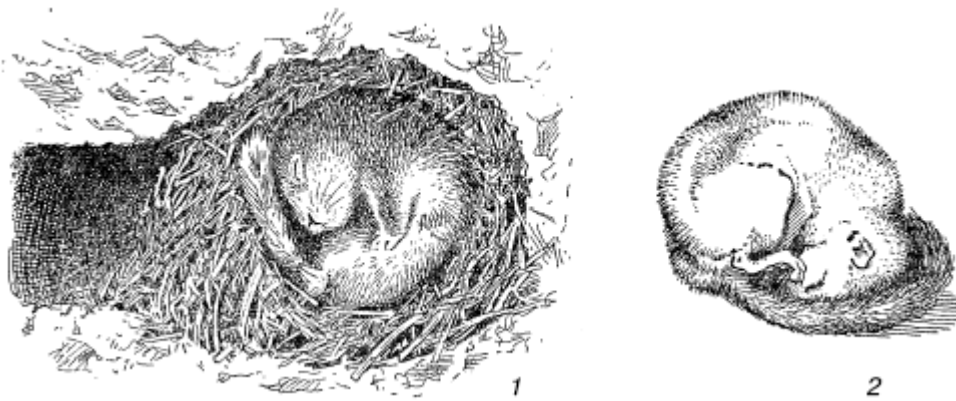


Рис. 21. Суслик (1) и соня-полчок (2) во время зимней спячки

Гетеротермность – особая адаптивная стратегия среди птиц и млекопитающих, при которой закономерно сочетается использование выгод как постоянства, так и перемены температуры тела. Основные формы проявления гетеротермности – способность впадать в *спячку* или *торпидное состояние* (оцепенение).

Зимняя спячка характерна для ряда млекопитающих, распространена у однопроходных, насекомоядных, грызунов и летучих мышей. Впадая в спячку, животные прекращают борьбу за поддержание высокой температуры тела, снижая ее всего до

нескольких градусов выше нуля. Это сберегает энергетические ресурсы организма. Животные проводят в спячке часто долгие месяцы, иногда до полугода при резко пониженном уровне обмена веществ, постепенно расходуя накопленные резервы (рис. 21). У европейского суслика, например, частота сердцебиений падает с 400 в мин всего до 4–7, у хомяка обыкновенного – с 200 до 12–15, у сони-полчка – с 450 до 35. Потребление кислорода уменьшается в 20-100 раз (рис. 22). Однако состояние спячки не соответствует оцепенению пойкилотермных. Спячка – это хорошо регулируемое физиологическое состояние, при котором терморегуляторная система организма переключается на более низкий уровень. Когда температура в укрытии приближается к 0 °С, животные (хомяки, сурки, сони) начинают генерировать дополнительное тепло, поддерживая температуру тела на уровне не менее 2–3 °С. За время спячки крылатые кожаны теряют 30–35 % веса, а суслики – до 50 %. Некоторые виды в зимний период неоднократно пробуждаются и подкармливаются запасами. Суслики до 7 % времени находятся в период спячки в бодрствующем состоянии. Пробуждение млекопитающих происходит путем самосогревания и требует затрат энергии. Возрастает частота сокращений сердца, учащается ритм дыхания. Для выхода из спячки сусликам требуется около 3 часов. Летучие мыши согреваются быстрее и через 15–30 минут уже готовы к полету.

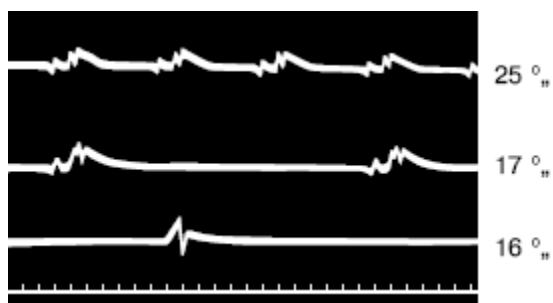


Рис. 22. Изменение числа сердцебиений у сурка во время спячки при температуре тела (сверху вниз) 25, 17 и 16 °С. Одно деление шкалы равно 0,2 с (по Эндрес и др., 1930)

Торпидное состояние, или оцепенелость, сопровождает зимнюю спячку животных, но возникает и в других условиях как самостоятельная адаптация. Ряд мелких видов птиц и млекопитающих понижает уровень обмена и температуру тела при неблагоприятных погодных изменениях или регулярно в суточных циклах. У колибри, например, с наступлением ночи температура тела падает с 36–40 °С до 18 °С, птицы садятся на ветки и оцепеневают. Летучие мыши, наоборот, активны в сумеречное и ночное время и впадают в торпидное состояние днем. Переход к оцепенению стимулируется также недостатком пищи. При одних и тех же температурных условиях обеспеченные кормом животные

могут продолжать активный образ жизни и генерировать тепло на терморегуляцию, а при нехватке пищи оцепеневают. Кратковременное *торпидное состояние*, как и спячка, – также регулируемый процесс, но температура тела при этом не падает столь низко и обычно остается на уровне, близком к 20 °С.

Между кратковременным оцепенением гетеротермных животных и длительной зимней спячкой существует вся гамма переходов. Зимний сон медведей, например, не называют спячкой, так как температура этих зверей понижается всего на 3–6 °С, а снижение уровня метаболизма не столь значительно. Мышечная активность обычно подавлена, но большинство физиологических функций сохраняется на прежнем уровне. Роды и выкармливание медвежат молоком у медведиц, например, приходится на время зимнего сна. Медведи способны относительно легко пробуждаться и переходить в активное состояние.

В пустынях ряд мелких млекопитающих (мышевидные грызуны, сони, некоторые суслики, насекомоядные тенреки и др.) впадают не только в зимнюю, но и в летнюю спячку, которая называется *эстивацией* (от лат. *aestes*– лето). Температура их тела падает при этом не столь значительно – до 25–27 °С, но соответственное понижение уровня обмена веществ позволяет экономить не только энергию, но и воду.

Таким образом, широкое распространение гетеротермности позволяет предполагать фундаментальное значение этого явления для выживания животных в неблагоприятных условиях.

3.2. Свет

3.2.1. Солнечная радиация

Всем живым организмам для осуществления процессов жизнедеятельности необходима энергия, поступающая извне. Основным источником ее является солнечная радиация, на которую приходится около 99,9 % в общем балансе энергии Земли.

Если принять солнечную энергию, достигающую Земли, за 100 %, то примерно 19 % ее поглощается при прохождении через атмосферу, 34 % отражается обратно в космическое пространство и 47 % достигает земной поверхности в виде прямой и рассеянной радиации (рис. 23). Прямая солнечная радиация – это континуум электромагнитного излучения с длинами волн от 0,1 до 30000 нм. На ультрафиолетовую часть спектра приходится от 1 до 5 %, на видимую – от 16 до 45 % и на инфракрасную – от 49 до 84 %.

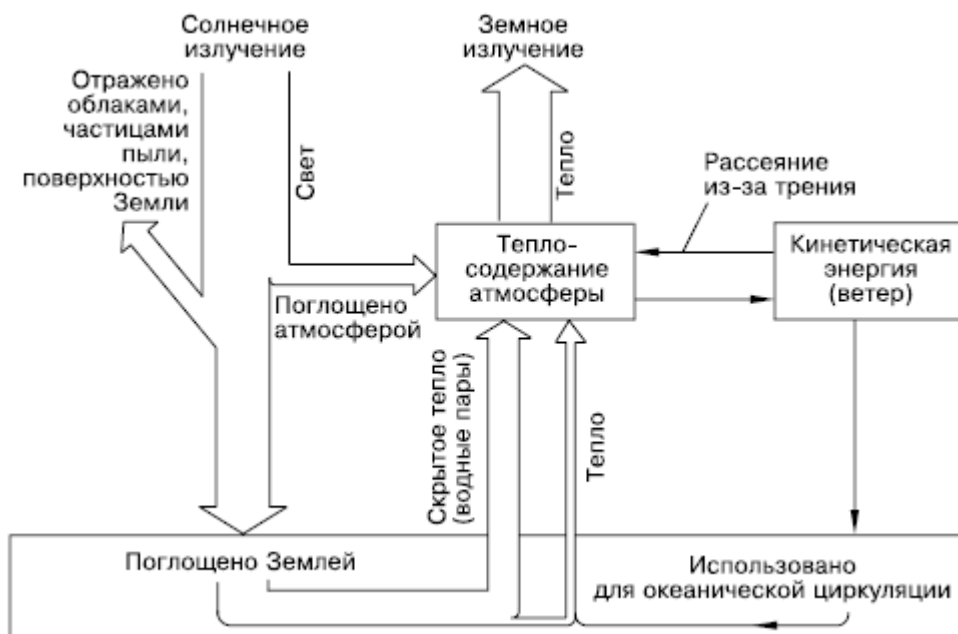


Рис. 23. Пути расходования солнечной энергии на поверхности Земли (по Э. Оорту, 1972)

Распределение энергии по спектру существенно зависит от массы атмосферы и меняется при различных высотах Солнца. Количество рассеянной радиации (отраженные лучи) возрастает с уменьшением высоты стояния Солнца и увеличением мутности атмосферы. Спектральный состав радиации безоблачного неба характеризуется максимумом энергии в 400–480 нм.

Действие разных участков спектра солнечного излучения на живые организмы. Среди ультрафиолетовых лучей (УФЛ) до поверхности Земли доходят только длинноволновые (290–380 нм), а коротковолновые, губительные для всего живого, практически полностью поглощаются на высоте около 20–25 км озоновым экраном – тонким слоем атмосферы, содержащим молекулы O_3 . Длинноволновые ультрафиолетовые лучи, обладающие большой энергией фотонов, имеют высокую химическую активность. Большие дозы их вредны для организмов, а небольшие необходимы многим видам. В диапазоне 250–300 нм УФЛ оказывают мощное бактерицидное действие и у животных вызывают образование из стеролов антирахитического витамина D; при длине волны 200–400 нм вызывают у человека загар, который является защитной реакцией кожи. Инфракрасные лучи с длиной волны более 750 нм оказывают тепловое действие.

Видимая радиация несет приблизительно 50 % суммарной энергии. С областью видимой радиации, воспринимаемой человеческим глазом, почти совпадает ФР – физиологическая радиация (длина волны 300–800 нм), в пределах которой выделяют ФАР

– область фотосинтетически активной радиации (380–710 нм). Область ФР можно условно разделить на ряд зон: ультрафиолетовую (менее 400 нм), сине-фиолетовую (400–500 нм), желто-зеленую (500–600 нм), оранжево-красную (600–700 нм) и дальнюю красную (более 700 нм).

Видимый свет для фототрофных и гетеротрофных организмов имеет разное экологическое значение.

Зеленым растениям свет нужен для образования хлорофилла, формирования гранальной структуры хлоропластов; он регулирует работу устьичного аппарата, влияет на газообмен и транспирацию, активизирует ряд ферментов, стимулирует биосинтез белков и нуклеиновых кислот. Свет влияет на деление и растяжение клеток, ростовые процессы и на развитие растений, определяет сроки цветения и плодоношения, оказывает формообразующее воздействие. Но самое большое значение имеет свет в осуществлении процесса фотосинтеза. С этим связаны основные адаптации растений по отношению к свету.

Фотоавтотрофы способны ассимилировать CO_2 , используя лучистую энергию Солнца и преобразуя ее в энергию химических связей в органических соединениях. Пурпурные и зеленые бактерии, имеющие бактериохлорофиллы, способны поглощать свет в длинноволновой части (максимумы в области 800-1100 нм). Это позволяет им существовать даже при наличии только невидимых инфракрасных лучей. Водоросли и высшие зеленые растения поглощают свет в диапазоне, близком к видимому человеческим глазом.

Водоросли обитают в водоемах, но встречаются и на суше на поверхности разных предметов – на стволах деревьев, на заборах, на скалах, на снегу, на поверхности почвы и в ее толще.

В почве находят водоросли на глубине до 2,7 м, но большая часть их обитает в самых верхних слоях (до 1 см). Здесь они являются типичными фототрофами, однако в глубине почвы, в полной темноте, могут переходить на гетеротрофное питание.

В Мировом океане водоросли обитают в освещаемой зоне. Глубже всех проникают красные водоросли. Чаще они обитают на глубинах до 20–40 м, но если прозрачность воды велика, то встречаются до 100 и даже 200 м.

На суше для высших фотоавтотрофных растений условия освещения практически везде благоприятны, и они растут повсюду, где позволяют климатические и почвенные условия, приспособившись к световому режиму данного местообитания.

3.2.2. Экологические группы растений по отношению к свету и их адаптивные особенности

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

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

У растений возникают различные морфологические и физиологические адаптации к световому режиму местообитаний.

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

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

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

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

Можно отметить некоторые общие приспособительные особенности, свойственные растениям каждой экологической группы.

Световые адаптации гелиофитов и сциофитов. *Гелиофиты* часто имеют побеги с укороченными междоузлиями, сильно ветвящиеся, нередко розеточные. Листья гелиофитов обычно мелкие или с рассеченной листовой пластинкой, с толстой наружной стенкой клеток эпидермы, нередко с восковым налетом или густым опушением, с большим числом устьиц на единицу площади, часто погруженных, с густой сетью жилок, с хорошо развитыми механическими тканями. У ряда растений листья фотометричные, т. е. повернуты ребром к полуденным лучам или могут менять положение своих частей в зависимости от высоты стояния Солнца. Так, у степного растения софоры листочки непарноперистосложного листа в жаркий день подняты вверх и сложены, у василька русского так же ведут себя сегменты перисторассеченного листа.

Оптический аппарат гелиофитов развит лучше, чем у сциофитов, имеет большую фотоактивную поверхность и приспособлен к более полному поглощению света. Обычно у них лист толще, клетки эпидермы и мезофилла мельче, палисадная паренхима

двухслойная или многослойная (у некоторых саван-ных растений Западной Африки – до 10 слоев), нередко развита под верхней и нижней эпидермой. Мелкие хлоропласты с хорошо развитой гранальной структурой в большом числе (до 200 и более) расположены вдоль продольных стенок.

Хлорофилла на сухую массу в листьях гелиофитов приходится меньше, но зато в них содержится больше пигментов I пигментной системы и хлорофилла P_{700} . Отношение хлорофилла a к хлорофиллу b равно примерно 5: 1. Отсюда высокая фотосинтетическая способность гелиофитов. Компенсационная точка лежит в области более высокой освещенности. Интенсивность фотосинтеза достигает максимума при полном солнечном освещении. У особой группы растений – гелиофитов, у которых фиксация CO_2 идет путем C4-дикарбоновых кислот, световое насыщение фотосинтеза не достигается даже при самой сильной освещенности. Это растения из засушливых областей (пустынь, саванн). Особенно много C4-растений среди семейств мятликовых, осоковых, айзовых, портулаковых, амарантовых, маревых, гвоздичных, молочайных. Они способны к вторичной фиксации и реутилизации CO_2 , освобождающегося при световом дыхании, и могут фотосинтезировать при высоких температурах и при закрытых устьицах, что часто наблюдается в жаркие часы дня.

Обычно C4-растения, особенно сахарный тростник и кукуруза, отличаются высокой продуктивностью.

Сциофиты– это растения, постоянно находящиеся в условиях сильного затенения. При освещенности 0,1–0,2 % могут расти только мхи и селягинеллы. Плауны довольствуются 0,25-0,5 % полного дневного света, а цветковые растения встречаются обычно там, где освещенность в пасмурные дни достигает не менее 0,5–1% (бегонии, недотрога, травы из семейств имбирные, мареновые, коммелиновые).

В северных широколиственных и темнохвойных лесах полог сомкнутого древостоя может пропускать всего 1–2% ФАР, изменяя ее спектральный состав. Сильнее всего поглощаются синие и красные лучи, и пропускается относительно больше желто-зеленых лучей, дальних красных и инфракрасных. Слабая освещенность сочетается с повышенной влажностью воздуха и повышенным содержанием в нем CO_2 , особенно у поверхности почвы. Сциофиты этих лесов – зеленые мхи, плауны, кислица обыкновенная, грушанки, майник двулистный и др.

Листья у сциофитов располагаются горизонтально, нередко хорошо выражена листовая мозаика. Листья темно-зеленые, более крупные и тонкие. Клетки эпидермы крупнее, но с более тонкими наружными стенками и тонкой кутикулой, часто содержат хлоропласты. Клетки мезофилла крупнее, палисадная паренхима однослойная или имеет

нетипичное строение и состоит не из цилиндрических, а из трапециевидных клеток. Площадь жилок вдвое меньше, чем у листьев гелиофитов, число устьиц на единицу площади меньше. Хлоропласты крупные, но число их в клетках невелико.

У сциофитов по сравнению с гелиофитами меньше хлорофилла P_{700} . Отношение хлорофилла a к хлорофиллу b равно примерно 3: 2. С меньшей интенсивностью протекают у них такие физиологические процессы, как транспирация, дыхание. Интенсивность фотосинтеза, быстро достигнув максимума, перестает возрастать при усилении освещенности, а на очень ярком свете может даже понизиться.

У лиственных теневыносливых древесных пород и кустарников (дуба черешчатого, липы сердцевидной, сирени обыкновенной и др.) листья, расположенные по периферии кроны, имеют структуру, сходную со структурой листьев гелиофитов, и называются световыми, а в глубине кроны – теньевые листья с теневой структурой, сходной со структурой листьев сциофитов (рис. 24).

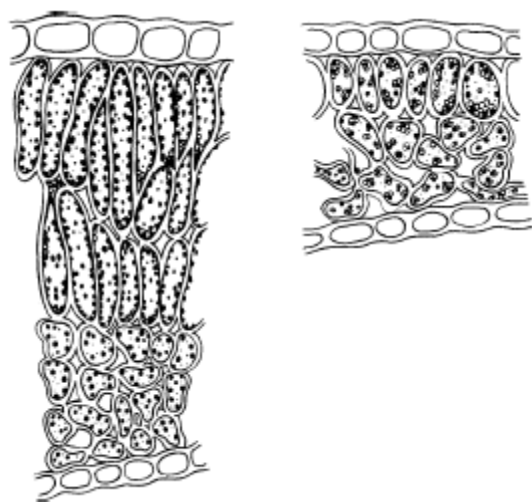


Рис. 24. Поперечный срез светового (слева) и теневого (справа) листа сирени (по И. С. Михайловской, 1977)

Факультативные гелиофиты, или теневыносливые растения, в зависимости от степени теневыносливости имеют приспособительные особенности, сближающие их то с гелиофитами, то со сциофитами. К этой группе можно отнести некоторые луговые растения, лесные травы и кустарники, растущие и в затененных участках леса, и на лесных полянах, опушках, вырубках. На осветленных местах они разрастаются часто сильнее, однако оптимальное использование ФАР у них происходит не при полном солнечном освещении.

У деревьев и кустарников теневая или световая структура листа часто определяется условиями освещения предыдущего года, когда закладываются почки: если закладка почек идет на свету, то формируется световая структура, и наоборот.

Если в одном и том же местообитании закономерно периодически изменяется световой режим, растения в разные сезоны могут проявлять себя то как светолюбивые, то как теневыносливые.

Весной в дубравах под полог леса проникает 50–60 % солнечной радиации. Листья розеточных побегов сныти обыкновенной имеют световую структуру и отличаются высокой интенсивностью фотосинтеза. В это время они создают основную часть органического вещества годичной продукции. Листья сныти летней генерации, появляющиеся при развитии древесном пологе, под который проникает в среднем 3,5 % солнечной радиации, имеют типичную теневую структуру, и интенсивность фотосинтеза их значительно ниже, в 10–20 раз. Подобную двойственность по отношению к свету проявляет и осока волосистая, светолюбивая весной и теневыносливая летом. По-видимому, это свойственно и другим растениям дубравного широколиственного леса.

Отношение к световому режиму меняется у растений и в онтогенезе. Проростки и ювенильные растения многих луговых видов и древесных пород более теневыносливы, чем взрослые особи.

Иногда у растений меняются требования к световому режиму, когда они оказываются в иных климатических и эдафических условиях. Так, обычные теневыносливые растения хвойного леса – черника, седмичник европейский и некоторые другие – в тундре приобретают особенности гелиофитов.

Наиболее общая адаптация растений к максимальному использованию ФАР – пространственная ориентация листьев. При вертикальном расположении листьев, как, например, у многих злаков и осок, солнечный свет полнее поглощается в утренние и вечерние часы – при более низком стоянии солнца. При горизонтальной ориентации листьев полнее используются лучи полуденного солнца. При диффузном расположении листьев в разных плоскостях солнечная радиация в течение дня утилизируется наиболее полно. Обычно при этом листья нижнего яруса на побеге отклонены горизонтально, среднего направлены косо вверх, а верхнего располагаются почти вертикально.

Считают, что кукуруза является одной из самых высокопродуктивных сельскохозяйственных культур потому, что наряду с высоким КПД фотосинтеза у нее наблюдается диффузное расположение листьев, при котором полнее поглощается ФАР.

На севере, где высота стояния солнца меньше, встречается больше растений с вертикальным расположением листьев, а на юге – с горизонтальным. Для получения

большей биомассы выгодны также посеы и насаждения, в которых сочетаются растения с разной пространственной ориентацией листьев, причем в верхнем ярусе лучше иметь растения с вертикальным расположением листьев, которые полнее используют свет при низком стоянии солнца, не препятствуют прохождению полуденных лучей к расположенным в нижнем ярусе листьям с горизонтальной ориентацией.

3.2.3. Свет как условие ориентации животных

Для животных солнечный свет не является таким необходимым фактором, как для зеленых растений, поскольку все гетеротрофы в конечном счете существуют за счет энергии, накопленной растениями. Тем не менее и в жизни животных световая часть спектра солнечного излучения играет важную роль. Разные виды животных нуждаются в свете определенного спектрального состава, интенсивности и длительности освещения. Отклонения от нормы подавляют их жизнедеятельность и приводят к гибели. Различают виды светлюбивые (*фотофилы*) и тенелюбивые (*фотофобы*); *эврифотные*, выносящие широкий диапазон освещенности, и *стенофотные*, переносящие узкоограниченные условия освещенности.

Свет для животных необходимое условие видения, зрительной ориентации в пространстве. Рассеянные, отраженные от окружающих предметов лучи, воспринимаемые органами зрения животных, дают им значительную часть информации о внешнем мире. Развитие зрения у животных шло параллельно с развитием нервной системы.

Полнота зрительного восприятия окружающей среды зависит у животных в первую очередь от степени эволюционного развития. Примитивные глазки многих беспозвоночных – это просто светочувствительные клетки, окруженные пигментом, а у одноклеточных – светочувствительный участок цитоплазмы. Процесс восприятия света начинается с фотохимических изменений молекул зрительных пигментов, после чего возникает электрический импульс. Органы зрения из отдельных глазков не дают изображения предметов, а воспринимают только колебания освещенности, чередование света и тени, свидетельствующие об изменениях в окружающей среде. Образное видение возможно только при достаточно сложном устройстве глаза. Пауки, например, могут различать контуры движущихся предметов на расстоянии 1–2 см. Наиболее совершенные органы зрения – глаза позвоночных, головоногих моллюсков и насекомых. Они позволяют воспринимать форму и размеры предметов, их цвет, определять расстояние.

Способность к объемному видению зависит от угла расположения глаз и от степени перекрывания их полей зрения. Объемное зрение, например, характерно для

человека, приматов, ряда птиц – сов, соколов, орлов, грифов. Животные, у которых глаза расположены по бокам головы, имеют монокулярное, плоскостное зрение.

Предельная чувствительность высокоразвитого глаза огромна. Привыкший к темноте человек может различить свет, интенсивность которого определяется энергией всего пяти квантов, что близко к физически возможному пределу.

Понятие видимого света в некоторой мере условно, так как отдельные виды животных сильно различаются по способности воспринимать разные лучи солнечного спектра. Для человека область видимых лучей – от фиолетовых до темно-красных.

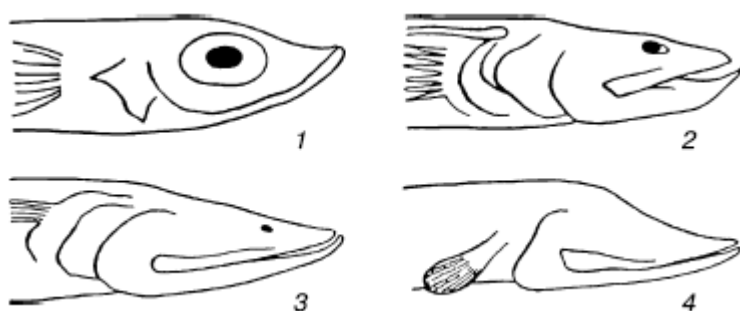


Рис. 25. Разная степень редукции глаз у глубоководных рыб семейства Scopelidae (по Ф. Швердпфегеру, 1963):

- 1– *Chlorophthalmus productus* (с глубины 750 м);
- 2– *Bathypterois dubius* (800-1000 м);
- 3– *Benthosaurus grallator* (3000 м);
- 4– *Dathymicrops regis* (5000 м)

Некоторые животные, например гремучие змеи, видят инфракрасную часть спектра и ловят добычу в темноте, ориентируясь при помощи органов зрения. Для пчел видимая часть спектра сдвинута в более коротковолновую область. Они воспринимают как цветовой значительную часть ультрафиолетовых лучей, но не различают красных.

Кроме эволюционного уровня группы, развитие зрения и его особенности зависят от экологической обстановки и образа жизни конкретных видов (рис. 25, 26).

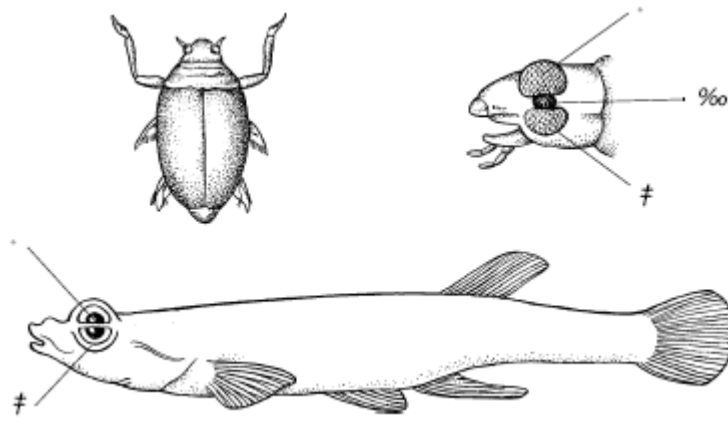


Рис. 26. Глаза жука-вертячки *Gytinus* и четырехглазой рыбки *Anableps*, плавающих у поверхности воды:

- a*– верхняя часть глаза, приспособленная к зрению в воздухе;
- б*– нижняя часть глаза, приспособленная к зрению в воде;
- в*– место прикрепления усика у вертячки

У постоянных обитателей пещер, куда не проникает солнечный свет, глаза могут быть полностью или частично редуцированы, как, например, у слепых жуков жужелиц, протеев среди амфибий и др.

Способность к различению цвета в значительной мере зависит и от того, при каком спектральном составе излучения существует или активен вид. Большинство млекопитающих, ведущих происхождение от предков с сумеречной и ночной активностью, плохо различают цвета и видят все в черно-белом изображении (собачьи, кошачьи, хомяки и др.). Такое же зрение характерно для ночных птиц (совы, козодои). Дневные птицы имеют хорошо развитое цветовое зрение.

Жизнь при сумеречном освещении приводит часто к гипертрофии глаз. Огромные глаза, способные улавливать ничтожные доли света, свойственны ведущим ночной образ жизни лемурам, обезьянам лори, долгопятам, совам и др.

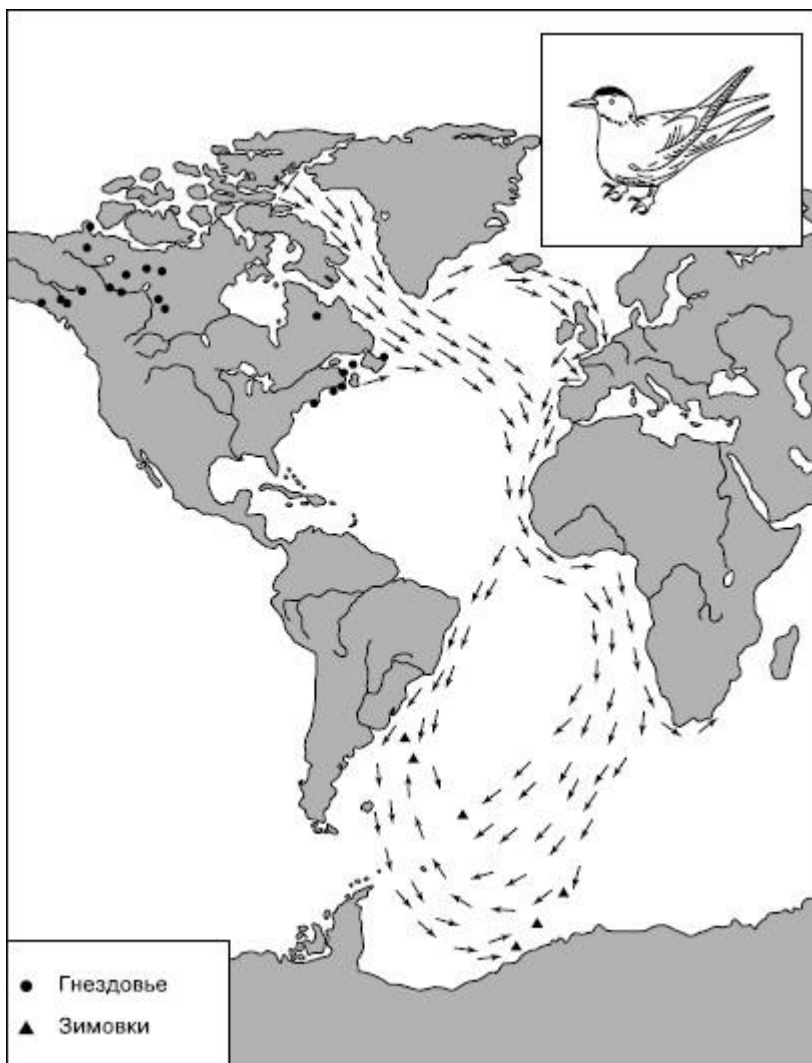


Рис. 27. Пролет североамериканских полярных крачек на зимовки (по И. Штейнбахеру, 1956)

Животные ориентируются с помощью зрения во время дальних перелетов и миграций. Птицы с поразительной точностью выбирают направление полета, преодолевая иногда тысячи километров от гнездовий до мест зимовок (рис. 27).

Доказано, что при таких дальних перелетах птицы хотя бы частично ориентируются по солнцу и звездам, т. е. астрономическим источникам света. При вынужденном отклонении от курса они способны к навигации, т. е. к изменению ориентации, чтобы попасть в нужную точку Земли. При неполной облачности ориентация сохраняется, если видна хотя бы часть неба. В сплошной туман птицы не летят или, если он застаёт их в пути, продолжают лететь вслепую и часто сбиваются с курса.

Способность птиц к навигации доказана многими опытами.

Птицы, сидящие в клетках, в состоянии предмиграционного беспокойства всегда ориентируются в сторону зимовок, если они могут наблюдать за положением солнца или

звезд. Например, когда чечевиц перевезли с побережья Балтийского моря в Хабаровск, они изменили свою ориентацию в клетках с юго-восточной на юго-западную. Зимуют эти птицы в Индии. Таким образом, они способны правильно выбрать направление полета на зимовку из любой точки Земли. Днем птицы учитывают не только положение солнца, но и смещение его в связи с широтой местности и временем суток. Опыты в планетарии показали, что ориентация птиц в клетках меняется, если менять перед ними картину звездного неба в соответствии с направлением предполагаемого перелета.

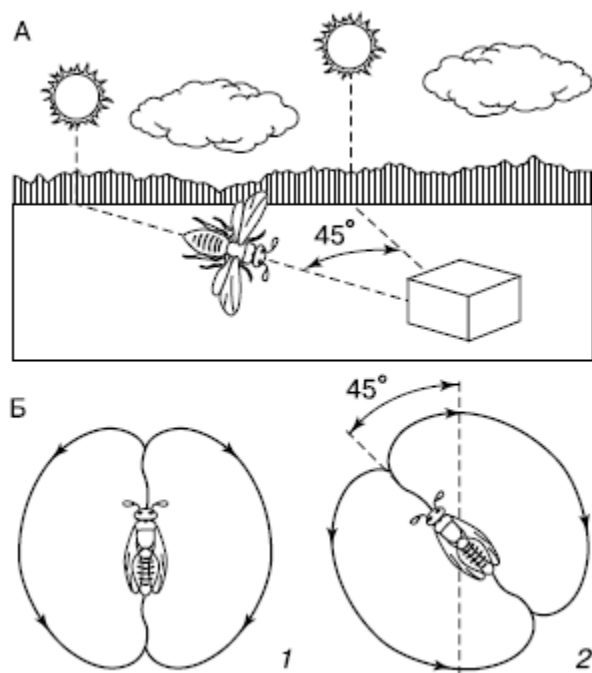


Рис. 28. Ориентация полета пчел по положению солнца (по W. Jacobs, M. Renner, 1974):

А – ориентация полета за взятком;

Б – танец пчелы-разведчицы на вертикальных сотах:

1 – положение оси «восьмерки» в случае, если направление к месту взятка совпадает с направлением на солнце;

2 – отклонение оси «восьмерки» при передвижении солнца

Навигационная способность птиц врожденная. Она не приобретается за счет жизненного опыта, а создается естественным отбором как система инстинктов. Точные механизмы такой ориентации еще плохо изучены. Гипотеза ориентации птиц в перелетах по астрономическим источникам света в настоящее время подкреплена материалами опытов и наблюдений.

Способность к подобного рода ориентации свойственна и другим группам животных. Среди насекомых она особенно развита у пчел. Пчелы, нашедшие нектар, передают другим информацию о том, куда лететь за взятком, используя в качестве ориентира положение солнца. Пчела-разведчица, открывшая источник корма, возвращается в улей и начинает на сотах танец, совершая быстрые повороты. При этом она описывает фигуру в виде восьмерки, поперечная ось которой наклонена по отношению к вертикали. Угол наклона соответствует углу между направлениями на солнце и на источник корма (рис. 28). Когда медосбор очень обилён, разведчицы сильно возбуждены и могут танцевать долго, в течение многих часов, указывая сборщицам путь к нектару. За время их танца угол наклона восьмерки постепенно смещается в соответствии с движением солнца по небу, хотя пчелы в темном улье и не видят его. Если солнце скрывается за облаками, пчелы ориентируются на поляризованный свет свободного участка неба. Плоскость поляризации света зависит от положения солнца.

3.3. Влажность

Протекание всех биохимических процессов в клетках и нормальное функционирование организма в целом возможны только при достаточном обеспечении его водой – необходимым условием жизни. Поддержание водного баланса имеет огромное значение для всех живых организмов.

Проблемы водообеспечения особенно важны для обитателей суши. Особенности поддержания водного баланса зависят от того, в какой экологической обстановке они живут, какой образ жизни ведут, насколько могут использовать различные источники влаги и задерживать воду в теле.

3.3.1. Адаптация растений к поддержанию водного баланса

Низшие наземные растения из влажного субстрата поглощают воду погруженными в него частями таллома, а влагу дождя, росы и тумана – всей поверхностью. В максимально набухом состоянии лишайники содержат в 20–30 раз больше воды, чем сухого вещества.

Среди высших наземных растений мохообразные поглощают воду из почвы ризоидами, а большинство других – корнями, специализированными органами, всасывающими воду. В клетках корня развивается сосущая сила чаще всего в несколько атмосфер, но этого достаточно для извлечения из почвы большей части связанной воды. Лесные деревья умеренной зоны развивают сосущую силу корней около $3 \cdot 10^6$ Па (30

атм), некоторые травянистые растения (земляника лесная, медуница неясная) – до $2 \cdot 10^6$ (20 атм) и даже свыше $4 \cdot 10^6$ Па (40 атм) (смолка обыкновенная); растения сухих областей – до 60 атм.

Когда в непосредственной близости от корней запасы воды в почве истощаются, корни растут в направлении большей влажности, так что корневая система растений постоянно находится в движении. У степных и пустынных растений часто можно видеть эфемерные корни, быстро вырастающие в периоды увлажнения почвы, а с наступлением засушливого периода засыхающие.

По типу ветвления различают следующие корневые системы:

1) *экстенсивная* охватывает большой объем почвы, но сравнительно слабо ветвится, так что почва пронизана корнями негусто. Таковы корневые системы у многих степных и пустынных растений (саксаула, верблюжьей колючки), у деревьев умеренной полосы (сосны обыкновенной, березы повислой), а из трав у люцерны серповидной, василька шероховатого и др.;

2) *интенсивная* – охватывает сравнительно небольшой объем почвы, но густо пронизывает ее многочисленными сильно ветвящимися корнями, как, например, у степных дерновинных злаков (ковылей, типчака и др.), у ржи, пшеницы. Между этими типами корневых систем есть переходные.

Корневые системы очень пластичны и резко реагируют на изменение условий, в первую очередь увлажнения (рис. 29). При недостатке влаги корневая система становится экстенсивнее. Так, при выращивании ржи в разных условиях общая длина корней (без корневых волосков) в 1000 см^3 почвы варьирует от 90 м до 13 км, а поверхность корневых волосков может увеличиться в 400 раз.

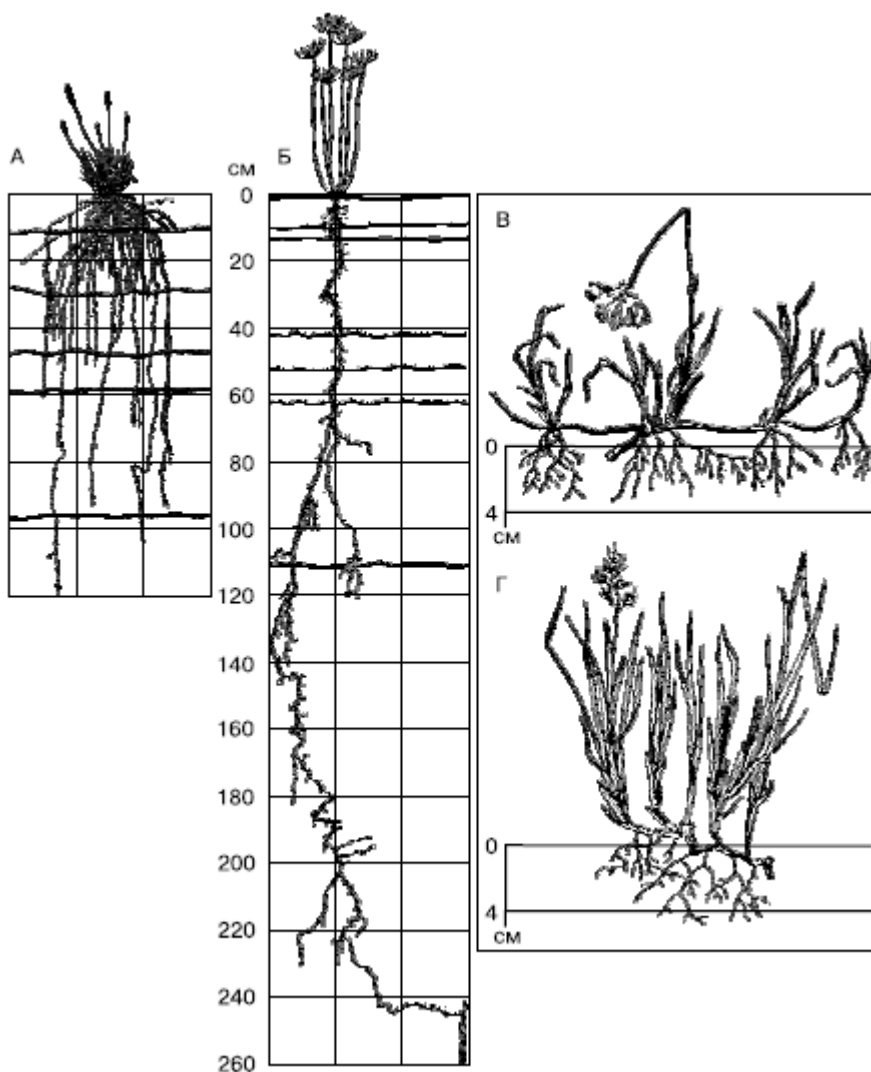


Рис. 29. Корневые системы степных и тундровых растений (по М. С. Шалыту и Б. А. Тихомирову, 1963):

А – *Festuca sulcata*;

Б – *Euphorbia gerardiana* на черноземах в Аскания-Нова;

В – *Eriophorum scheuchzeri*;

Г – *Hierochloa alpina* – из тундр Таймыра

Всасывание воды корнями затруднено при большой сухости почвы, засолении или сильной кислотности, при низкой температуре. Например, ягель обыкновенный при температуре почвы 0 °С поглощает воды в 3 раза меньше, чем при +(20–30) °С. Способность поглощать воду при той или иной температуре зависит от приспособленности растений к тепловому режиму почв в местах их произрастания. Виды с ранним началом развития, как правило, могут всасывать воду корнями при более низкой температуре, чем развивающиеся позднее. Тундровые растения и некоторые деревья,

растущие на почвах с подстилающей их многолетней мерзлотой, могут поглощать воду при температуре почвы 0 °С.

У высших растений есть и дополнительные пути поступления воды в тело. Мхи могут поглощать воду всей поверхностью, как и лишайники. Особенно много воды впитывают такие мхи, как кукушкин лен, виды сфагнума, чему способствует строение их листьев и побегов. При полном насыщении сфагновые мхи содержат в своем теле в десятки раз больше воды, чем в воздушно-сухом состоянии (рис. 30). Семена поглощают воду из почвы. Из воздуха, насыщенного водяными парами, в дождевом тропическом лесу поглощают воду многие эпифиты, например папоротник гименофиллум – тонкими листьями, многие орхидеи – воздушными корнями. В чашевидных влагалищах листьев многих зонтичных скапливается вода, которая постепенно всасывается эпидермисом. Виды из рода тилляндсия (бромелиевые) существуют в пустыне Атакама практически исключительно за счет влаги туманов и росы, которую впитывают чешуевидные волоски на листьях.

Поступившая в растение вода транспортируется от клетки к клетке (ближний транспорт) и по ксилеме во все органы, где расходуется на жизненные процессы (дальний транспорт). В среднем 0,5 % воды идет на фотосинтез, а остальная – на восполнение потерь от испарения и поддержание тургора. Вода испаряется со всех поверхностей, как внутренних, так и наружных, соприкасающихся с воздухом. Различают устьичную, кутикулярную и перидермальную транспирацию.

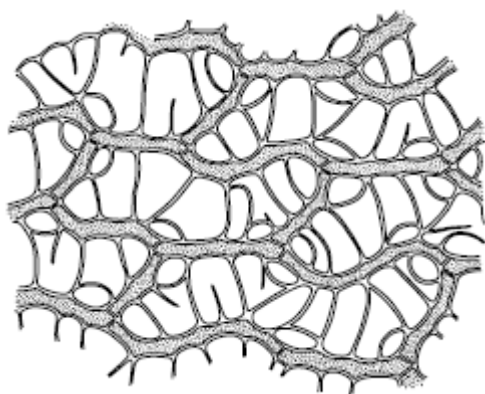


Рис. 30. Часть листа сфагнума болотного с клетками двух типов: зеленых с хлоропластами и бесцветных водоносных (Жизнь растений. Т. 4. 1978)

Через устьица транспирируется влага, испарившаяся с поверхности клеток внутри органов. Это основной путь расходования воды растением. Кутикулярная транспирация составляет менее 10 % от свободного испарения; у вечнозеленых хвойных пород она

сокращается до 0,5 %, а у кактусов даже до 0,05 %. Относительно велика кутикулярная транспирация молодых разворачивающихся листьев. Перидермальная транспирация обычно незначительна. Интенсивность общей транспирации повышается с увеличением освещенности, температуры, сухости воздуха и при ветре.

Водный баланс остается уравновешенным в том случае, если поглощение воды, ее проведение и расходование гармонично согласованы друг с другом. Нарушения его могут быть кратковременными или длительными. По приспособлениям наземных растений к кратковременным колебаниям условий водоснабжения и испарения различают *пойкилогидрические* и *гомойогидрические* виды.

У *пойкилогидрических растений* содержание воды в тканях непостоянно и сильно зависит от степени увлажнения окружающей среды. Они не могут регулировать транспирацию и легко и быстро теряют и поглощают воду, используя влагу росы, туманов, кратковременных дождей, в сухом состоянии находятся в анабиозе. Способны обитать там, где короткие периоды увлажнения чередуются с длительными периодами сухости.

Пойкилогидричность свойственна цианобактериям, всем водорослям, некоторым грибам, лишайникам (рис. 31), а также ряду высших растений: многим мхам, некоторым папоротникам и даже отдельным цветковым, по-видимому, вторично перешедшим к пойкилогидрическому образу жизни. Таков, например, южно-африканский кустарник *Myrothamnus flabel-lifolia* (розоцветные).



Рис. 31. Лишайник сосновых лесов *Cetraria islandica* – типичный пойкилогидрический организм (Жизнь растений. Т. 3. 1978)

В мелких клетках таллома большинства низших растений нет центральной вакуоли, поэтому при высыхании они равномерно сжимаются без необратимых изменений ультраструктуры протопласта. Сине-зеленые водоросли (цианобактерии), вегетирующие на поверхности почвы в пустыне, высыхая, превращаются в темную корочку. От редких дождей их слизистая масса набухает и нитчатые тела начинают вегетировать. Мхи, растущие на сухих скалах, стволах деревьев или на поверхности почвы лугов и степей (роды *Thuidium*, *Tortula* и др.), также могут сильно высыхать, не теряя жизнеспособности.

Пойкилогидричны пыльцевые зерна и зародыши в семенах растений.

Гомойогидрические растения способны поддерживать относительное постоянство обводненности тканей. К ним относят большинство высших наземных растений. Для них характерна крупная центральная вакуоль в клетках. Благодаря этому клетка всегда имеет запас воды и не так сильно зависит от изменчивых внешних условий. Кроме того, побеги покрыты с поверхности эпидермой с малопроницаемой для воды кутикулой, транспирация регулируется устьичным аппаратом, а хорошо развитая корневая система во время вегетации может непрерывно поглощать влагу из почвы. Однако способности растений, не выдерживающих высыхания, регулировать свой водный обмен различны. Среди них выделяют разные по экологии группы.

3.3.2. Экологические группы растений по отношению к воде

Гидатофиты – это водные растения, целиком или почти целиком погруженные в воду. Среди них – цветковые, которые вторично перешли к водному образу жизни (элодея, рдесты, водяные лютики, валлиснерия, уруть и др.). Вынутые из воды, эти растения быстро высыхают и погибают. У них редуцированы устьица и нет кутикулы. Транспирация у таких растений отсутствует, а вода выделяется через особые клетки – гидатоды.

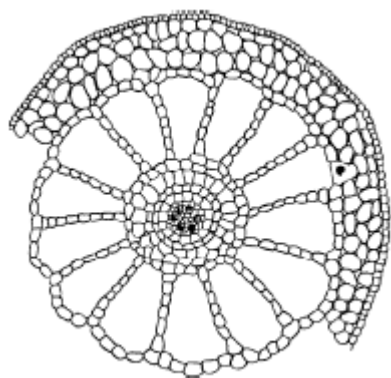


Рис. 32. Поперечный срез стебля урути *Myriophyllum verticillatum* (по Т. К. Горышиной, 1979)

Листовые пластинки у гидатофитов, как правило, тонкие, без дифференцировки мезофилла, часто рассеченные, что способствует более полному использованию ослабленного в воде солнечного света и усвоению CO_2 . Нередко выражена разнолистность – гетерофиллия; у многих видов есть плавающие листья, имеющие световую структуру. Поддерживаемые водой побеги часто не имеют механических тканей, в них хорошо развита аэренхима (рис. 32).

Корневая система цветковых гидатофитов сильно редуцирована, иногда отсутствует совсем или утратила свои основные функции (у рясок). Поглощение воды и минеральных солей происходит всей поверхностью тела. Цветоносные побеги, как правило, выносят цветки над водой (реже опыление совершается в воде), а после опыления побеги снова могут погружаться, и созревание плодов происходит под водой (валлиснерия, элодея, рдесты и др.).

Гидрофиты – это растения наземно-водные, частично погруженные в воду, растущие по берегам водоемов, на мелководьях, на болотах. Встречаются в районах с самыми разными климатическими условиями. К ним можно отнести тростник обыкновенный, частуху подорожниковую, вахту трехлистную, калужницу болотную и другие виды. У них лучше, чем у гидатофитов, развиты проводящие и механические ткани. Хорошо выражена аэренхима. В аридных районах при сильной инсоляции их листья имеют световую структуру. У гидрофитов есть эпидерма с устьицами, интенсивность транспирации очень высока, и они могут расти только при постоянном интенсивном поглощении воды.

Гигрофиты – наземные растения, живущие в условиях повышенной влажности воздуха и часто на влажных почвах. Среди них различают теневые и световые. Теневые гигрофиты – это растения нижних ярусов сырых лесов в разных климатических зонах (недотрога, цирцея альпийская, бодяк огородный, многие тропические травы и т. п.). Из-за высокой влажности воздуха у них может быть затруднена транспирация, поэтому для улучшения водного обмена на листьях развиваются гидатоды, или водяные устьица, выделяющие капельно-жидкую воду. Листья часто тонкие, с теневой структурой, со слабо развитой кутикулой, содержат много свободной и малосвязанной воды. Обводненность тканей достигает 80 % и более. При наступлении даже непродолжительной и несильной засухи в тканях создается отрицательный водный баланс, растения завядают и могут погибнуть.

К световым гигрофитам относятся виды открытых местообитаний, растущие на постоянно влажных почвах и во влажном воздухе (папирус, рис, сердечники, подмаренник болотный, росянка и др.). Переходные группы – *мезогигрофиты* и *гигромезофиты*.

Мезофиты могут переносить непродолжительную и не очень сильную засуху. Это растения, произрастающие при среднем увлажнении, умеренно теплом режиме и достаточно хорошей обеспеченности минеральным питанием. К мезофитам можно отнести вечнозеленые деревья верхних ярусов тропических лесов, листопадные деревья саванн, древесные породы влажных вечнозеленых субтропических лесов, летнезеленые лиственные породы лесов умеренного пояса, кустарники подлеска, травянистые растения дубравного широколесья, растения заливных и не слишком сухих суходольных лугов, пустынные эфемеры и эфемероиды, многие сорные и большинство культурных растений. Из приведенного перечня видно, что группа мезофитов очень обширна и неоднородна. По способности регулировать свой водный обмен одни приближаются к гигрофитам (*мезогигрофиты*), другие – к засухоустойчивым формам (*мезоксерофиты*).

Ксерофиты растут в местах с недостаточным увлажнением и имеют приспособления, позволяющие добывать воду при ее недостатке, ограничивать испарение воды или запасать ее на время засухи. Ксерофиты лучше, чем все другие растения, способны регулировать водный обмен, поэтому и во время продолжительной засухи остаются в активном состоянии. Это растения пустынь, степей, жестколистных вечнозеленых лесов и кустарниковых зарослей, песчаных дюн.

Ксерофиты подразделяются на два основных типа: суккуленты и склерофиты.

Суккуленты – сочные растения с сильно развитой водозапасающей паренхимой в разных органах. Стеблевые суккуленты – кактусы, стапелии, кактусовидные молочаи; листовые суккуленты – алоэ, агавы, мезембриантемумы, молодило, очитки; корневые суккуленты – спаргакус. В пустынях Центральной Америки и Южной Африки суккуленты могут определять облик ландшафта (рис. 33).



Рис. 33. Суккулентное растение – древовидный кактус из пустыни Аризона

Листья, а в случае их редукции стебли суккулентов имеют толстую кутикулу, часто мощный восковой налет или густое опушение. Устьица погруженные, открываются в щель, где задерживаются водяные пары.

Днем они закрыты. Это помогает суккулентам сберечь накопленную влагу, но зато ухудшает газообмен, затрудняет поступление CO_2 внутрь растения. Поэтому многие суккуленты из семейств лилейных, бромелиевых, кактусовых, толстянковых ночью при открытых устьицах поглощают CO_2 , который только на следующий день перерабатывают в процессе фотосинтеза. Поглощенный CO_2 переводится в малат. Кроме того, при дыхании ночью углеводы разлагаются не до углекислого газа, а до органических кислот, которые отводятся в клеточный сок. Днем на свету малат и другие органические кислоты расщепляются с выделением CO_2 , который используется в процессе фотосинтеза. Таким образом, крупные вакуоли с клеточным соком запасают не только воду, но и CO_2 . Так как у суккулентов ночная фиксация углекислоты и переработка ее днем в ходе фотосинтеза разделены во времени, они обеспечивают себя углеродом, не подвергаясь риску чрезмерной потери воды, но масштабы поступления углекислого газа при таком способе невелики, и растут суккуленты медленно.

Осмотическое давление клеточного сока суккулентов мало – всего $3 \cdot 10^5 - 8 \cdot 10^5$ Па (3–8 атм), они развивают небольшую сосущую силу и способны всасывать воду лишь атмосферных осадков, просочившихся в верхний слой почвы. Корневая система их неглубокая, но сильно распростертая, что особенно характерно для кактусов.

Склерофиты– это растения, наоборот, сухие на вид, часто с узкими и мелкими листьями, иногда свернутыми в трубочку. Листья могут быть также рассеченными, покрытыми волосками или восковым налетом. Хорошо развита склеренхима, поэтому растения без вредных последствий могут терять до 25 % влаги не завядая. В клетках преобладает связанная вода. Сосущая сила корней до нескольких десятков атмосфер, что позволяет успешно добывать воду из почвы. При недостатке воды резко снижают транспирацию. Склерофиты можно подразделить на две группы: эуксерофитов и стипаксерофитов.

К *эуксерофитам* относятся многие степные растения с розеточными и полурозеточными, сильно опушенными побегами, полукустарнички, некоторые злаки, полынь холодная, эдельвейс эдельвейсовидный и др. Наибольшую биомассу эти растения создают в период, благоприятный для вегетации, а в жару уровень обменных процессов у них очень низок.

Стипаксерофиты– это группа узколистных дерновинных злаков (ковыли, тонконоги, типчак и др.). Характеризуются низкой транспирацией в засушливый период и могут переносить особенно сильное обезвоживание тканей. Свернутые в трубочку листья имеют внутри влажную камеру. Транспирация идет через погруженные в бороздки устьица внутрь этой камеры, что снижает потери влаги (рис. 34).

А, Б

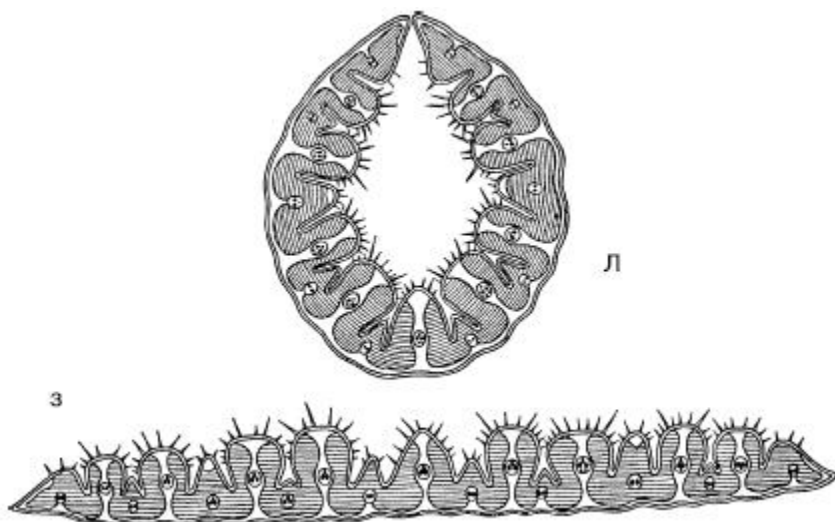


Рис. 34. Поперечный срез листа ковыля *Stipa capillata* (по А. Кернеру, 1896): А – при засухе (лист свернут); Б – во влажную погоду (пластинка листа развернута)

Кроме названных экологических групп растений, выделяют еще целый ряд смешанных или промежуточных типов.

Различные пути регуляции водообмена позволили растениям заселить самые различные по экологическим условиям участки суши. Многообразие приспособлений лежит, таким образом, в основе распространения растений по поверхности земли, где дефицит влаги является одной из главных проблем экологических адаптаций.

3.3.3. Водный баланс наземных животных

Животные получают воду тремя основными путями: через питье, вместе с сочной пищей и в результате метаболизма, т. е. за счет окисления и расщепления органических веществ – жиров, белков и углеводов.

Некоторые животные могут впитывать воду через покровы из влажного субстрата или воздуха, например личинки некоторых насекомых – мучного хрущака, жуков-щелкунов и др.

Потери воды у животных происходят через испарение покровами или со слизистых оболочек дыхательных путей, путем выведения из тела мочи и непереваренных остатков пищи.

Хотя животные могут выдерживать кратковременные потери воды, но в целом расход ее должен возмещаться приходом. Потери воды приводят к гибели скорее, чем голодание.

Виды, получающие воду в основном через питье, сильно зависят от наличия водоемов. Это особенно характерно для крупных млекопитающих. В сухих, аридных районах такие животные совершают иногда значительные миграции к водоемам и не могут существовать слишком далеко от них. В африканских саваннах слоны, антилопы, львы, гиены регулярно посещают водопой (рис. 35). Для куланов Бадхызского заповедника водопой определяют летнее размещение табунов, суточный ритм и поведение животных.



Рис. 35. Слоны на водопое

В питьевой воде нуждаются и многие птицы. Ласточки и стрижи пьют на лету, проносясь над поверхностью водоема. Рябки в пустынях ежедневно совершают многокилометровые перелеты к водопоям и приносят воду птенцам. Самцы рябков используют исключительный в своем роде способ переноса воды – они пропитывают ею оперение на груди, а птенцы отжимают клювами набухшие перья.

В то же время многие животные могут обходиться совсем без питьевой воды, получая влагу иными способами.

Влажность воздуха также очень важна для животных, так как от нее зависит величина испарения с поверхности тела (рис. 36). Потери воды через испарение обусловлены также строением покровов. Некоторые виды не могут обитать в сухом воздухе и нуждаются в полном насыщении его водяными парами. Другие без вреда для себя населяют самые засушливые районы.

Среди ряда групп животных можно выделить *гигрофилов* и *ксерофилов*, т. е. влаголюбивые и сухолюбивые виды. Промежуточную группу составляют *мезофилы*. Среди насекомых, например, гигрофильны кровососущие комары, которые активны преимущественно в вечерние и утренние часы, а днем – либо в пасмурную погоду, либо только в тени, под пологом леса, т. е. при повышенной влажности воздуха. Ксерофильны жуки-скакуны, пустынные жуки-чернотелки, пустынная саранча и др.

Способы регуляции водного баланса у животных разнообразнее, чем у растений. Их можно разделить на *поведенческие*, *морфологические* и *физиологические*.

К числу *поведенческих* приспособлений относятся поиски водопоев, выбор мест обитания, рытье нор и т. п. В норах влажность воздуха приближается к 100 %, даже когда на поверхности очень сухо. Это снижает необходимость испарения через покровы, экономит влагу в организме.

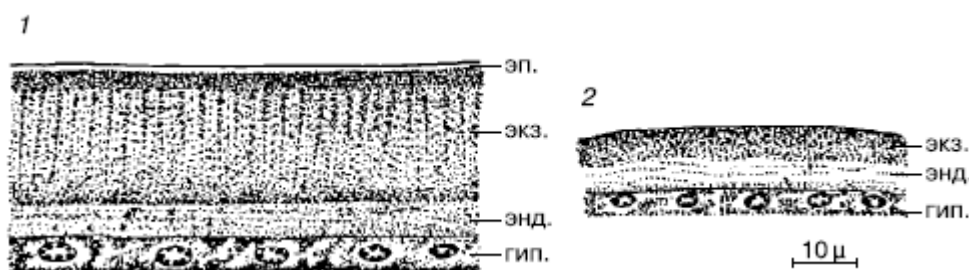


Рис. 36. Строение кутикулы членистоногих (по М. С. Гилярову, 1970):

1– жук мучной хрущак *Tenebrio molitor*;

2– ветвистоусый рачок *Cyclops sp.*: гип. – гиподерма, энд. – эндокутикула; экз. – экзокутикула, эп. – эпикутикула

В эффективности поведенческих приспособлений для обеспечения водного баланса можно убедиться на примере пустынных мокриц. Мокрицы – типичные ракообразные, не отличающиеся особыми анатомо-морфологическими приспособлениями к наземному образу жизни. Тем не менее представители рода *Hemilepistus* освоили самые сухие и жаркие места на Земле – глинистые пустыни. Там они роют глубокие вертикальные норки, где всегда влажно, и покидают их, выходя на поверхность лишь в те часы суток, когда высока влажность приземного слоя воздуха. Когда почва иссушается особенно сильно и возникает угроза снижения влажности воздуха в норке, самки закрывают отверстие сильно склеротизованными передними сегментами тела, создавая замкнутое, насыщенное парами пространство и оберегая молодь от высыхания.

К *морфологическим* способам поддержания нормального водного баланса относятся образования, способствующие задержанию воды в теле: раковины наземных улиток, ороговевшие покровы рептилий, развитие эпикутикулы у насекомых и т. п. У пустынных жуков-чернотелок срастаются и прирастают к телу надкрылья, вторая пара крыльев редуцируется и между телом и надкрыльями образуется камера, куда выходят дыхальца насекомого. Эта камера открывается наружу лишь небольшой узкой щелью, воздух в ней насыщен водяными парами. Части тела, соприкасающиеся с внешней средой, защищены непроницаемой для воды эпикутикулой.

Физиологические приспособления к регуляции водного обмена – это способность к образованию метаболической влаги, экономии воды при выделении мочи и кала, развитие выносливости к обезвоживанию организма, величина потоотделения и отдачи воды со слизистых.

Выносливость к обезвоживанию, как правило, выше у животных, подвергающихся тепловым перегрузкам. Для человека потеря воды, превышающая 10 % массы тела, смертельна. Верблюды переносят потери воды до 27 %, овцы – до 23, собаки – до 17 %.

Экономия воды в пищеварительном тракте достигается всасыванием воды кишечником и продуцированием сухого кала. Содержание воды в испражнениях животных варьирует в зависимости от состава корма, но в целом отражает приспособленность к обитанию в разных условиях влажности. Например, на 100 г сухого помета коров на пастбище приходится 566 г воды, тогда как у верблюдов – 109, а при безводной диете – всего 76 г.

У насекомых, обитающих в аридных районах, выделительные органы – мальпигиевы сосуды – свободными концами входят в тесный контакт со стенкой задней кишки и всасывают воду из ее содержимого. Таким образом вода вновь возвращается в организм (пустынные жуки-чернотелки, муравьиные львы, личинки божьих коровок и др.).

Для экономии воды, выводимой через почки, нужна перестройка азотного обмена. При распаде белков у большинства водных организмов образуется аммиак, который токсичен для цитоплазмы даже в малых концентрациях. На процесс его образования и выведения тратится много воды. У наземных животных аммиак присутствует среди продуктов обмена только у тех форм, которые обитают в условиях достаточного обеспечения водой, например у тлей, непрерывно питающихся соком растений. Основной компонент выделяемой мочи у наземных млекопитающих – мочевины. Это менее токсичный продукт обмена, который может накапливаться в плазме и полостных жидкостях и выводиться в более концентрированных растворах, что экономит воду. С мочой выводятся также различные соли. Общая концентрация мочи по сравнению с плазмой может служить показателем способности к экономии воды при экскреции. У человека моча концентрированнее плазмы в 4,2 раза, у овец – в 7,6, у верблюда – в 8, у тушканчиков – в 14 раз.

Чешуйчатые пресмыкающиеся и сухопутные черепахи – группы, освоившие наиболее аридные районы, – выделяют малорастворимую мочевую кислоту. Это же характерно для птиц и высших насекомых. Паукообразные выделяют гуанин. При образовании гуанина и мочевой кислоты затрачивается минимальное количество воды.

Жизнь за счет метаболической влаги доступна не всем животным. Окисление жиров требует большого количества кислорода, а дополнительная вентиляция легких в сухом воздухе сопровождается потерей водяных паров. Жир в горбах верблюдов не является для них основным источником водоснабжения, так как расход воды на усиленное дыхание при терморегуляции равен или даже превышает количество получаемой метаболической воды. Поэтому верблюды нуждаются в периодическом питье.

Мелкие млекопитающие, спасающиеся от жары в прохладных норах, могут покрывать значительную часть своих расходов воды в результате окислительных процессов, так как им не требуется дополнительно вода на терморегуляцию. Почти исключительно на сухом корме живут такие пустынные виды, как многие тушканчики, американская кенгуровая крыса, африканская песчанка и др. (рис. 37). Кенгуровых крыс содержали в лаборатории на сухой перловой крупе. При этом из 100 г корма, потребляемого зверьком за месяц, образуется около 54 г воды. Кроме нее, животные использовали лишь абсорбированную крупой влагу, содержание которой, в зависимости от влажности воздуха, составляет от 10 до 18 %.



Рис. 37. Животные, способные жить за счет метаболической влаги: 1 – пустынный мешотчатый прыгун; 2 – карликовая песчанка; 3 – жирнохвостый тушканчик (по В. Е. Соколову и др., 1977)

Метаболическую воду в большей мере, чем позвоночные животные, могут использовать насекомые, так как трахейная система насекомых осуществляет эффективный воздушный дренаж с малыми потерями на испарение. У многих видов

жировое тело служит преимущественно источником воды, а не энергетических запасов. Гусеницы платяной моли, мельничной огневки, амбарный и рисовый долгоносики и многие другие живут исключительно за счет сухой пищи.

Испарение, связанное с необходимостью терморегуляции, может служить причиной истощения водных ресурсов организма. В пустынях противостоять перегреву путем испарения воды могут только крупные животные. Общая тепловая нагрузка пропорциональна относительной поверхности и поэтому особенно велика для мелких форм. Для животного массой 100 г расход воды составил бы в час около 15 % от массы тела, а массой 10 г – около 30 %, т. е. за немногие часы была бы истрачена вся вода организма. Поэтому мелкие гомойотермные животные в сухом и жарком климате избегают воздействия жары и экономят влагу, укрываясь под землей.

У пойкилотермных повышение температуры тела вслед за нагреванием воздуха позволяет избегать излишних потерь воды, которая тратится у гомойотермных для поддержания постоянной температуры.

Преимущества колеблющейся температуры тела используют и животные с хорошей температурной регуляцией, специализированные к жизни в пустыне. Например, верблюды способны отключать на некоторое время терморегуляционное испарение. При этом животное массой 500 кг аккумулирует около 10 500 кДж, для рассеивания которых потребовалось бы затратить 5 л воды. Накопленное тепло выводится из организма ночью путем прямого излучения, когда воздух становится прохладнее тела.

Пойкилотермные животные, однако, не могут полностью избежать потерь воды на испарение. Даже у рептилий с их ороговевшим эпидермисом потери воды через кожу значительны. У мелких ящериц они могут достигать 20 % и более от массы тела за сутки. Поэтому и для пойкилотермных основной путь сохранения водного баланса при жизни в пустыне – это избегание излишних тепловых нагрузок.

3.4. Основные пути приспособления живых организмов к условиям среды

Во всем разнообразии приспособлений живых организмов к неблагоприятным условиям среды можно выделить три основных пути.

Активный путь – это усиление сопротивляемости, развитие регуляторных процессов, позволяющих осуществить все жизненные функции организмов, несмотря на отклонения фактора от оптимума. По отношению к температуре, например, этот путь в зачаточной форме проявляется у некоторых высших растений, несколько сильнее развит у пойкилотермных животных, но особенно ярко выражен при гомойотермии. Активное противостояние иссушению особенно характерно для склерофитов среди растений,

ксерофильных насекомых (например, пустынных чернотелок), крупных гомойотермных животных аридных районов.

Пассивный путь – подчинение жизненных функций организма изменению факторов среды. При недостатке тепла это приводит к угнетению жизнедеятельности и понижению уровня метаболизма, что способствует экономному использованию энергетических запасов. Компенсаторно повышается устойчивость клеток и тканей организма. Пассивный путь адаптации к влиянию неблагоприятных температур свойствен всем растениям и пойкилотермным животным. Среди млекопитающих и птиц преимущества пассивного приспособления в неблагоприятные периоды года используют гетеротермные виды, впадающие в оцепенение или спячку. Элементы пассивной адаптации присущи и типичным гомойотермным животным, обитающим в условиях крайне низких температур. Это выражается в некотором снижении уровня обмена, замедлении темпов роста и развития, что позволяет экономнее тратить ресурсы по сравнению с быстро развивающимися видами.

Пассивное подчинение водному режиму среды свойственно пойкилогидрическим растениям и животным, способным выносить высушивание: напочвенным водорослям, лишайникам, нематодам, коловраткам и т. п.

Избегание неблагоприятных воздействий – третий возможный путь приспособления к среде. Общий способ для всех групп организмов – выработка таких жизненных циклов, при которых наиболее уязвимые стадии развития завершаются в самые благоприятные по температурным и другим условиям периоды года. Для животных основным способом избегания пессимальных температур являются разнообразные формы поведения. Изменения в ростовых процессах растений – в известной мере экологический аналог поведения животных. Например, карликовость тундровых растений помогает организмам использовать тепло приземного слоя и избегать влияния низких температур воздуха. Растения-эфемероиды в жарких пустынях избегают засухи, успевая отцвести за краткий весенний период.

Избегание, уход от действия крайних температур или недостатка влаги свойствен организмам в той или иной мере и при активном, и при пассивном пути адаптации к среде. Все три пути приспособления характерны и по отношению к другим экологическим факторам среды. Чаще всего приспособление вида к среде осуществляется тем или иным сочетанием всех трех возможных путей адаптаций.

Глава 4. Основные среды жизни и адаптации к ним организмов

На нашей планете живые организмы освоили четыре основные среды обитания, сильно различающиеся по специфике условий. **Водная** среда была первой, в которой возникла и распространилась жизнь. В последующем живые организмы овладели **наземно-воздушной** средой, создали и заселили **почву**. Четвертой специфической средой жизни стали сами **живые организмы**, каждый из которых представляет собой целый мир для населяющих его паразитов или симбионтов.

4.1. Водная среда обитания. Специфика адаптации гидробионтов

Вода как среда обитания имеет ряд специфических свойств, таких, как большая плотность, сильные перепады давления, относительно малое содержание кислорода, сильное поглощение солнечных лучей и др. Водоемы и отдельные их участки различаются, кроме того, солевым режимом, скоростью горизонтальных перемещений (течений), содержанием взвешенных частиц. Для жизни придонных организмов имеют значение свойства грунта, режим разложения органических остатков и т. п. Поэтому наряду с адаптациями к общим свойствам водной среды ее обитатели должны быть приспособлены и к разнообразным частным условиям. Обитатели водной среды получили в экологии общее название **гидробионтов**. Они населяют Мировой океан, континентальные водоемы и подземные воды. В любом водоеме можно выделить различные по условиям зоны.

4.1.1. Экологические зоны Мирового океана

В океане и входящих в него морях различают прежде всего две экологические области: толщу воды – **пелагиаль** и дно – **бенталь** (рис. 38). В зависимости от глубины бенталь делится на **сублиторальную** зону – область плавного понижения суши до глубины примерно 200 м, **баттальную** – область крутого склона и **абиссальную** зону – область океанического ложа со средней глубиной 3–6 км. Еще более глубокие области бентали, соответствующие впадинам океанического ложа, называют **ультраабиссалью**. Кромка берега, заливаемая во время приливов, называется **литоралью**. Выше уровня приливов часть берега, увлажняемая брызгами прибоя, получила название **супралиторали**.

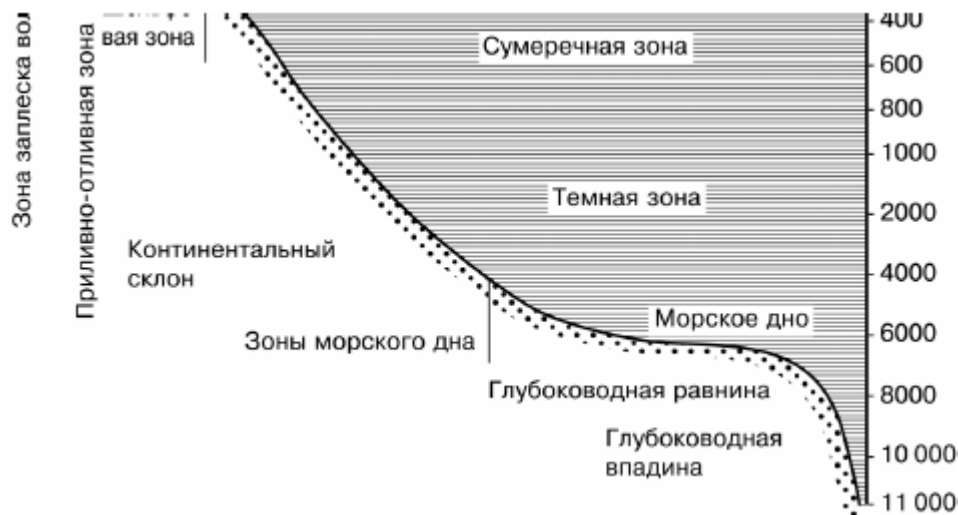


Рис. 38. Экологические зоны Мирового океана

Естественно, что, например, обитатели сублиторали живут в условиях относительно невысокого давления, дневного солнечного освещения, часто довольно значительных изменений температурного режима. Обитатели абиссальных и ультраабиссальных глубин существуют во мраке, при постоянной температуре и чудовищном давлении в несколько сотен, а иногда и около тысячи атмосфер. Поэтому одно лишь указание на то, в какой зоне бентали обитает тот или иной вид организмов, уже говорит о том, какими общими экологическими свойствами он должен обладать. Все население дна океана получило название *бентоса*.

Организмы, обитающие в толще воды, или пелагиали, относятся к *пелагосу*. Пелагиаль также делят на вертикальные зоны, соответствующие по глубине зонам бентали: *эпипелагиаль*, *батипелагиаль*, *абиссопелагиаль*. Нижняя граница эпипелагиали (не более 200 м) определяется проникновением солнечного света в количестве, достаточном для фотосинтеза. Фотосинтезирующие растения глубже этих зон существовать не могут. В сумеречных батиальных и полных мрака абиссальных глубинах обитают лишь микроорганизмы и животные. Разные экологические зоны выделяются и во всех других типах водоемов: озерах, болотах, прудах, реках и т. д. Разнообразие гидробионтов, освоивших все эти места обитания, очень велико.

4.1.2. Основные свойства водной среды

Плотность воды – это фактор, определяющий условия передвижения водных организмов и давление на разных глубинах. Для дистиллированной воды плотность равна 1 г/см^3 при $4 \text{ }^\circ\text{C}$. Плотность природных вод, содержащих растворенные соли, может быть

больше, до $1,35 \text{ г/см}^3$. Давление возрастает с глубиной примерно в среднем на $1 \cdot 10^5 \text{ Па}$ (1 атм) на каждые 10 м.

В связи с резким градиентом давления в водоемах гидробионты в целом значительно более эврибатны по сравнению с сухопутными организмами. Некоторые виды, распространенные на разных глубинах, переносят давление от нескольких до сотен атмосфер. Например, голотурии рода *Elpidia*, черви *Priapulid caudatus* обитают от прибрежной зоны до ультраабиссали. Даже пресноводные обитатели, например инфузории-туфельки, сувойки, жуки-плавунцы и др., выдерживают в опыте до $6 \cdot 10^7 \text{ Па}$ (600 атм).

Однако многие обитатели морей и океанов относительно стенобатны и приурочены к определенным глубинам. Стенобатность чаще всего свойственна мелководным и глубоководным видам. Только на литорали обитают кольчатый червь пескожил *Arenicola*, моллюски морские блюдечки (*Patella*). Многие рыбы, например из группы удильщиков, головоногие моллюски, ракообразные, погонофоры, морские звезды и др. встречаются лишь на больших глубинах при давлении не менее $4 \cdot 10^7 - 5 \cdot 10^7 \text{ Па}$ (400–500 атм).

Плотность воды обеспечивает возможность опираться на нее, что особенно важно для бесскелетных форм. Плотность среды служит условием парения в воде, и многие гидробионты приспособлены именно к этому образу жизни. Взвешенные, парящие в воде организмы объединяют в особую экологическую группу гидробионтов – **планктон** («планктос» – парящий).

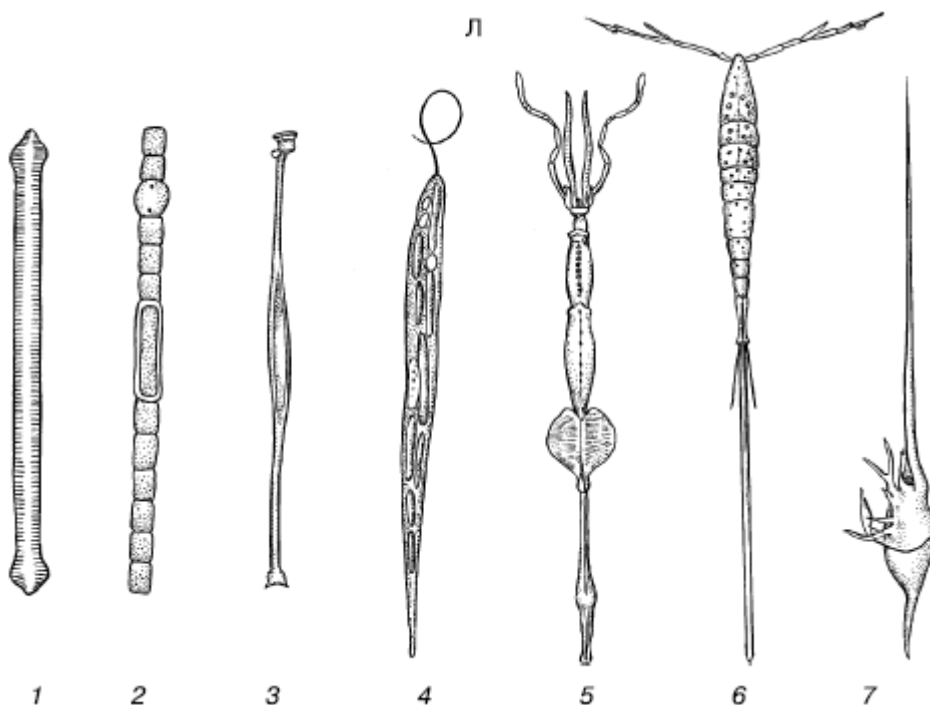


Рис. 39. Увеличение относительной поверхности тела у планктонных организмов
(по С. А. Зернову, 1949):

А – палочковидные формы:

1– диатомея *Synedra*;

2– цианобактерия *Aphanizomenon*;

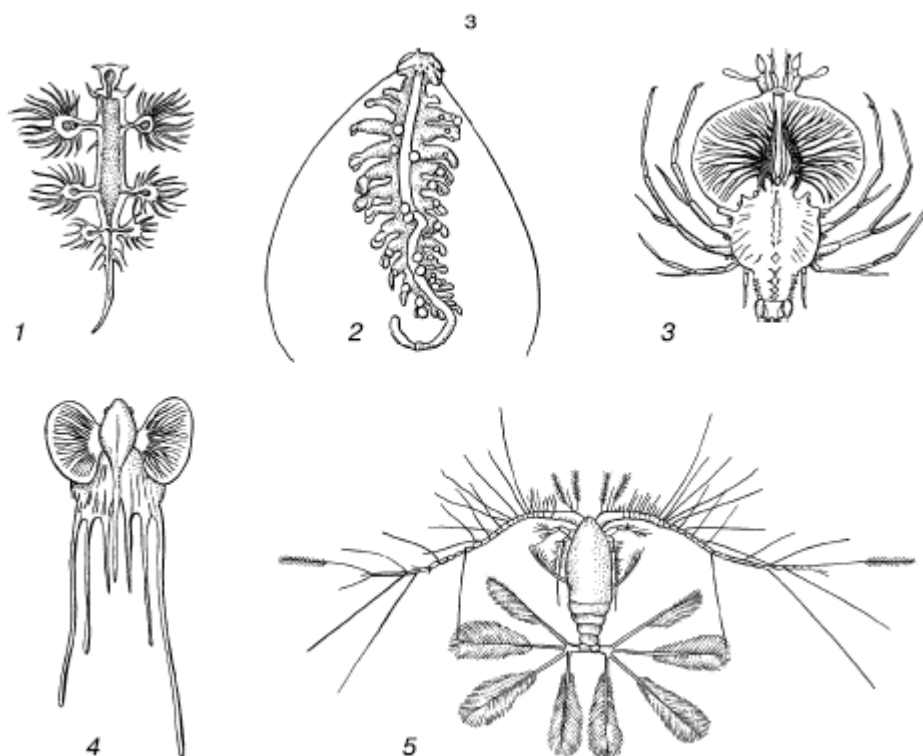
3– перидинеевая водоросль *Amphisolenia*;

4– *Euglena acus*;

5– головоногий моллюск *Doratopsis vermicularis*;

6– веслоногий рачок *Setella*;

7– личинка *Porcellana* (Decapoda)



Б – расчлененные формы:

1– моллюск *Glaucus atlanticus*;

2– червь *Tomopetris euchaeta*;

3– личинка рака *Palinurus*;

4– личинка рыбы морского черта *Lophius*;

5– веслоногий рачок *Calocalanus pavo*

В составе планктона – одноклеточные и колониальные водоросли, простейшие, медузы, сифонофоры, гребневики, крылоногие и килевогие моллюски, разнообразные мелкие рачки, личинки донных животных, икра и мальки рыб и многие другие (рис. 39). Планктонные организмы обладают многими сходными адаптациями, повышающими их

плавучесть и препятствующими оседанию на дно. К таким приспособлениям относятся: 1) общее увеличение относительной поверхности тела за счет уменьшения размеров, сплюснутости, удлинения, развития многочисленных выростов или щетинок, что увеличивает трение о воду; 2) уменьшение плотности за счет редукции скелета, накопления в теле жиров, пузырьков газа и т. п. У диатомовых водорослей запасные вещества отлагаются не в виде тяжелого крахмала, а в виде жировых капель. Ночесветка *Noctiluca* отличается таким обилием газовых вакуолей и капелек жира в клетке, что цитоплазма в ней имеет вид тяжей, сливающихся только вокруг ядра. Воздухоносные камеры есть и у сифонофор, ряда медуз, планктонных брюхоногих моллюсков и др.

Водоросли (*фитопланктон*) парят в воде пассивно, большинство же планктонных животных способно к активному плаванию, но в ограниченных пределах. Планктонные организмы не могут преодолевать течения и переносятся ими на большие расстояния. Многие виды *зоопланктона* способны, однако, к вертикальным миграциям в толще воды на десятки и сотни метров как за счет активного передвижения, так и за счет регулирования плавучести своего тела. Особую разновидность планктона составляет экологическая группа *нейтона* («нейн» – плавать) – обитатели поверхностной пленки воды на границе с воздушной средой.

Плотность и вязкость воды сильно влияют на возможность активного плавания. Животных, способных к быстрому плаванию и преодолению силы течений, объединяют в экологическую группу *нектона* («нектос» – плавающий). Представители нектона – рыбы, кальмары, дельфины. Быстрое движение в водной толще возможно лишь при наличии обтекаемой формы тела и сильно развитой мускулатуры. Торпедовидная форма вырабатывается у всех хороших пловцов независимо от их систематической принадлежности и способа движения в воде: реактивного, за счет изгибания тела, с помощью конечностей.

Кислородный режим. В насыщенной кислородом воде содержание его не превышает 10 мл в 1 л, это в 21 раз ниже, чем в атмосфере. Поэтому условия дыхания гидробионтов значительно усложнены. Кислород поступает в воду в основном за счет фотосинтетической деятельности водорослей и диффузии из воздуха. Поэтому верхние слои водной толщи, как правило, богаче этим газом, чем нижние. С повышением температуры и солености воды концентрация в ней кислорода понижается. В слоях, сильно заселенных животными и бактериями, может создаваться резкий дефицит O_2 из-за усиленного его потребления. Например, в Мировом океане богатые жизнью глубины от 50 до 1000 м характеризуются резким ухудшением аэрации – она в 7-10 раз ниже, чем в

поверхностных водах, населенных фитопланктоном. Около дна водоемов условия могут быть близки к анаэробным.

Среди водных обитателей много видов, способных переносить широкие колебания содержания кислорода в воде, вплоть до почти полного его отсутствия (*эвриоксибионты* – «окси» – кислород, «бионт» – обитатель). К ним относятся, например, пресноводные олигохеты *Tubifex tubifex*, брюхоногие моллюски *Viviparus viviparus*. Среди рыб очень слабое насыщение воды кислородом могут выдерживать сазан, линь, караси. Вместе с тем ряд видов *стеноксибионты* – они могут существовать лишь при достаточно высоком насыщении воды кислородом (радужная форель, кумжа, голянь, ресничный червь *Planaria alpina*, личинки поденок, веснянок и др.). Многие виды способны при недостатке кислорода впадать в неактивное состояние – *аноксибиоз* – и таким образом переживать неблагоприятный период.

Дыхание гидробионтов осуществляется либо через поверхность тела, либо через специализированные органы – жабры, легкие, трахеи. При этом покровы могут служить дополнительным органом дыхания. Например, рыба вьюн через кожу потребляет в среднем до 63 % кислорода. Если через покровы тела происходит газообмен, то они очень тонки. Дыхание облегчается также увеличением поверхности. Это достигается в ходе эволюции видов образованием различных выростов, уплощением, удлинением, общим уменьшением размеров тела. Некоторые виды при недостатке кислорода активно изменяют величину дыхательной поверхности. Черви *Tubifex tubifex* сильно вытягивают тело в длину; гидры и актинии – щупальцы; иглокожие – амбулакральные ножки. Многие сидячие и малоподвижные животные обновляют вокруг себя воду, либо создавая ее направленный ток, либо колебательными движениями способствуя ее перемешиванию. Двустворчатым моллюскам для этой цели служат реснички, выстилающие стенки мантийной полости; ракообразным – работа брюшных или грудных ножек. Пиявки, личинки комаров-звонцов (мотыль), многие олигохеты колышут тело, высунувшись из грунта.

У некоторых видов встречается комбинирование водного и воздушного дыхания. Такковы двоякодышащие рыбы, сифонофоры дискофанты, многие легочные моллюски, ракообразные *Gammarus lacustris* и др. Вторичноводные животные сохраняют обычно атмосферный тип дыхания как более выгодный энергетически и нуждаются поэтому в контактах с воздушной средой, например ластоногие, китообразные, водяные жуки, личинки комаров и др.

Нехватка кислорода в воде приводит иногда к катастрофическим явлениям – *заморам*, сопровождающимся гибелью множества гидробионтов. *Зимние заморы* часто

вызываются образованием на поверхности водоемов льда и прекращением контакта с воздухом; *летние* – повышением температуры воды и уменьшением вследствие этого растворимости кислорода.

Частая гибель рыб и многих беспозвоночных зимой характерна, например, для нижней части бассейна реки Оби, воды которой, стекающие из заболоченных пространств Западно-Сибирской низменности, крайне бедны растворенным кислородом. Иногда заморы возникают и в морях.

Кроме недостатка кислорода, заморы могут быть вызваны повышением концентрации в воде токсичных газов – метана, сероводорода, CO₂ и др., образующихся в результате разложения органических материалов на дне водоемов.

Солевой режим. Поддержание водного баланса гидробионтов имеет свою специфику. Если для наземных животных и растений наиболее важно обеспечение организма водой в условиях ее дефицита, то для гидробионтов не менее существенно поддержание определенного количества воды в теле при ее избытке в окружающей среде. Излишнее количество воды в клетках приводит к изменению в них осмотического давления и нарушению важнейших жизненных функций.

Большинство водных обитателей *пойкилоосмотичны*: осмотическое давление в их теле зависит от солености окружающей воды. Поэтому для гидробионтов основной способ поддерживать свой солевой баланс – это избегать местообитаний с неподходящей соленостью. Пресноводные формы не могут существовать в морях, морские – не переносят опреснения. Если соленость воды подвержена изменениям, животные перемещаются в поисках благоприятной среды. Например, при опреснении поверхностных слоев моря после сильных дождей радиолярии, морские рачки *Calanus* и другие спускаются на глубину до 100 м. Позвоночные животные, высшие раки, насекомые и их личинки, обитающие в воде, относятся к *гомойосмотическим* видам, сохраняя постоянное осмотическое давление в теле независимо от концентрации солей в воде.

У пресноводных видов соки тела гипертоничны по отношению к окружающей воде. Им угрожает излишнее обводнение, если не препятствовать поступлению или не удалять избыток воды из тела. У простейших это достигается работой выделительных вакуолей, у многоклеточных – удалением воды через выделительную систему. Некоторые инфузории каждые 2–2,5 мин выделяют количество воды, равное объему тела. На «откачку» избыточной воды клетка затрачивает очень много энергии. С повышением солености работа вакуолей замедляется. Так, у туфелек *Paramecium* при солености воды 2,5‰ вакуоль пульсирует с интервалом в 9 с, при 5‰ – 18 с, при 7,5‰ – 25 с. При

концентрации солей 17,5‰ вакуоль перестает работать, так как разница осмотического давления между клеткой и внешней средой исчезает.

Если вода гипертонична по отношению к жидкостям тела гидробионтов, им грозит обезвоживание в результате осмотических потерь. Защита от обезвоживания достигается повышением концентрации солей также в теле гидробионтов. Обезвоживанию препятствуют непроницаемые для воды покровы гомойосмотических организмов – млекопитающих, рыб, высших раков, водных насекомых и их личинок.

Многие пойкилоосмотические виды переходят к неактивному состоянию – анабиозу в результате дефицита воды в теле при возрастании солености. Это свойственно видам, обитающим в лужах морской воды и на литорали: коловраткам, жгутиковым, инфузориям, некоторым рачкам, черноморским полихетам *Nereis divesicolor* и др. *Солевой анабиоз* – средство переживать неблагоприятные периоды в условиях переменной солености воды.

Истинно *эвригалинных* видов, способных в активном состоянии обитать как в пресной, так и в соленой воде, среди водных обитателей не так много. В основном это виды, населяющие эстуарии рек, лиманы и другие солоноватоводные водоемы.

Температурный режим водоемов более устойчив, чем на суше. Это связано с физическими свойствами воды, прежде всего высокой удельной теплоемкостью, благодаря которой получение или отдача значительного количества тепла не вызывает слишком резких изменений температуры. Испарение воды с поверхности водоемов, при котором затрачивается около 2263,8 Дж/г, препятствует перегреванию нижних слоев, а образование льда, при котором выделяется теплота плавления (333,48 Дж/г), замедляет их охлаждение.

Амплитуда годовых колебаний температуры в верхних слоях океана не более 10–15 °С, в континентальных водоемах – 30–35 °С. Глубокие слои воды отличаются постоянством температуры. В экваториальных водах среднегодовая температура поверхностных слоев +(26–27) °С, в полярных – около 0 °С и ниже. В горячих наземных источниках температура воды может приближаться к +100 °С, а в подводных гейзерах при высоком давлении на дне океана зарегистрирована температура +380 °С.

Таким образом, в водоемах существует довольно значительное разнообразие температурных условий. Между верхними слоями воды с выраженными в них сезонными колебаниями температуры и нижними, где тепловой режим постоянен, существует зона температурного скачка, или термоклина. Термоклин резко выражен в теплых морях, где сильнее перепад температуры наружных и глубинных вод.

В связи с более устойчивым температурным режимом воды среди гидробионтов в значительно большей мере, чем среди населения суши, распространена стенотермность.

Эвритермные виды встречаются в основном в мелких континентальных водоемах и на литорали морей высоких и умеренных широт, где значительны суточные и сезонные колебания температуры.

Световой режим. Света в воде гораздо меньше, чем в воздухе. Часть падающих на поверхность водоема лучей отражается в воздушную среду. Отражение тем сильнее, чем ниже положение Солнца, поэтому день под водой короче, чем на суше. Например, летний день около острова Мадейра на глубине 30 м – 5 ч, а на глубине 40 м всего 15 мин. Быстрое убывание количества света с глубиной связано с поглощением его водой. Лучи с разной длиной волны поглощаются неодинаково: красные исчезают уже недалеко от поверхности, тогда как сине-зеленые проникают значительно глубже. Сгущающиеся с глубиной сумерки в океане имеют сначала зеленый, затем голубой, синий и сине-фиолетовый цвет, сменяясь наконец постоянным мраком. Соответственно сменяют друг друга с глубиной зеленые, бурые и красные водоросли, специализированные на улавливании света с разной длиной волны.

Окраска животных меняется с глубиной так же закономерно. Наиболее ярко и разнообразно окрашены обитатели литоральной и сублиторальной зон. Многие глубинные организмы, подобно пещерным, не имеют пигментов. В сумеречной зоне широко распространена красная окраска, которая является дополнительной к сине-фиолетовому свету на этих глубинах. Дополнительные по цвету лучи наиболее полно поглощаются телом. Это позволяет животным скрываться от врагов, так как их красный цвет в сине-фиолетовых лучах зрительно воспринимается как черный. Красная окраска характерна для таких животных сумеречной зоны, как морской окунь, красный коралл, различные ракообразные и др.

У некоторых видов, обитающих у поверхности водоемов, глаза разделяются на две части с разной способностью к преломлению лучей. Одна половина глаза видит в воздухе, другая – в воде. Такая «четыреглазость» характерна для жуков-вертячек, американской рыбки *Anableps tetraphthalmus*, одного из тропических видов морских собачек *Dialommus fuscus*. Эта рыбка при отливах сидит в углублениях, выставляя часть головы из воды (см. рис. 26).

Поглощение света тем сильнее, чем меньше прозрачность воды, которая зависит от количества взвешенных в ней частиц.

Прозрачность характеризуют предельной глубиной, на которой еще виден специально опускаемый белый диск диаметром около 20 см (диск Секки). Самые прозрачные воды – в Саргассовом море: диск виден до глубины 66,5 м. В Тихом океане диск Секки виден до 59 м, в Индийском – до 50, в мелких морях – до 5-15 м. Прозрачность

рек в среднем 1–1,5 м, а в самых мутных реках, например в среднеазиатских Амударье и Сырдарье, всего несколько сантиметров. Граница зоны фотосинтеза поэтому сильно варьирует в разных водоемах. В самых чистых водах *эуфотическая* зона, или зона фотосинтеза, простирается до глубин не свыше 200 м, сумеречная, или *дисфотическая*, зона занимает глубины до 1000–1500 м, а глубже, в *афотическую* зону, солнечный свет не проникает совсем.

Количество света в верхних слоях водоемов сильно меняется в зависимости от широты местности и от времени года. Длинные полярные ночи сильно ограничивают время, пригодное для фотосинтеза, в арктических и приантарктических бассейнах, а ледовый покров затрудняет доступ света зимой во все замерзающие водоемы.

В темных глубинах океана в качестве источника зрительной информации организмы используют свет, испускаемый живыми существами. Свечение живого организма получило название *билюминесценции*. Светящиеся виды есть почти во всех классах водных животных от простейших до рыб, а также среди бактерий, низших растений и грибов. Билюминесценция, по-видимому, многократно возникла в разных группах на разных этапах эволюции.

Химия билюминесценции сейчас довольно хорошо изучена. Реакции, используемые для генерации света, разнообразны. Но во всех случаях это окисление сложных органических соединений (*люциферин*) с помощью белковых катализаторов (*люцифераз*). Люциферины и люциферазы у разных организмов имеют неодинаковую структуру. В ходе реакции избыточная энергия возбужденной молекулы люциферина выделяется в виде квантов света. Живые организмы испускают свет импульсами, обычно в ответ на раздражения, поступающие из внешней среды.

Свечение может и не играть особой экологической роли в жизни вида, а быть побочным результатом жизнедеятельности клеток, как, например, у бактерий или низших растений. Экологическую значимость оно получает только у животных, обладающих достаточно развитой нервной системой и органами зрения. У многих видов органы свечения приобретают очень сложное строение с системой отражателей и линз, усиливающих излучение (рис. 40). Ряд рыб и головоногих моллюсков, неспособных генерировать свет, используют симбиотических бактерий, размножающихся в специальных органах этих животных.

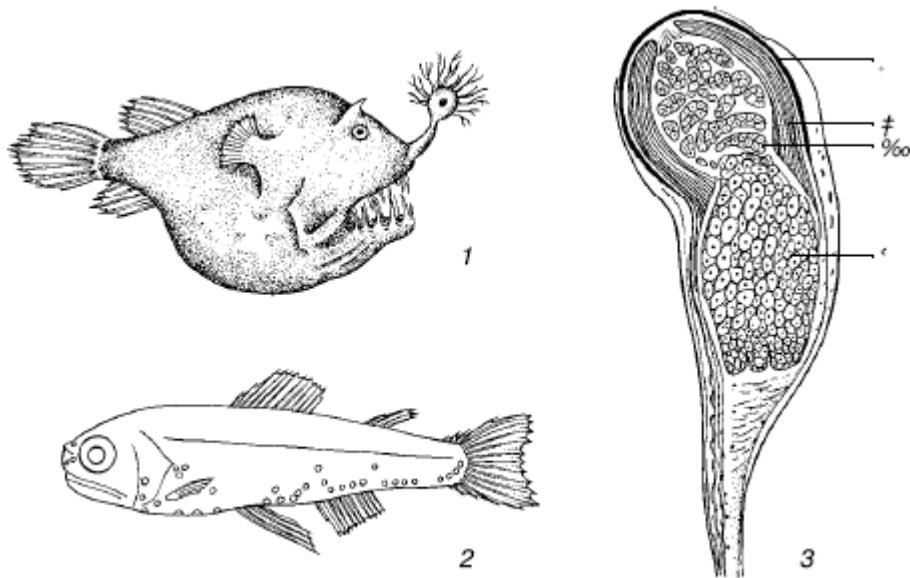


Рис. 40. Органы свечения водных животных (по С. А. Зернову, 1949):

- 1– глубоководный удильщик с фонариком над зубатой пастью;
 - 2– распределение светящихся органов у рыбы сем. Mystophidae;
 - 3– светящийся орган рыбы *Argyropelecus affinis*:
- а – пигмент, б – рефлектор, в – светящееся тело, г – линза

Биолюминесценция имеет в жизни животных в основном сигнальное значение. Световые сигналы могут служить для ориентации в стае, привлечения особей другого пола, подманивания жертв, для маскировки или отвлечения. Вспышка света может быть защитой от хищника, ослепляя или дезориентируя его. Например, глубоководные каракатицы, спасаясь от врага, выпускают облако светящегося секрета, тогда как виды, обитающие в освещенных водах, используют для этой цели темную жидкость. У некоторых донных червей – полихет – светящиеся органы развиваются к периоду созревания половых продуктов, причем светятся ярче самки, а глаза лучше развиты у самцов. У хищных глубоководных рыб из отряда удильщиковидных первый луч спинного плавника сдвинут к верхней челюсти и превращен в гибкое «удилище», несущее на конце червеобразную «приманку» – железу, заполненную слизью со светящимися бактериями. Регулируя приток крови к железе и, следовательно, снабжение бактерии кислородом, рыба может произвольно вызывать свечение «приманки», имитируя движения червя и подманивая добычу.

В наземной обстановке биолюминесценция развита лишь у немногих видов, сильнее всего – у жуков из семейства светляков, которые используют световую сигнализацию для привлечения особей другого пола в сумеречное или ночное время.

4.1.3. Некоторые специфические приспособления гидробионтов

Способы ориентации животных в водной среде. Жизнь в постоянных сумерках или во мраке сильно ограничивает возможности *зрительной ориентации* гидробионтов. В связи с быстрым затуханием световых лучей в воде даже обладатели хорошо развитых органов зрения ориентируются при их помощи лишь на близком расстоянии.

Звук распространяется в воде быстрее, чем в воздухе. *Ориентация на звук* развита у гидробионтов в целом лучше, чем зрительная. Ряд видов улавливает даже колебания очень низкой частоты (*инфразвуки*), возникающие при изменении ритма волн, и заблаговременно спускается перед штормом из поверхностных слоев в более глубокие (например, медузы). Многие обитатели водоемов – млекопитающие, рыбы, моллюски, ракообразные – сами издают звуки. Ракообразные осуществляют это трением друг о друга различных частей тела; рыбы – с помощью плавательного пузыря, глоточных зубов, челюстей, лучей грудных плавников и другими способами. Звуковая сигнализация служит чаще всего для внутривидовых взаимоотношений, например для ориентации в стае, привлечения особей другого пола и т. п., и особенно развита у обитателей мутных вод и больших глубин, живущих в темноте.

Ряд гидробионтов отыскивает пищу и ориентируется при помощи *эхолокации* – восприятия отраженных звуковых волн (китообразные). Многие *воспринимают отраженные электрические импульсы*, производя при плавании разряды разной частоты. Известно около 300 видов рыб, способных генерировать электричество и использовать его для ориентации и сигнализации. Пресноводная рыбка водяной слон (*Mormyrus kannume*) посылает до 30 импульсов в секунду, обнаруживая беспозвоночных, которых она добывает в жидком иле без помощи зрения. Частота разрядов у некоторых морских рыб достигает до 2000 импульсов в секунду. Ряд рыб использует электрические поля также для защиты и нападения (электрический скат, электрический угорь и др.).

Для ориентации в глубине служит *восприятие гидростатического давления*. Оно осуществляется при помощи статоцистов, газовых камер и других органов.

Наиболее древний способ ориентации, свойственный всем водным животным, – *восприятие химизма среды*. Хеморецепторы многих гидробионтов обладают чрезвычайной чувствительностью. В тысячекилометровых миграциях, которые характерны для многих видов рыб, они ориентируются в основном по запахам, с поразительной точностью находя места нерестилищ или нагула. Экспериментально доказано, например, что лососи, искусственно лишенные обоняния, не находят устья своей реки, возвращаясь на нерест, но никогда не ошибаются, если могут воспринимать

запах. Тонкость обоняния чрезвычайно велика у рыб, совершающих особенно далекие миграции.

Специфика приспособлений к жизни в пересыхающих водоемах. На Земле существует много временных, неглубоких водоемов, возникающих после разлива рек, сильных дождей, таяния снега и т. п. В этих водоемах, несмотря на краткость их существования, поселяются разнообразные гидробионты.

Общими особенностями обитателей пересыхающих бассейнов являются способности давать за короткие сроки многочисленное потомство и переносить длительные периоды без воды. Представители многих видов при этом закапываются в ил, переходя в состояние пониженной жизнедеятельности – *гиобиоза*. Так ведут себя щитни, ветвистоусые рачки, планарии, малощетинковые черви, моллюски и даже рыбы – вьюн, африканский протоптерус и южноамериканский лепидосирен из двоякодышащих. Многие мелкие виды образуют цисты, выдерживающие засуху, – таковы солнечники, инфузории, корненожки, ряд веслоногих рачков, турбеллярий, нематоды рода *Rhabditis*. Другие переживают неблагоприятный период в стадии высокоустойчивых яиц. Наконец, некоторым мелким обитателям пересыхающих водоемов присуща уникальная способность высыхать до состояния пленки, а при увлажнении возобновлять рост и развитие. Способность переносить полное обезвоживание организма выявлена у коловраток родов *Callidina*, *Philodina* и др., тихоходок *Macrobiotus*, *Echiniscus*, нематод родов *Tylenchus*, *Plectus*, *Cephalobus* и др. Эти животные населяют микроводоемы в подушках мхов и лишайников и адаптированы к резким изменениям режима влажности.

Фильтрация как тип питания. Многие гидробионты обладают особым характером питания – это отцеживание или осаждение взвешенных в воде частиц органического происхождения и многочисленных мелких организмов (рис. 41).



Рис. 41. Состав планктонной пищи асцидии из Баренцева моря (по С. А. Зернову, 1949)

Такой способ питания, не требующий больших затрат энергии на поиски добычи, характерен для пластинчатожаберных моллюсков, сидячих иглокожих, полихет, мшанок, асцидий, планктонных рачков и др. (рис. 42). Животные-фильтраторы выполняют важнейшую роль в биологической очистке водоемов. Мидии, обитающие на площади 1 м^2 , могут прогонять через мантийную полость $150\text{--}280 \text{ м}^3$ воды за сутки, осажая взвешенные частицы. Пресноводные дафнии, циклопы или самый массовый в океане рачок *Calanus finmarchicus* отфильтровывают в день до 1,5 л воды на особь. Литоральная зона океана, особенно богатая скоплениями фильтрующих организмов, работает как эффективная очистительная система.

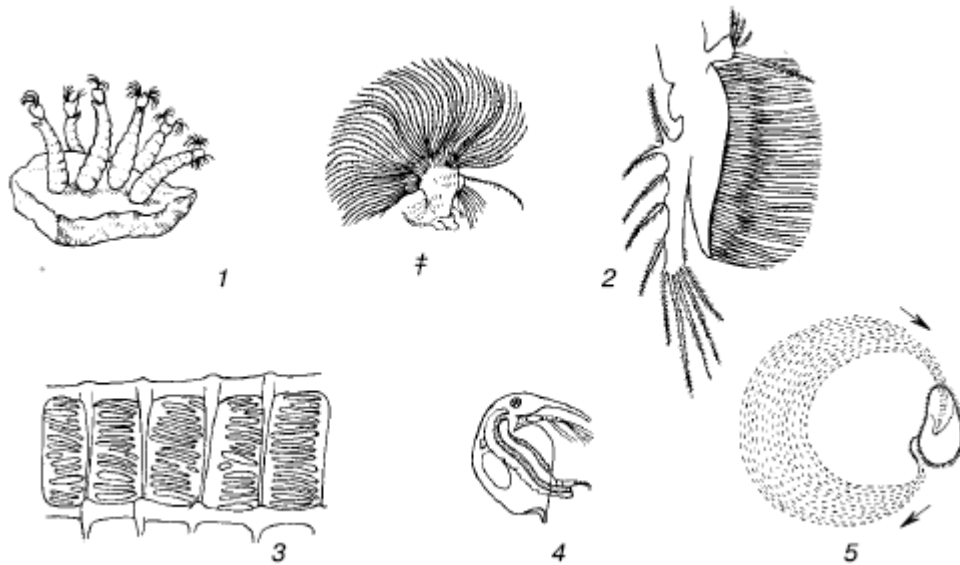


Рис. 42. Фильтровальные аппараты гидробионтов (по С. А. Зернову, 1949):

- 1– личинки мошек *Simulium* на камне (а) и их фильтровальные придатки (б);
- 2– фильтрующая ножка рачка *Diaphanosoma brachyurum*;
- 3– жаберные щели асцидии *Phasullia*;
- 4– рачок *Bosmina* с отфильтрованным содержимым кишечника;
- 5– пищевой ток инфузории *Bursaria*

Свойства среды во многом определяют пути адаптации ее обитателей, их образ жизни и способы использования ресурсов, создавая цепи причинно-следственных зависимостей. Так, высокая плотность воды делает возможным существование планктона, а наличие парящих в воде организмов – предпосылка для развития фильтрационного типа питания, при котором возможен и сидячий образ жизни животных. В результате формируется мощный механизм самоочищения водоемов биосферного значения. В нем участвует огромное количество гидробионтов, как бентосных, так и пелагиальных, от одноклеточных простейших до позвоночных животных. По расчетам, вся вода в озерах умеренного пояса пропускается через фильтрационные аппараты животных от нескольких до десятков раз в течение вегетационного сезона, а весь объем Мирового океана профильтровывается в течение нескольких суток. Нарушение деятельности фильтраторов различными антропогенными воздействиями создает серьезную угрозу в поддержании чистоты вод.

4.2. Наземно-воздушная среда жизни

Наземно-воздушная среда – самая сложная по экологическим условиям. Жизнь на суше потребовала таких приспособлений, которые оказались возможными лишь при достаточно высоком уровне организации растений и животных.

4.2.1. Воздух как экологический фактор для наземных организмов

Низкая плотность воздуха определяет его малую подъемную силу и незначительную спорность. Обитатели воздушной среды должны обладать собственной опорной системой, поддерживающей тело: растения – разнообразными механическими тканями, животные – твердым или, значительно реже, гидростатическим скелетом. Кроме того, все обитатели воздушной среды тесно связаны с поверхностью земли, которая служит им для прикрепления и опоры. Жизнь во взвешенном состоянии в воздухе невозможна.

Правда, множество микроорганизмов и животных, споры, семена, плоды и пыльца растений регулярно присутствуют в воздухе и разносятся воздушными течениями (рис. 43), многие животные способны к активному полету, однако у всех этих видов основная функция их жизненного цикла – размножение – осуществляется на поверхности земли. Для большинства из них пребывание в воздухе связано только с расселением или поиском добычи.

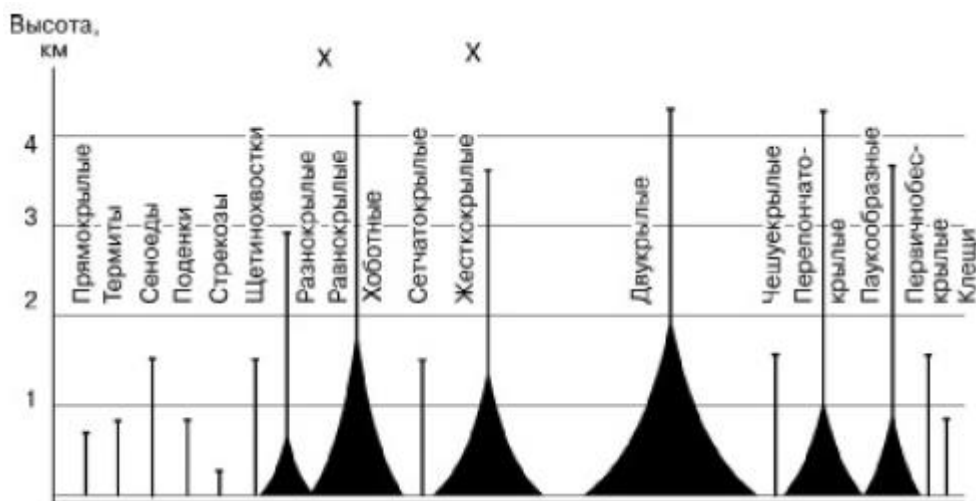


Рис. 43. Распределение членистоногих воздушного планктона по высоте (по Дажо, 1975)

Малая плотность воздуха обуславливает низкую сопротивляемость передвижению. Поэтому многие наземные животные использовали в ходе эволюции экологические

выгоды этого свойства воздушной среды, приобретая способность к полету. К активному полету способны 75 % видов всех наземных животных, преимущественно насекомые и птицы, но встречаются летуны и среди млекопитающих и рептилий. Летают наземные животные в основном с помощью мускульных усилий, но некоторые могут и планировать за счет воздушных течений.

Благодаря подвижности воздуха, существующим в нижних слоях атмосферы вертикальным и горизонтальным передвижениям воздушных масс возможен пассивный полет ряда организмов.

Анемофилия – древнейший способ опыления растений. Ветром опыляются все голосеменные, а среди покрытосеменных анемофильные растения составляют примерно 10 % всех видов.

Анемофилия наблюдается в семействах буковых, березовых, ореховых, вязовых, коноплевых, крапивных, казуариновых, маревых, осоковых, злаков, пальм и во многих других. Ветроопыляемые растения имеют целый ряд приспособлений, улучшающих аэродинамические свойства их пыльцы, а также морфологические и биологические особенности, обеспечивающие эффективность опыления.

Жизнь многих растений полностью зависит от ветра, и расселение совершается с его помощью. Такая двойная зависимость наблюдается у елей, сосен, тополей, берез, вязов, ясеней, пушиц, рогозов, саксаулов, джужгунов и др.

У многих видов развита *анемохория* – расселение с помощью воздушных потоков. Анемохория характерна для спор, семян и плодов растений, цист простейших, мелких насекомых, пауков и т. п. Пассивно переносимые потоками воздуха организмы получили в совокупности название *аэропланктона* по аналогии с планктонными обитателями водной среды. Специальные адаптации для пассивного полета – очень мелкие размеры тела, увеличение его площади за счет выростов, сильного расчленения, большой относительной поверхности крыльев, использование паутины и т. п. (рис. 44). Анемохорные семена и плоды растений обладают также либо очень мелкими размерами (например, семена орхидей), либо разнообразными крыловидными и парашютовидными придатками, увеличивающими их способность к планированию (рис. 45).

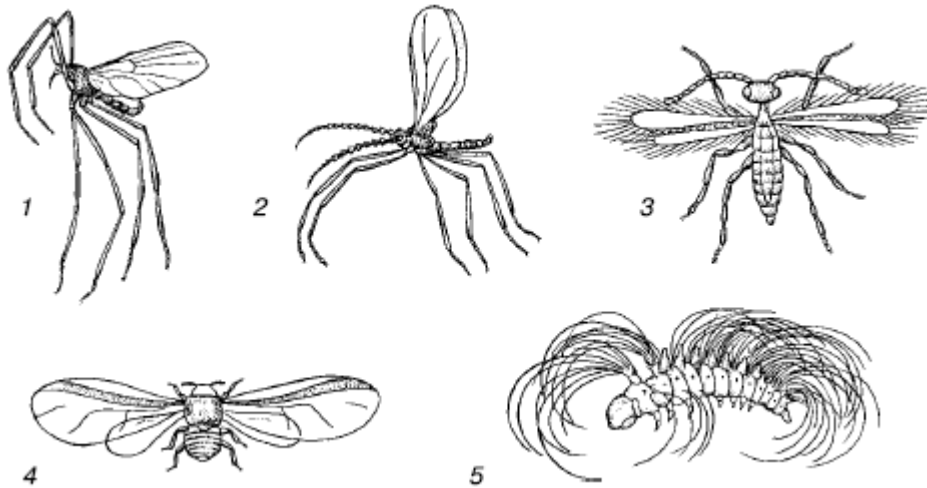


Рис. 44. Приспособления к переносу воздушными потоками у насекомых:

- 1– комарик *Cardiocreps brevirostris*;
- 2– галлица *Porrucordila* sp.;
- 3– перепончатокрылое *Anargus fuscus*;
- 4– хермес *Dreyfusia nordmanniana*;
- 5– личинка непарного шелкопряда *Lymantria dispar*

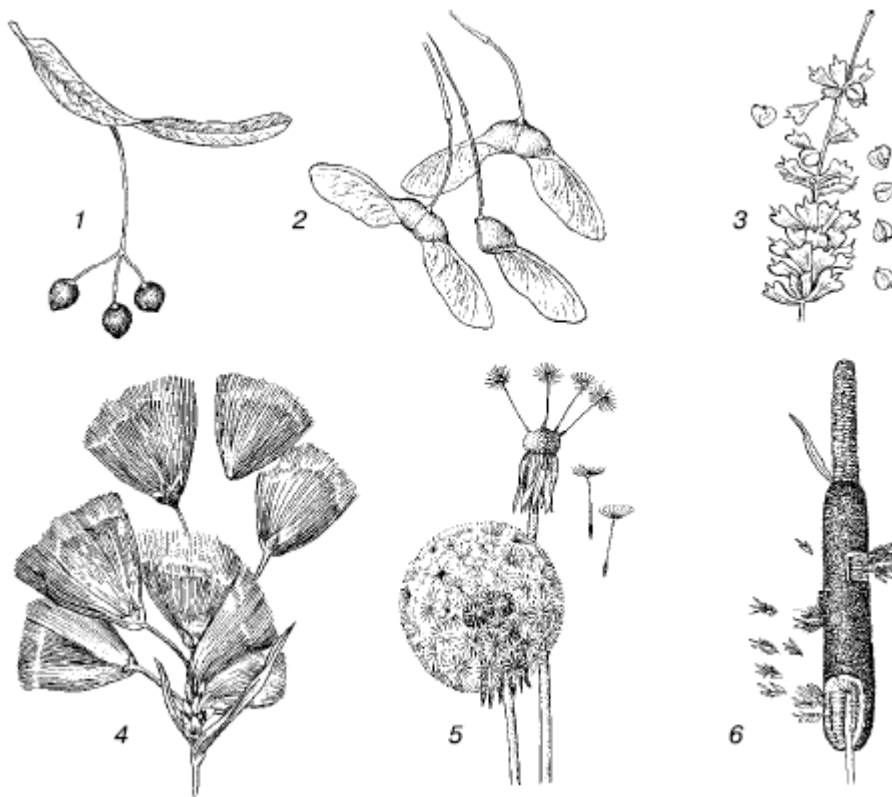


Рис. 45. Приспособления к переносу ветром у плодов и семян растений:

- 1– липа *Tilia intermedia*;
- 2– клен *Acer monspessulanum*;

- 3– береза *Betula pendula*;
- 4– пушица *Eriophorum*;
- 5– одуванчик *Taraxacum officinale*;
- 6– рогоз *Typha scuttbeworhii*

В расселении микроорганизмов, животных и растений основную роль играют вертикальные конвекционные потоки воздуха и слабые ветры. Сильные ветры, бури и ураганы также оказывают существенное экологическое воздействие на наземные организмы.

Малая плотность воздуха обуславливает сравнительно низкое давление на суше. В норме оно равно 760 мм рт. ст. С увеличением высоты над уровнем моря давление уменьшается. На высоте 5800 м оно равняется лишь половине нормального. Низкое давление может ограничивать распространение видов в горах. Для большинства позвоночных верхняя граница жизни около 6000 м. Снижение давления влечет за собой уменьшение обеспеченности кислородом и обезвоживание животных за счет увеличения частоты дыхания. Примерно таковы же пределы продвижения в горы высших растений. Несколько более выносливы членистоногие (ногохвостки, клещи, пауки), которые могут встречаться на ледниках, выше границы растительности.

В целом все наземные организмы гораздо более стенобатны, чем водные, так как обычные колебания давления в окружающей их среде составляют доли атмосферы и даже для поднимающихся на большую высоту птиц не превышают $\frac{1}{3}$ нормального.

Газовый состав воздуха. Кроме физических свойств воздушной среды, для существования наземных организмов чрезвычайно важны ее химические особенности. Газовый состав воздуха в приземном слое атмосферы довольно однороден в отношении содержания главных компонентов (азот – 78,1 %, кислород – 21,0, аргон – 0,9, углекислый газ – 0,035 % по объему) благодаря высокой диффузионной способности газов и постоянному перемешиванию конвекционными и ветровыми потоками. Однако различные примеси газообразных, капельно-жидких и твердых (пылевых) частиц, попадающих в атмосферу из локальных источников, могут иметь существенное экологическое значение.

Высокое содержание кислорода способствовало повышению обмена веществ у наземных организмов по сравнению с первично-водными. Именно в наземной обстановке, на базе высокой эффективности окислительных процессов в организме, возникла гомойотермия животных. Кислород, из-за постоянно высокого его содержания в воздухе, не является фактором, лимитирующим жизнь в наземной среде. Лишь местами, в

специфических условиях, создается временный его дефицит, например в скоплениях разлагающихся растительных остатков, запасах зерна, муки и т. п.

Содержание углекислого газа может изменяться в отдельных участках приземного слоя воздуха в довольно значительных пределах. Например, при отсутствии ветра в центре больших городов концентрация его возрастает в десятки раз. Закономерны суточные изменения содержания углекислоты в приземных слоях, связанные с ритмом фотосинтеза растений. Сезонные обусловлены изменениями интенсивности дыхания живых организмов, преимущественно микроскопического населения почв. Повышенное насыщение воздуха углекислым газом возникает в зонах вулканической активности, возле термальных источников и других подземных выходов этого газа. В высоких концентрациях углекислый газ токсичен. В природе такие концентрации встречаются редко.

В природе основным источником углекислоты является так называемое почвенное дыхание. Почвенные микроорганизмы и животные дышат очень интенсивно. Углекислый газ диффундирует из почвы в атмосферу, особенно энергично во время дождя. Много его выделяют почвы умеренно влажные, хорошо прогреваемые, богатые органическими остатками. Например, почва букового леса выделяет CO_2 от 15 до 22 кг/га в час, а неудобренная песчаная всего 2 кг/га.

В современных условиях мощным источником поступления дополнительных количеств CO_2 в атмосферу стала деятельность человека по сжиганию ископаемых запасов топлива.

Низкое содержание углекислого газа тормозит процесс фотосинтеза. В условиях закрытого грунта можно повысить скорость фотосинтеза, увеличив концентрацию углекислого газа; этим пользуются в практике тепличного и оранжерейного хозяйства. Однако излишние количества CO_2 приводят к отравлению растений.

Азот воздуха для большинства обитателей наземной среды представляет инертный газ, но ряд прокариотических организмов (клубеньковые бактерии, азотобактер, клубки, сине-зеленые водоросли и др.) обладает способностью связывать его и вовлекать в биологический круговорот.

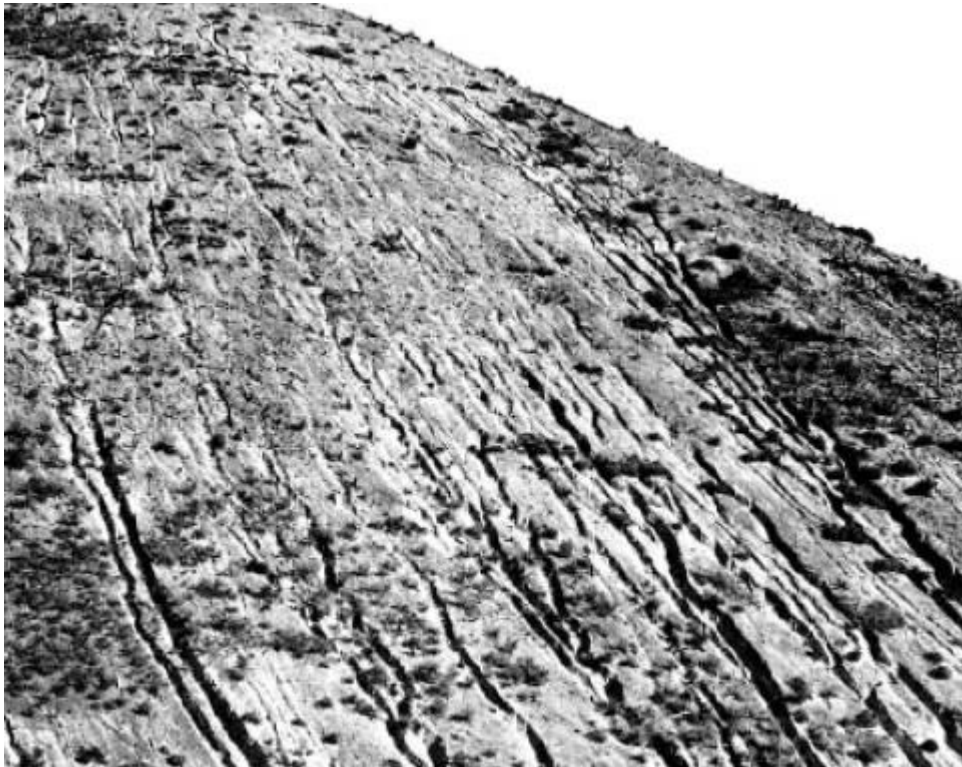


Рис. 46. Склон горы с уничтоженной растительностью из-за выбросов сернистого газа окрестными промышленными предприятиями

Местные примеси, поступающие в воздух, также могут существенно влиять на живые организмы. Это особенно относится к ядовитым газообразным веществам – метану, оксиду серы, оксиду углерода, оксиду азота, сероводороду, соединениям хлора, а также к частицам пыли, сажи и т. п., засоряющим воздух в промышленных районах. Основной современный источник химического и физического загрязнения атмосферы антропогенный: работа различных промышленных предприятий и транспорта, эрозия почв и т. п. Оксид серы (SO_2), например, ядовит для растений даже в концентрациях от одной пятидесятитысячной до одной миллионной от объема воздуха. Вокруг промышленных центров, загрязняющих атмосферу этим газом, погибает почти вся растительность (рис. 46). Некоторые виды растений особо чувствительны к SO_2 и служат чутким индикатором его накопления в воздухе. Например, многие лишайники погибают даже при следах оксида серы в окружающей атмосфере. Присутствие их в лесах вокруг крупных городов свидетельствует о высокой чистоте воздуха. Устойчивость растений к примесям в воздушной среде учитывают при подборе видов для озеленения населенных пунктов. Чувствительны к задымлению, например, обыкновенная ель и сосна, клен, липа, береза. Наиболее устойчивы туя, тополь канадский, клен американский, бузина и некоторые другие.

4.2.2. Почва и рельеф. Погодные и климатические особенности наземно-воздушной среды

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

Характер корневой системы растений зависит от гидротермического режима, аэрации, сложения, состава и структуры почвы. Например, корневые системы древесных пород (березы, лиственницы) в районах с многолетней мерзлотой располагаются на небольшой глубине и распростерты вширь. Там, где нет многолетней мерзлоты, корневые системы этих же растений менее распростерты и проникают вглубь. У многих степных растений корни могут доставать воду с большой глубины, в то же время у них много и поверхностных корней в гумусированном горизонте почвы, откуда растения поглощают элементы минерального питания. На переувлажненной, плохо аэрированной почве в мангровых зарослях многие виды имеют специальные дыхательные корни – пневматофоры.

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

Так, по реакции на кислотность почвы различают: 1) *ацидофильные* виды – растут на кислых почвах с рН менее 6,7 (растения сфагновых болот, белоус); 2) *нейтрофильные* – тяготеют к почвам с рН 6,7–7,0 (большинство культурных растений); 3) *базифильные* – растут при рН более 7,0 (мордовник, лесная ветреница); 4) *индифферентные* – могут произрастать на почвах с разным значением рН (ландыш, овсяница овечья).

По отношению к валовому составу почвы различают: 1) *олиготрофные* растения, довольствующиеся малым количеством зольных элементов (сосна обыкновенная); 2) *эвтрофные*, нуждающиеся в большом количестве зольных элементов (дуб, сныть обыкновенная, пролесник многолетний); 3) *мезотрофные*, требующие умеренного количества зольных элементов (ель обыкновенная).

Нитрофилы – растения, предпочитающие почвы, богатые азотом (крапива двудомная).

Растения засоленных почв составляют группу *галофитов* (солерос, сарсазан, кокпек).

Некоторые виды растений приурочены к разным субстратам: *петрофиты* растут на каменистых почвах, а *псаммофиты* заселяют сыпучие пески.

Рельеф местности и характер грунта влияют на специфику передвижения животных. Например, копытные, страусы, дрофы, живущие на открытых пространствах, нуждаются в твердом грунте для усиления отталкивания при быстром беге. У ящериц, обитающих на сыпучих песках, пальцы окаймлены бахромкой из роговых чешуй, которая увеличивает поверхность опоры (рис. 47). Для наземных обитателей, роющих норы, плотные грунты неблагоприятны. Характер почвы в ряде случаев влияет на распределение наземных животных, роющих норы, зарывающихся в грунт для спасения от жары или хищников либо откладывающих в почву яйца и т. д.

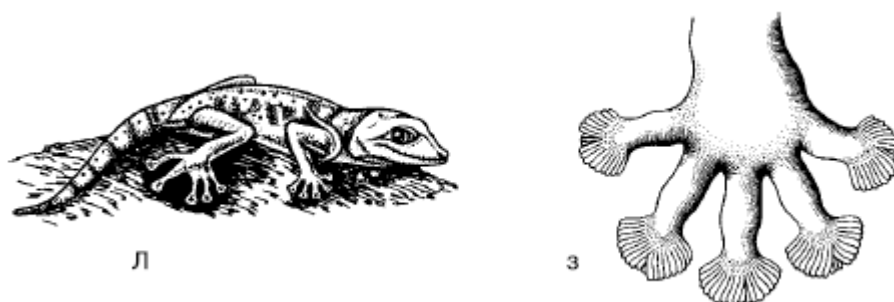


Рис. 47. Вееропалый геккон – обитатель песков Сахары: А – вееропалый геккон; Б – нога геккона

Погодные особенности. Условия жизни в наземно-воздушной среде осложняются, кроме того, *погодными изменениями*. **Погода** – это непрерывно меняющееся состояние атмосферы у земной поверхности до высоты примерно 20 км (граница тропосферы). Изменчивость погоды проявляется в постоянном варьировании сочетания таких факторов среды, как температура и влажность воздуха, облачность, осадки, сила и направление ветра и т. п. Для погодных изменений наряду с закономерным чередованием их в годовом цикле характерны неперiodические колебания, что существенно усложняет условия существования наземных организмов. На жизнь водных обитателей погода влияет в значительно меньшей степени и лишь на население поверхностных слоев.

Климат местности. Многолетний режим погоды характеризует **климат местности**. В понятие климата входят не только средние значения метеорологических явлений, но также их годовой и суточный ход, отклонения от него и их повторяемость. Климат определяется географическими условиями района.

Зональное разнообразие климатов осложняется действием муссонных ветров, распределением циклонов и антициклонов, влиянием горных массивов на движение воздушных масс, степенью удаления от океана (континентальность) и многими другими местными факторами. В горах наблюдается климатическая поясность, во многом

аналогичная смене зон от низких широт к высоким. Все это создает чрезвычайное разнообразие условий жизни на суше.

Для большинства наземных организмов, особенно мелких, важен не столько климат района, сколько условия их непосредственного местообитания. Очень часто местные элементы среды (рельеф, экспозиция, растительность и т. п.) так изменяют в конкретном участке режим температуры, влажности, света, движения воздуха, что он значительно отличается от климатических условий местности. Такие локальные модификации климата, складывающиеся в приземном слое воздуха, называют **микроклиматом**. В каждой зоне микроклиматы очень разнообразны. Можно выделить микроклиматы сколь угодно малых участков. Например, особый режим создается в венчиках цветков, что используют обитающие там насекомые. Широко известны различия температуры, влажности воздуха и силы ветра на открытом пространстве и в лесу, в травостое и над оголенными участками почвы, на склонах северной и южной экспозиций и т. п. Особый устойчивый микроклимат возникает в норах, гнездах, дуплах, пещерах и других закрытых местах.

Осадки. Помимо водообеспечения и создания запасов влаги, они могут играть и другую экологическую роль. Так, сильные ливневые дожди или град оказывают иногда механическое воздействие на растения или животных.

Особенно многообразна экологическая роль снегового покрова. Суточные колебания температур проникают в толщу снега лишь до 25 см, глубже температура почти не изменяется. При морозах в $-20-30^{\circ}\text{C}$ под слоем снега в 30–40 см температура лишь ненамного ниже нуля. Глубокий снежный покров защищает почки возобновления, предохраняет от вымерзания зеленые части растений; многие виды уходят под снег, не сбрасывая листья, например ожика волосистая, вероника лекарственная, копытень и др.

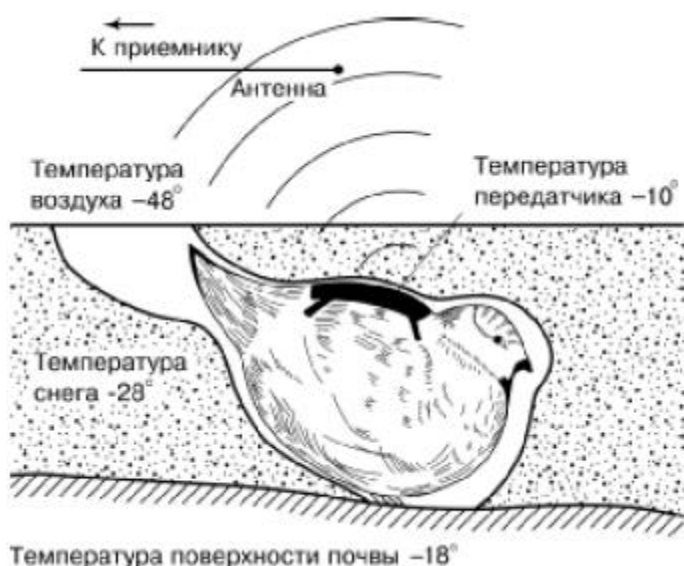


Рис. 48. Схема телеметрического изучения температурного режима рябчика, находящегося в подснежной лунке (по А. В. Андрееву, А. В. Кречмару, 1976)

Мелкие наземные зверьки ведут и зимой активный образ жизни, прокладывая под снегом и в его толще целые галереи ходов. Для ряда видов, питающихся подснежной растительностью, характерно даже зимнее размножение, которое отмечено, например, у леммингов, лесной и желтогорлой мыши, ряда полевок, водяной крысы и др. Тетеревиные птицы – рябчики, тетерева, тундряные куропатки – зарываются в снег на ночевку (рис. 48).

Крупным животным зимний снеговой покров мешает добывать корм. Многие копытные (северные олени, кабаны, овцебыки) питаются зимой исключительно подснежной растительностью, и глубокий снежный покров, а особенно твердая корка на его поверхности, возникающая в гололед, обрекают их на бескормицу. При кочевом скотоводстве в дореволюционной России огромным бедствием в южных районах был *джут* – массовый падеж скота в результате гололедицы, лишавшей животных корма. Передвижение по рыхлому глубокому снегу также затруднено для животных. Лисы, например, в снежные зимы предпочитают в лесу участки под густыми елями, где тоньше слой снега, и почти не выходят на открытые поляны и опушки. Глубина снежного покрова может ограничивать географическое распространение видов. Например, настоящие олени не проникают на север в те районы, где толща снега зимой более 40–50 см.

Белизна снежного покрова демаскирует темных животных. В возникновении сезонной смены окраски у белой и тундряной куропаток, зайца-беляка, горностая, ласки, песца, по-видимому, большую роль сыграл отбор на маскировку под цвет фона. На Командорских островах наряду с белыми много голубых песцов. По наблюдениям зоологов, последние держатся преимущественно вблизи темных скал и незамерзающей прибойной полосы, а белые предпочитают участки со снежным покровом.

4.3. Почва как среда обитания

4.3.1. Особенности почвы

Почва представляет собой рыхлый тонкий поверхностный слой суши, контактирующий с воздушной средой. Несмотря на незначительную толщину, эта оболочка Земли играет важнейшую роль в распространении жизни. Почва представляет собой не просто твердое тело, как большинство пород литосферы, а сложную трехфазную систему, в которой твердые частицы окружены воздухом и водой. Она пронизана

полостями, заполненными смесью газов и водными растворами, и поэтому в ней складываются чрезвычайно разнообразные условия, благоприятные для жизни множества микро- и макроорганизмов (рис. 49). В почве сглажены температурные колебания по сравнению с приземным слоем воздуха, а наличие грунтовых вод и проникновение осадков создают запасы влаги и обеспечивают режим влажности, промежуточный между водной и наземной средой. В почве концентрируются запасы органических и минеральных веществ, поставляемых отмирающей растительностью и трупами животных. Все это определяет большую насыщенность почвы жизнью.

В почве сосредоточены корневые системы наземных растений (рис. 50).

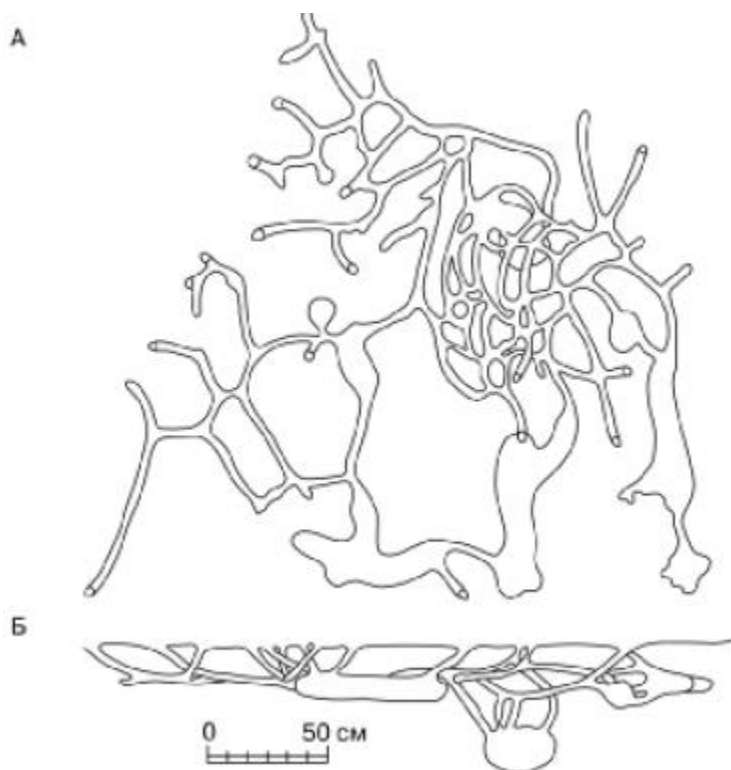


Рис. 49. Подземные ходы полевки Брандта: А – вид сверху; Б – вид сбоку

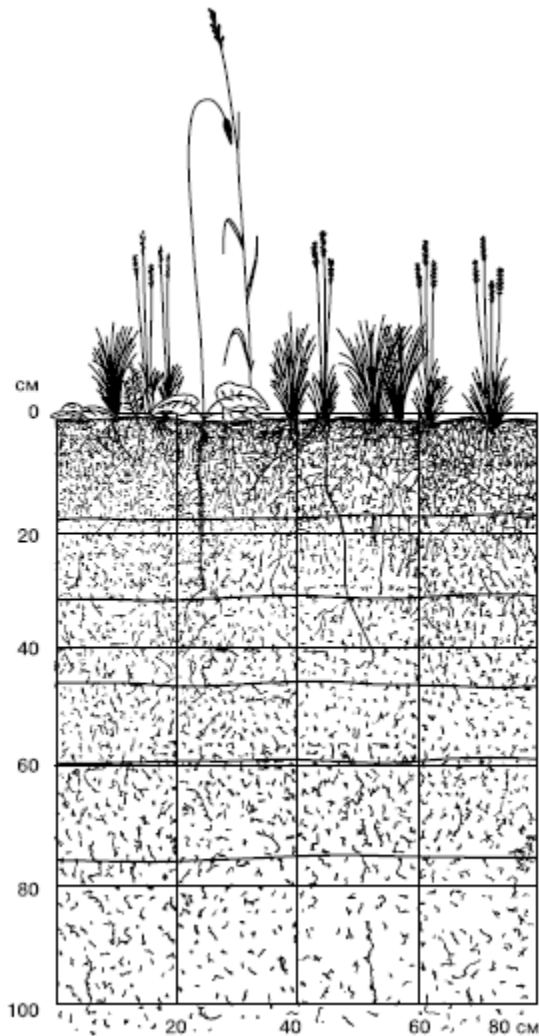


Рис. 50. Размещение корней в степной черноземной почве (по М. С. Шалыту, 1950)

В среднем на 1 м^2 почвенного слоя приходится более 100 млрд клеток простейших, миллионы коловраток и тихоходок, десятки миллионов нематод, десятки и сотни тысяч клещей и коллембол, тысячи других членистоногих, десятки тысяч энхитреид, десятки и сотни дождевых червей, моллюсков и прочих беспозвоночных. Кроме того, 1 см^2 почвы содержит десятки и сотни миллионов бактерий, микроскопических грибов, актиномицетов и других микроорганизмов. В освещенных поверхностных слоях в каждом грамме обитают сотни тысяч фотосинтезирующих клеток зеленых, желто-зеленых, диатомовых и сине-зеленых водорослей. Живые организмы столь же характерны для почвы, как и ее неживые компоненты. Поэтому В. И. Вернадский отнес почву к биокосным телам природы, подчеркивая насыщенность ее жизнью и неразрывную связь с ней.

Неоднородность условий в почве резче всего проявляется в вертикальном направлении. С глубиной резко меняется ряд важнейших экологических факторов, влияющих на жизнь обитателей почвы. Прежде всего это относится к структуре почвы. В

ней выделяют три основных горизонта, различающихся по морфологическим и химическим свойствам: 1) верхний перегнойно-аккумулятивный горизонт *A*, в котором накапливается и преобразуется органическое вещество и из которого промывными водами часть соединений выносится вниз; 2) горизонт вымывания, или иллювиальный *B*, где оседают и преобразуются вымытые сверху вещества, и 3) материнскую породу, или горизонт *C*, материал которой преобразуется в почву.

В пределах каждого горизонта выделяются более дробные слои, также сильно различающиеся по свойствам. Например, в зоне умеренного климата под хвойными или смешанными лесами горизонт *A* состоит из подстилки (*A₀*) – слоя рыхлого скопления растительных остатков, темноокрашенного гумусового слоя (*A₁*), в котором частицы органического происхождения перемешаны с минеральными, и подзолистого слоя (*A₂*) – пепельно-серого по цвету, в котором преобладают соединения кремния, а все растворимые вещества вымыты в глубину почвенного профиля. Как структура, так и химизм этих слоев очень различны, и поэтому корни растений и обитатели почвы, перемещаясь всего на несколько сантиметров вверх или вниз, попадают в другие условия.

Размеры полостей между частицами почвы, пригодных для обитания в них животных, обычно быстро уменьшаются с глубиной. Например, в луговых почвах средний диаметр полостей на глубине 0–1 см составляет 3 мм, 1–2 см – 2 мм, а на глубине 2–3 см – всего 1 мм; глубже почвенные поры еще мельче. Плотность почвы также изменяется с глубиной. Наиболее рыхлы слои, содержащие органическое вещество. Порозность этих слоев определяется тем, что органические вещества склеивают минеральные частицы в более крупные агрегаты, объем полостей между которыми увеличивается. Наиболее плотен обычно иллювиальный горизонт *B*, сцементированный вымытыми в него коллоидными частицами.

Влага в почве присутствует в различных состояниях: 1) связанная (гигроскопическая и пленочная) прочно удерживается поверхностью почвенных частиц; 2) капиллярная занимает мелкие поры и может передвигаться по ним в различных направлениях; 3) гравитационная заполняет более крупные пустоты и медленно просачивается вниз под влиянием силы тяжести; 4) парообразная содержится в почвенном воздухе.

Содержание воды неодинаково в разных почвах и в разное время. Если слишком много гравитационной влаги, то режим почвы близок к режиму водоемов. В сухой почве остается только связанная вода и условия приближаются к наземным. Однако даже в наиболее сухих почвах воздух влажнее наземного, поэтому обитатели почвы значительно менее подвержены угрозе высыхания, чем на поверхности.

Состав почвенного воздуха изменчив. С глубиной в нем сильно падает содержание кислорода и возрастает концентрация углекислого газа. В связи с присутствием в почве разлагающихся органических веществ в почвенном воздухе может быть высокая концентрация таких токсичных газов, как аммиак, сероводород, метан и др. При затоплении почвы или интенсивном гниении растительных остатков местами могут возникать полностью анаэробные условия.

Колебания температуры резки только на поверхности почвы. Здесь они могут быть даже сильнее, чем в приземном слое воздуха. Однако с каждым сантиметром вглубь суточные и сезонные температурные изменения становятся все меньше и на глубине 1–1,5 м практически уже не прослеживаются (рис. 51).

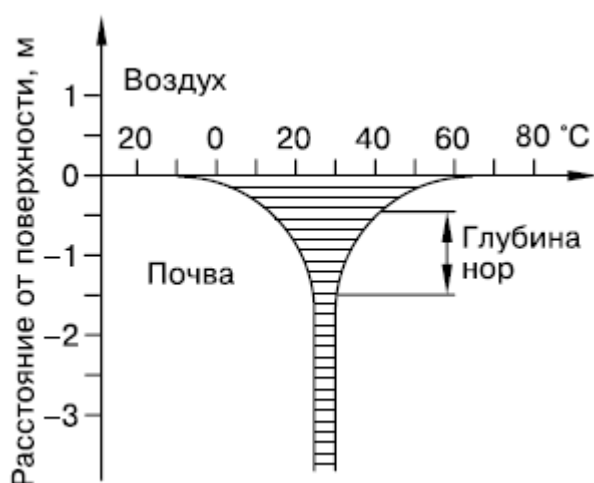


Рис. 51. Уменьшение годовых колебаний температуры почвы с глубиной (по К. Шмидт-Нильсону, 1972). Заштрихованная часть – размах годовых колебаний температуры

Все эти особенности приводят к тому, что, несмотря на большую неоднородность экологических условий в почве, она выступает как достаточно стабильная среда, особенно для подвижных организмов. Крутой градиент температур и влажности в почвенном профиле позволяет почвенным животным путем незначительных перемещений обеспечить себе подходящую экологическую обстановку.

4.3.2. Обитатели почвы

Неоднородность почвы приводит к тому, что для организмов разных размеров она выступает как разная среда. Для микроорганизмов особое значение имеет огромная суммарная поверхность почвенных частиц, так как на них адсорбируется подавляющая часть микробного населения. Сложность почвенной среды создает большое разнообразие условий для самых разных функциональных групп: аэробов и анаэробов, потребителей

органических и минеральных соединений. Для распределения микроорганизмов в почве характерна мелкая очаговость, поскольку даже на протяжении нескольких миллиметров могут сменяться разные экологические зоны.

Для мелких почвенных животных (рис. 52, 53), которых объединяют под названием *микрофауна* (простейшие, коловратки, тихоходки, нематоды и др.), почва – это система микроводоемов. По существу, это водные организмы. Они живут в почвенных порах, заполненных гравитационной или капиллярной водой, а часть жизни могут, как и микроорганизмы, находиться в адсорбированном состоянии на поверхности частиц в тонких прослойках пленочной влаги. Многие из этих видов обитают и в обычных водоемах. Однако почвенные формы намного мельче пресноводных и, кроме того, отличаются способностью долго находиться в инцистированном состоянии, переживая неблагоприятные периоды. В то время как пресноводные амёбы имеют размеры 50-100 мкм, почвенные – всего 10–15. Особенно мелки представители жгутиковых, нередко всего 2–5 мкм. Почвенные инфузории также имеют карликовые размеры и к тому же могут сильно менять форму тела.

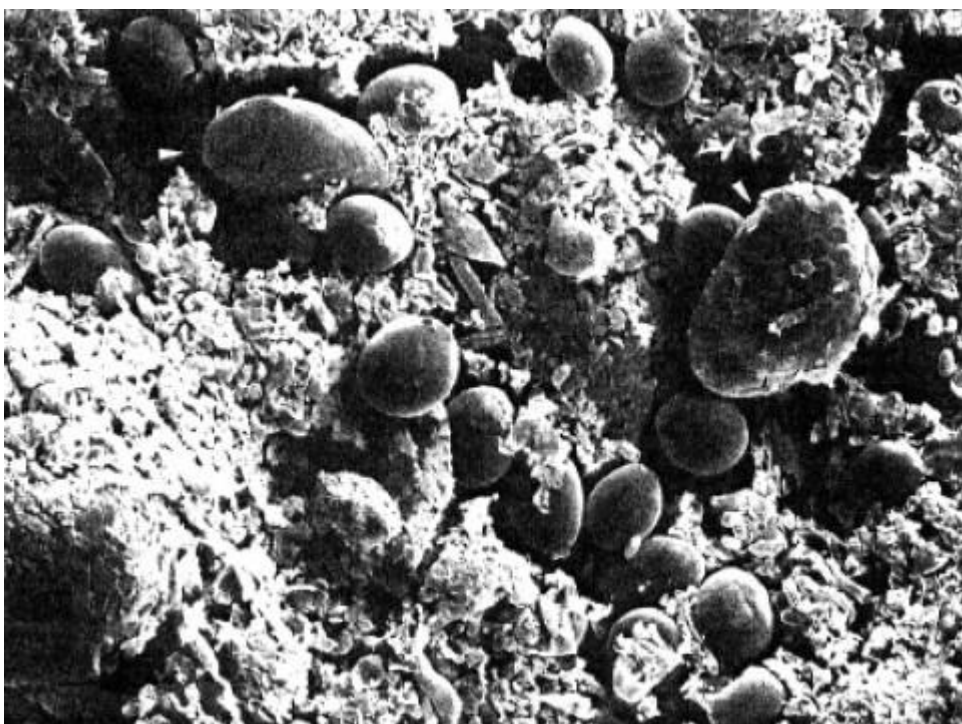


Рис. 52. Раковинные амёбы, питающиеся бактериями на разлагающихся листьях лесной подстилки

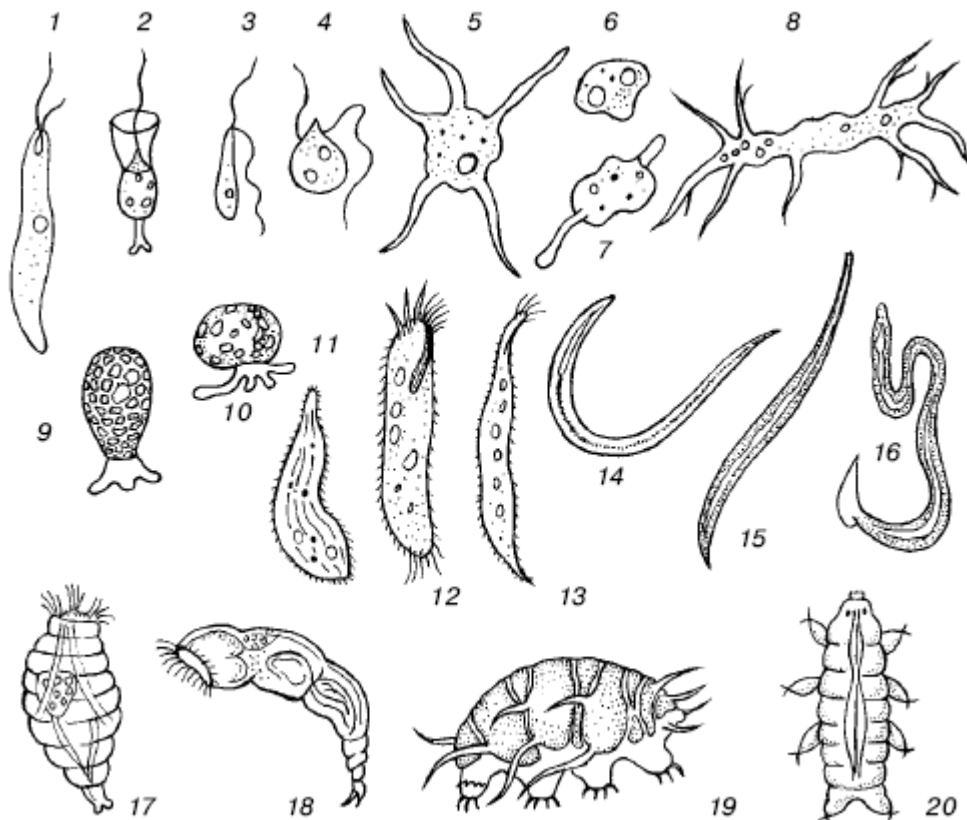


Рис. 53. Микрофауна почвы (по W. Dunger, 1974):

1–4 – жгутиковые; 5–8 – голые амебы; 9–10 – раковинные амебы; 11–13 – инфузории; 14–16 – круглые черви; 17–18 – коловратки; 19–20 – тихоходки

Для дышащих воздухом несколько более крупных животных почва предстает как система мелких пещер. Таких животных объединяют под названием **мезофауна** (рис. 54). Размеры представителей мезофауны почв – от десятых долей до 2–3 мм. К этой группе относятся в основном членистоногие: многочисленные группы клещей, первичнобескрылые насекомые (коллемболы, протуры, двухвостки), мелкие виды крылатых насекомых, многоножки симфилы и др. У них нет специальных приспособлений к рытью. Они ползают по стенкам почвенных полостей при помощи конечностей или червеобразно извиваясь. Насыщенный водяными парами почвенный воздух позволяет дышать через покровы. Многие виды не имеют трахейной системы. Такие животные очень чувствительны к высыханию. Основным средством спасения от колебания влажности воздуха для них является передвижение вглубь. Но возможность миграции по почвенным полостям вглубь ограничивается быстрым уменьшением диаметра пор, поэтому передвижения по скважинам почвы доступны только самым мелким видам. Более крупные представители мезофауны обладают некоторыми приспособлениями, позволяющими переносить временное снижение влажности

почвенного воздуха: защитными чешуйками на теле, частичной непроницаемостью покровов, сплошным толстостенным панцирем с эпикутикулой в сочетании с примитивной трахейной системой, обеспечивающей дыхание.

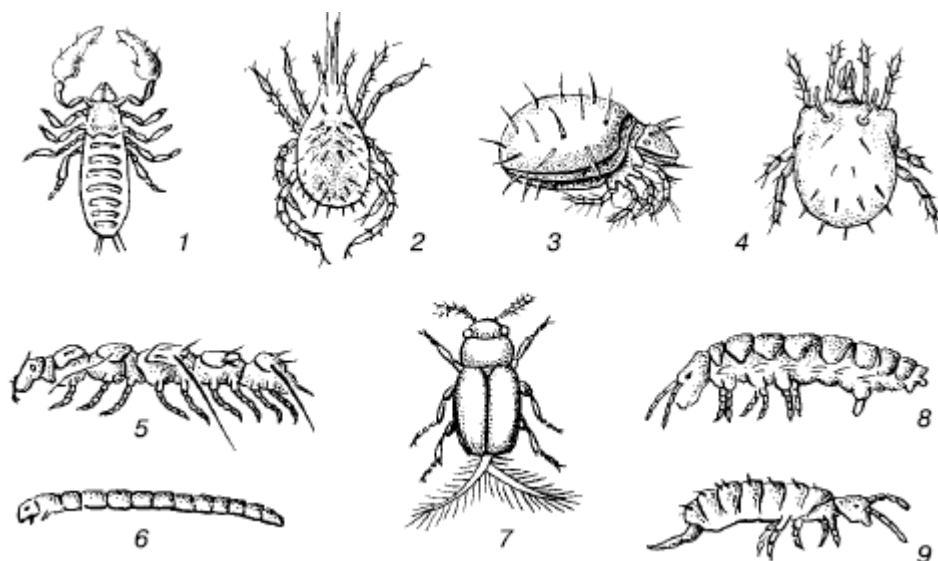


Рис. 54. Мезофауна почв (по W. Danger, 1974):

1– лжескорпион; 2 – гама новый клещ; 3–4 панцирные клещи; 5 – многоножка пауроиода; 6 – личинка комара-хирономиды; 7 – жук из сем. Ptiliidae; 8–9 коллемболы

Периоды затопления почвы водой представители мезофауны переживают в пузырьках воздуха. Воздух задерживается вокруг тела животных благодаря их несмачивающимся покровам, снабженным к тому же волосками, чешуйками и т. п. Пузырек воздуха служит для мелкого животного своеобразной «физической жаброй». Дыхание осуществляется за счет кислорода, диффундирующего в воздушную прослойку из окружающей воды.

Представители микро– и мезофауны способны переносить зимнее промерзание почвы, так как большинство видов не может уходить вниз из слоев, подвергающихся воздействию отрицательных температур.

Более крупных почвенных животных, с размерами тела от 2 до 20 мм, называют представителями **макрофауны** (рис. 55). Это личинки насекомых, многоножки, энхитреиды, дождевые черви и др. Для них почва – плотная среда, оказывающая значительное механическое сопротивление при движении. Эти относительно крупные формы передвигаются в почве либо расширяя естественные скважины путем раздвигания почвенных частиц, либо роя новые ходы. Оба способа передвижения накладывают отпечаток на внешнее строение животных.

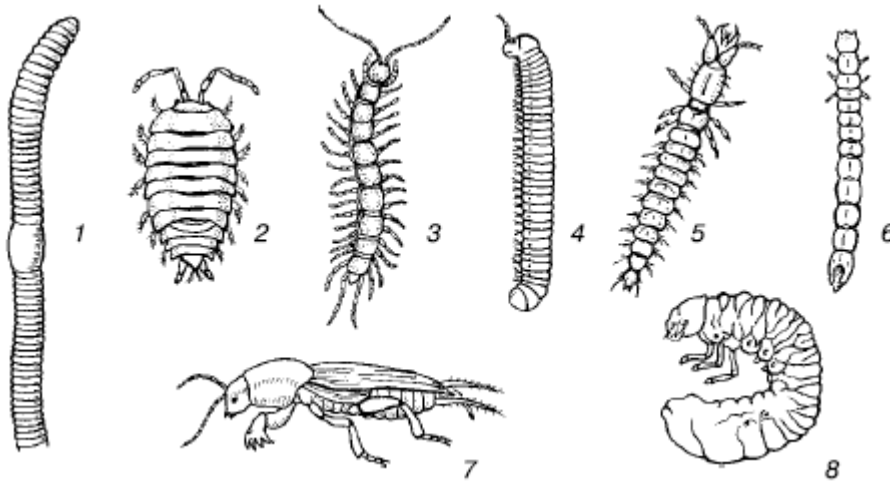


Рис. 55. Макрофауна почв (по W. Danger, 1974):

1 – дождевой червь; 2 – мокрица; 3 – губоногая многоножка; 4 – двупарноногая многоножка; 5 – личинка жужелицы; 6 – личинка шелкуна; 7 – медведка; 8 – личинка хруща

Возможность двигаться по тонким скважинам, почти не прибегая к рытью, присуща только видам, которые имеют тело с малым поперечным сечением, способное сильно изгибаться в извилистых ходах (многоножки – косянки и геофилы). Раздвигая частицы почвы за счет давления стенок тела, передвигаются дождевые черви, личинки комаров-долгоножек и др. Зафиксировав задний конец, они утончают и удлиняют передний, проникая в узкие почвенные щели, затем закрепляют переднюю часть тела и увеличивают его диаметр. При этом в расширенном участке за счет работы мышц создается сильное гидравлическое давление несжимающейся внутриполостной жидкости: у червей – содержимого целомических мешочков, а у типулид – гемолимфы. Давление передается через стенки тела на почву, и таким образом животное расширяет скважину. При этом сзади остается открытый ход, что грозит увеличением испарения и преследованием хищников. У многих видов развиты приспособления к экологически более выгодному типу передвижения в почве – рытью с закупориванием за собой хода. Рытье осуществляется разрыхлением и отгребанием почвенных частиц. Личинки разных насекомых используют для этого передний конец головы, мандибулы и передние конечности, расширенные и укрепленные толстым слоем хитина, шипами и выростами. На заднем конце тела развиваются приспособления для прочной фиксации – выдвигающиеся подпорки, зубцы, крючья. Для закрывания хода на последних сегментах у ряда видов имеется специальная вдавленная площадка, обрамленная хитиновыми

бортиками или зубцами, своего рода тачка. Подобные площадки образуются на задней части надкрылий и у жуков-короедов, которые тоже используют их для закупоривания ходов буровой мукой. Закрывая за собой ход, животные – обитатели почвы постоянно находятся в замкнутой камере, насыщенной испарениями собственного тела.

Газообмен большинства видов этой экологической группы осуществляется при помощи специализированных органов дыхания, но наряду с этим дополняется газообменом через покровы. Возможно даже исключительно кожное дыхание, например у дождевых червей, энхитреид.

Роющие животные могут уходить из слоев, где возникает неблагоприятная обстановка. В засуху и к зиме они концентрируются в более глубоких слоях, обычно в нескольких десятках сантиметров от поверхности.

Мегафауна почв – это крупные землерои, в основном из числа млекопитающих. Ряд видов проводит в почве всю жизнь (слепыши, слепушонки, цокоры, кроты Евразии, златокроты

Африки, сумчатые кроты Австралии и др.). Они прокладывают в почве целые системы ходов и нор. Внешний облик и анатомические особенности этих животных отражают их приспособленность к роющему подземному образу жизни. У них недоразвиты глаза, компактное, вальковатое тело с короткой шеей, короткий густой мех, сильные копательные конечности с крепкими когтями. Слепыши и слепушонки разрыхляют землю резцами. К мегафауне почвы следует отнести и крупных олигохет, в особенности представителей семейства Megascolecidae, обитающих в тропиках и Южном полушарии. Самый крупный из них австралийский *Megascolides australis* достигает в длину 2,5 и даже 3 м.

Кроме постоянных обитателей почвы, среди крупных животных можно выделить большую экологическую группу **обитателей нор** (суслики, сурки, тушканчики, кролики, барсуки и т. п.). Они кормятся на поверхности, но размножаются, зимуют, отдыхают, спасаются от опасности в почве. Целый ряд других животных использует их норы, находя в них благоприятный микроклимат и укрытие от врагов. Норники обладают чертами строения, характерными для наземных животных, но имеют ряд приспособлений, связанных с роющим образом жизни. Например, у барсуков длинные когти и сильная мускулатура на передних конечностях, узкая голова, небольшие ушные раковины. У кроликов по сравнению с зайцами, не роющими нор, заметно укорочены уши и задние ноги, более прочный череп, сильнее развиты кости и мускулатура предплечий и т. п.

По целому ряду экологических особенностей почва является средой, промежуточной между водной и наземной. С водной средой почву сближают ее

температурный режим, пониженное содержание кислорода в почвенном воздухе, насыщенность его водяными парами и наличие воды в других формах, присутствие солей и органических веществ в почвенных растворах, возможность двигаться в трех измерениях.

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

Промежуточные экологические свойства почвы как среды обитания животных позволяют предполагать, что почва играла особую роль в эволюции животного мира. Для многих групп, в частности членистоногих, почва послужила средой, через которую первоначально водные обитатели смогли перейти к наземному образу жизни и завоевать сушу. Этот путь эволюции членистоногих доказан трудами М. С. Гилярова (1912–1985).

4.4. Живые организмы как среда обитания

Многие виды гетеротрофных организмов в течение всей жизни или части жизненного цикла обитают в других живых существах, тела которых служат для них средой, существенно отличающейся по свойствам от внешней.

Использование одними живыми организмами других в качестве среды обитания – очень древнее и широко распространенное в природе явление. Даже прокариотические организмы (бактерии, актиномицеты и сине-зеленые водоросли) имеют сожителей. Среди бактерий описан род *Vdellovibrio*, представители которого являются специализированными внутриклеточными паразитами многих других бактерий. Внутриклеточные паразиты и симбионты обнаружены у большого числа одноклеточных эукариотических форм (красных, зеленых и диатомовых водорослей, амёб, радиолярий, инфузорий и др.). Практически нет ни одного вида многоклеточных организмов, не имеющих внутренних обитателей (рис. 56). Чем выше организация хозяев, чем больше степень дифференцированности их тканей и органов, тем более разнообразные условия они могут предоставить своим сожителям. С другой стороны, способность использовать другие организмы как среду обитания хотя и характерна для представителей большинства крупных таксономических групп, но в целом уменьшается с усложнением их организации. Таким образом, паразитов больше всего среди микроорганизмов и относительно примитивных многоклеточных, а подверженность заражению паразитами наиболее высока у позвоночных животных и цветковых растений.

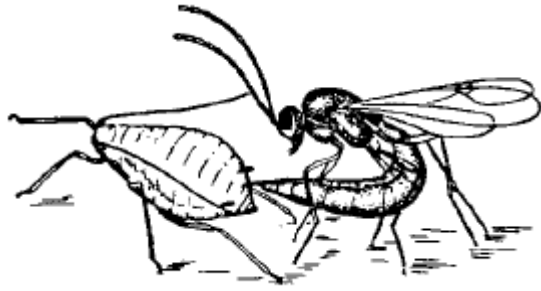


Рис. 56. Наездник, заражающий тлю

Эндопаразиты обитают в специфических условиях внутренней среды хозяина. Это, с одной стороны, дает им целый ряд экологических преимуществ, а с другой – затрудняет осуществление их жизненного цикла по сравнению со свободноживущими видами.

Одно из главных преимуществ паразитов – обильное снабжение пищей за счет содержимого клеток, соков и тканей тела хозяина или содержимого его кишечника. Обильная и легкодоступная пища служит условием быстрого роста паразитов. Там, где позволяет пространство, например в кишечном тракте позвоночных, паразиты могут достигать очень больших размеров по сравнению с их свободноживущими родственниками. Так, человеческая и свиная аскариды – одни из наиболее крупных представителей класса нематод, а лентец широкий, бычий и свиной солитеры – гиганты среди плоских червей, достигающие в длину 8-12 м, тогда как самые крупные тропические турбеллярии не превышают 60 см. Размеры большинства свободноживущих инфузорий составляют 50-100 мкм, тогда как сожители жвачных *Entodinomorpha* достигают 200–500 мкм, а в некоторых случаях – 2–3 мм, например *Pycnothrix* из кишечника даманов.

Практически неограниченные пищевые ресурсы служат для паразитов также условием высокого потенциала их размножения, которое обеспечивает им вероятность заражения других хозяев.

Вторым важным экологическим преимуществом для обитателей живых организмов является их защищенность от непосредственного воздействия факторов внешней среды. Внутри хозяина его сожители практически не встречаются с угрозой высыхания, резкими колебаниями температур, значительными изменениями солевого и осмотического режимов и т. п. В особенно стабильных условиях существуют внутренние обитатели гомойотермных животных. Колебания условий внешней среды сказываются на внутренних паразитах и симбионтах лишь опосредованно, через организм хозяев.

Защищенность от внешних врагов, обилие легкоусвояемой пищи, относительная стабильность условий делают ненужной сложную дифференцировку тела, и поэтому

многие внутренние паразиты и симбионты характеризуются в эволюции вторичным упрощением строения, вплоть до потери целых систем органов. Так, ленточные черви, всасывающие переваренную хозяином пищу через покровы, отличаются отсутствием пищеварительной системы и редукцией нервной. Галловые клещи, живущие в тканях растений, проводят всю свою жизнь и даже размножаются на стадии эмбриона всего с двумя парами конечностей вместо свойственных всем паукообразным четырех пар.

Выход во внешнюю среду чаще всего чреват для паразитов многими опасностями, поэтому на той стадии жизненного цикла, которую паразиты проводят вне хозяина, у них развиваются различные защитные приспособления, позволяющие пережить этот критический период (толстые и многослойные оболочки яиц гельминтов, цисты кишечных амёб, ооцисты со спорами кокцидий, способность к анабиозу у ряда личинок нематод и т. п.). Если в жизненном цикле паразитов нет стадии выхода во внешнюю среду, как, например, у малярийного плазмодия, то таких защитных приспособлений не обнаруживается.

Основные экологические трудности, с которыми сталкиваются внутренние сожители живых организмов, – это ограниченность жизненного пространства для тканевых и особенно внутриклеточных обитателей, сложности снабжения кислородом, трудность распространения от одной особи хозяев к другим, а также защитные реакции организма хозяина против паразитов.

Живые организмы не только испытывают воздействия со стороны паразитов и симбионтов, но и энергично реагируют на них. Это сопротивление паразитам получило название *активного иммунитета*. Полноценные, здоровые особи растений и животных часто обладают действенными защитными приспособлениями, не позволяющими проникать в них патогенным организмам. Например, устойчивость хвойных деревьев к нападению стволовых вредителей (жуков-короедов, личинок златок, усачей и пр.) обеспечивается прежде всего выделением смолы, которая содержит соединения, токсические для этих насекомых. Ослабленные деревья теряют сопротивляемость, их заселяют насекомые, поражают грибы и другие потребители живых тканей. У животных защитной реакцией от вторжения посторонних организмов является выработка гуморального иммунитета – образование в крови хозяина специфических белковых веществ, антител, подавляющих паразитов. Выработка иммунитета стимулируется токсинами паразита и часто предохраняет от повторных заражений.

В ряде случаев организм хозяина отвечает на вторжение паразита разрастанием окружающих его тканей, образованием своеобразной капсулы, изолирующей паразита. Такие образования у животных называют *зооцецидиями*, а у растений – *галлами*. Иногда

такая изоляция приводит к гибели паразита. Например, личинки глист, проникающие под наружный слой мантии ряда пластинчатожаберных моллюсков, окружаются и замуровываются отложениями перламутра - возникает жемчужина. Чаще, однако, защитная роль зооцидиев ограничивается локализацией причиняемого *Mikiola fagi* вреда в определенном участке тела хозяина, а сами паразиты используют их как дополнительные защитные образования. Особенно наглядно это выражено в возникновении галлов у растений (рис. 57). Вызывающие их насекомые, клещи, нематоды и другие паразиты выделяют специальные вещества, стимулирующие преобразование тканей или целых органов растения в галлы с камерой внутри, в которой их обитатель надежно защищен от высыхания и врагов и обеспечен пищей.



Рис. 57. Разрезанный галл на листе бука с личинкой мушки-галлицы *Mikiola fagi*

Ограниченность жизненного пространства особенно сказывается на размерах и форме внутриклеточных паразитов и симбионтов. Так, грегарины, живущие в полости кишечника, – это крупные споровики со сложно расчлененной клеткой, тогда как кокцидии или малярийные плазмодии, являющиеся внутриклеточными паразитами, отличаются очень мелкими размерами и упрощенным внешним строением.

Недостаток кислорода в тканях и особенно в желудочно-кишечном тракте организмов-хозяев приводит к тому, что у многоклеточных обитателей внутриорганизменной среды вырабатывается преимущественно анаэробный тип обмена. Необходимая для работы клеток энергия высвобождается не за счет дыхания, а за счет разных видов брожения. У человеческой аскариды утрачены все ферменты дыхательного цикла, и кислород действует на червей как яд, что используется в медицинской практике. Однако целый ряд паразитов не утрачивает полностью способности к дыханию и может переключаться с анаэробного типа обмена на аэробный, например жгутиковые *Trichomonas*, эхинококк и др.

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

Громадная плодовитость, свойственная паразитам, получила название «закон большого числа яиц». Естественный отбор привел к развитию у паразитов гигантской яйцепродукции по сравнению со свободноживущими формами. Человеческая аскарида продуцирует в среднем 250 тыс. яиц за сутки, а за всю жизнь – свыше 50 млн. Масса яиц, отложенных одной самкой аскариды за год, в 1700 раз превышает ее собственную массу.

Подавляющее большинство яиц и зародышей паразитов гибнет, не попав в очередного хозяина или не выдержав воздействия различных факторов внешней среды. Только чрезвычайная плодовитость увеличивает шансы на выживание и завершение жизненного цикла хотя бы немногих потомков, поддерживая существование вида.

Приспособления к умножению потомства проявляются у ряда паразитов также в виде *партеногенеза*, *полиэмбрионии* (клетки одного делящегося яйца дают начало множеству зародышей), *бесполого размножения* (почкование у пузырчатых стадий ленточных червей). Это приводит к чередованию поколений – полового и партеногенетического или полового и бесполого.

У многих паразитов чередование поколений сочетается со сменой двух или более хозяев, так что одно поколение существует в одном хозяине, а другое – в другом. Партеногенетическое или бесполое размножение в промежуточном хозяине увеличивает шансы паразита на попадание в окончательного хозяина и завершение жизненного цикла. Многообразие и сложность жизненных циклов паразитов выработались как приспособление для передачи от одной особи хозяина к другой для распространения.

В ряде случаев паразиты сами становятся средой обитания других видов – возникает явление *гиперпаразитизма*. Двух– или даже трех– и четырехступенчатый паразитизм не так редок в природе. Например, многоядерные опалины, живущие в амфибиях, сами бывают иногда на 100 % заражены амебами, размножающимися внутри их клеток. В свою очередь, амебы, паразитирующие на опалинах, могут быть поражены грибом из рода *Sphaerita*. Много сверхпаразитов в классе насекомых. Например, для паразита капустной белянки наездника *Apanteles glomeratus* известно более 20 видов вторичных паразитов из перепончатокрылых.

В разных частях тела многоклеточного организма условия неоднородны. Хозяин выступает для своих обитателей как многообразная среда. Его паразиты и сожители

приспособились к жизни в определенных органах и тканях, они приурочены к определенному возрастному и физиологическому состоянию хозяина. Например, в Сибири в лиственницах тонкоусый еловый усач заселяет преимущественно прикомлевуую часть до высоты примерно 1 м, лиственничная златка осваивает ствол выше, до 4–5 м, продолговатый короед распространяется по всей его средней части, а вершину и ветви заселяют короед-гравер и заболонник Моравица. В пищеварительном тракте кролика одновременно могут паразитировать несколько видов кокцидий, каждый из которых локализуется в определенных частях кишечника: *Eimeria media* – в начальном отделе тонкой кишки, *E. irresidua* – в средней, а *E. magna* – в последней ее петле, *E. piriformis* – преимущественно в слепой кишке и т. д.

Фауна паразитов изменяется с возрастом хозяина. Увеличение его размеров, исчезновение личиночных органов и появление новых, смена сред обитания, метаморфоз, линьки – все это отражается на заселенности хозяина паразитами и симбионтами.

Большой круг паразитов обитает не внутри, а на поверхности тела хозяина. Последний в этом случае выступает лишь как часть внешней среды паразита, снабжая его пищей, предоставляя убежище, трансформируя микроклимат. Связь эктопаразита с хозяином может быть постоянной или временной. Для постоянных или длительно связанных с хозяином эктопаразитов одна из основных жизненно важных экологических задач – удержаться на теле хозяина. В связи с этим типичные эктопаразиты обычно характеризуются наличием мощных органов прикрепления – присосок, крючьев, коготков и т. п., которые независимыми путями развиваются у самых разных по происхождению видов.

Таким образом, паразиты, как и свободноживущие виды, обладают сложной системой приспособлений к своей среде обитания. Их строение и организация отражают специфику этой среды. У представителей разных групп, ведущих паразитический образ жизни, часто развиваются сходные типы приспособлений.

Глава 5. Адаптивные биологические ритмы

Одно из фундаментальных свойств живой природы – цикличность большинства происходящих в ней процессов. Вся жизнь на Земле, от клетки до биосферы, подчинена определенным ритмам. Природные ритмы для любого организма можно разделить на внутренние (связанные с его собственной жизнедеятельностью) и внешние (циклические изменения в окружающей среде).

Внутренние циклы. *Внутренние циклы* – это прежде всего физиологические ритмы организма. Ни один физиологический процесс не осуществляется непрерывно. Ритмичность обнаружена в процессах синтеза ДНК и РНК в клетках, в сборке белков, в работе ферментов, деятельности митохондрий. Определенному ритму подчиняются деление клеток, сокращение мышц, работа желез внутренней секреции, биение сердца, дыхание, возбудимость нервной системы, т. е. работа всех клеток, органов и тканей организма. При этом каждая система имеет свой собственный период. Изменить этот период действием факторов внешней среды можно лишь в узких пределах, а для некоторых процессов совсем нельзя. Такую ритмику называют *эндогенной*.

Все внутренние ритмы организма соподчинены, интегрированы в целостную систему и в конечном счете выступают как общая периодичность поведения организма. Ритмически осуществляя свои физиологические функции, организм как бы отсчитывает время. И для внешних, и для внутренних ритмов наступление очередной фазы зависит прежде всего от времени. Поэтому время выступает как один из важнейших экологических факторов, на который должны реагировать живые организмы, приспосабливаясь к внешним циклическим изменениям природы.

Внешние ритмы. Основные *внешние ритмы* имеют геофизическую природу, так как связаны с вращением Земли относительно Солнца и Луны относительно Земли. Под влиянием этого вращения множество экологических факторов на нашей планете, в особенности световой режим, температура, давление и влажность воздуха, атмосферное электромагнитное поле, океанические приливы и отливы и др., закономерно изменяются. Кроме того, на живую природу воздействуют и такие космические ритмы, как периодические изменения солнечной активности (рис. 58). Для Солнца характерен 11-летний и целый ряд других циклов. Изменения солнечной радиации существенно влияют на климат нашей планеты. Кроме циклического воздействия абиотических факторов, внешними ритмами для любого организма являются также закономерные изменения активности и поведения других живых существ.

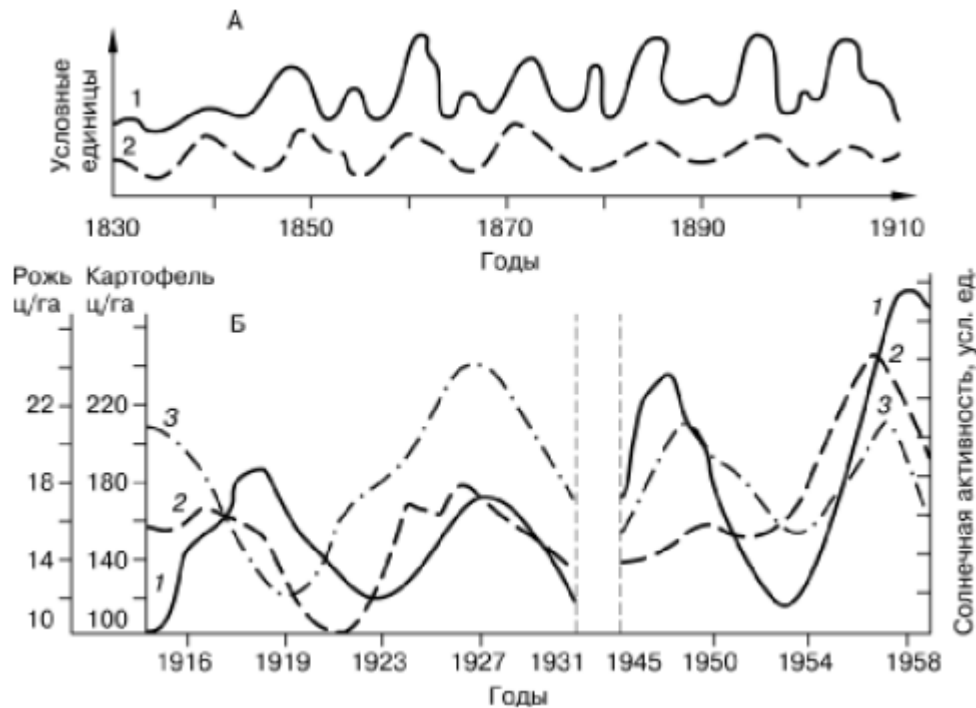


Рис. 58. Изменение некоторых биологических процессов в сопоставлении с ритмом солнечной активности (по В. Н. Ягодинскому, 1975): А – прирост деревьев в разных странах Европы (1) и солнечная активность (2); Б – солнечная активность (3) и средний урожай ржи (1) и картофеля (2) по данным опытной полевой станции ТСХА

Целый ряд изменений в жизнедеятельности организмов совпадает по периоду с внешними, геофизическими циклами. Это так называемые *адаптивные биологические ритмы* – суточные, приливо-отливные, равные лунному месяцу, годовые. Благодаря им самые важные биологические функции организма, такие, как питание, рост, размножение, совпадают с наиболее благоприятным для этого временем суток или года.

Адаптивные биологические ритмы возникли как приспособление физиологии живых существ к регулярным экологическим изменениям во внешней среде. Этим они отличаются от чисто физиологических ритмов, которые поддерживают непрерывную жизнедеятельность организмов – дыхания, кровообращения, деления клеток и т. д.

5.1. Суточный ритм

Суточный ритм обнаружен у разнообразных организмов, от одноклеточных до человека. У человека отмечено свыше 100 физиологических функций, затронутых суточной периодичностью: сон и бодрствование, изменение температуры тела, ритма сердечных сокращений, глубины и частоты дыхания, объема и химического состава мочи,

потоотделения, мышечной и умственной работоспособности и т. п. У амёб в течение суток изменяются темпы деления. У некоторых растений к определенному времени приурочены открывание и закрывание цветков, поднятие и опускание листьев, максимальная интенсивность дыхания, скорость роста coleoptily и т. д. (рис. 59).

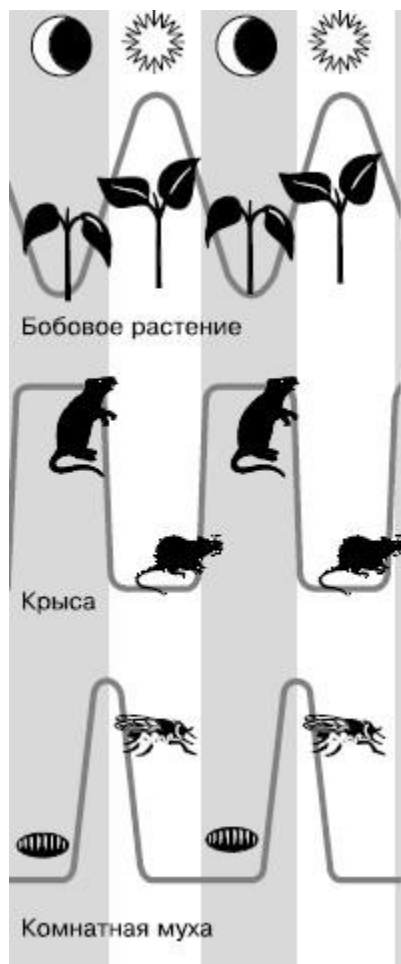


Рис. 59. Суточные ритмы активности организмов

По смене периодов сна и бодрствования животных делят на *дневных* и *ночных*. Ярко выражена дневная активность, например, у домашних кур, большинства воробьиных птиц, сусликов, муравьев, стрекоз. Типично ночные животные – ежи, летучие мыши, совы, кабаны, большинство кошачьих, травяные лягушки, тараканы и многие другие. Животные обычно активны в наиболее благоприятное для них время суток. Конкретные типы активности достаточно разнообразны (рис. 60). Некоторые виды имеют приблизительно одинаковую активность как днем, так и ночью, с чередованием коротких периодов бодрствования и покоя. Такой ритм называют **полифазным** (многие землеройки, ряд хищных и др.).

У ряда животных суточные изменения затрагивают преимущественно двигательную активность и не сопровождаются существенными отклонениями физиологических функций (например, у грызунов). Наиболее яркие примеры физиологических сдвигов в течение суток дают летучие мыши. Летом в период дневного покоя многие из них ведут себя как пойкилотермные животные. Температура их тела в это время почти равна температуре среды; пульс, дыхание, возбудимость органов чувств резко понижены. Чтобы взлететь, потревоженная мышь долго разогревается за счет химической теплопродукции. Вечером и ночью – это типичные гомойотермные млекопитающие с высокой температурой тела, активными и точными движениями, быстрой реакцией на добычу и врагов.

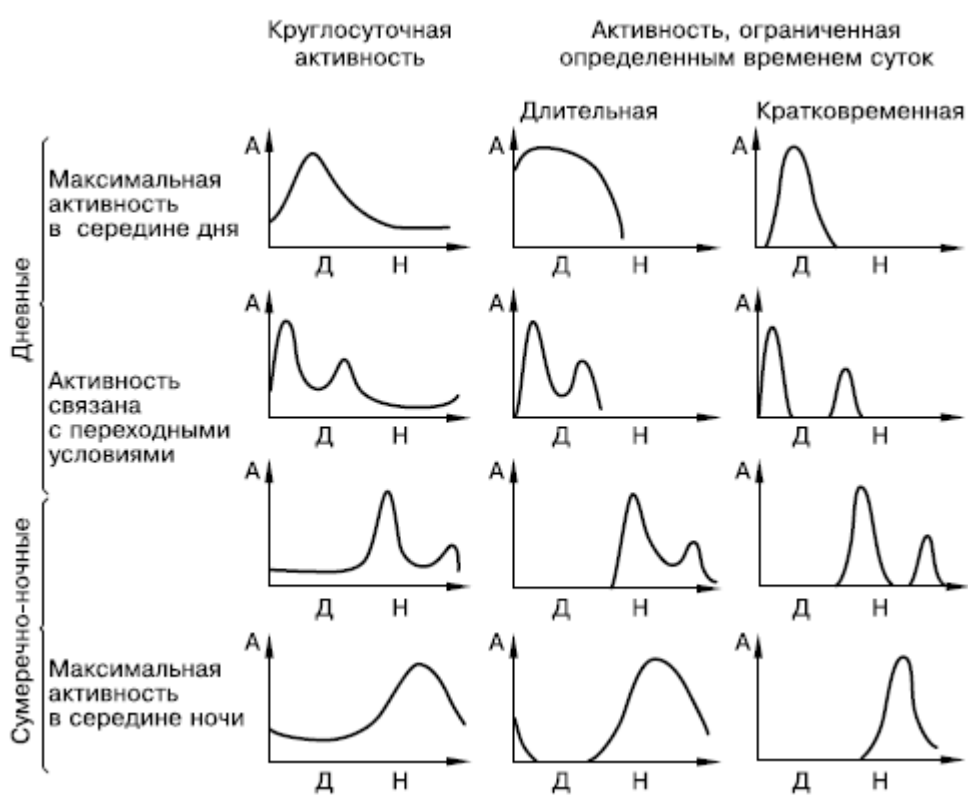


Рис. 60. Типы ритмов активности насекомых (по В. Б. Чернышеву, 1984): А – уровень активности; Д – день; Н – ночь

У одних видов периоды активности приурочены к определенному времени суток (рис. 61), у других могут сдвигаться в зависимости от обстановки (рис. 62). Так, открывание цветков шафрана зависит от температуры, соцветий одуванчика – от освещенности: в пасмурный день корзинки не раскрываются. Активность пустынных мокриц или жуков-чернотелок сдвигается на разное время суток в зависимости от температуры и влажности на поверхности почвы. Они выходят из норок либо рано утром

и вечером (*двухфазный цикл*), либо только ночью (*однофазный*), либо в течение всего дня.

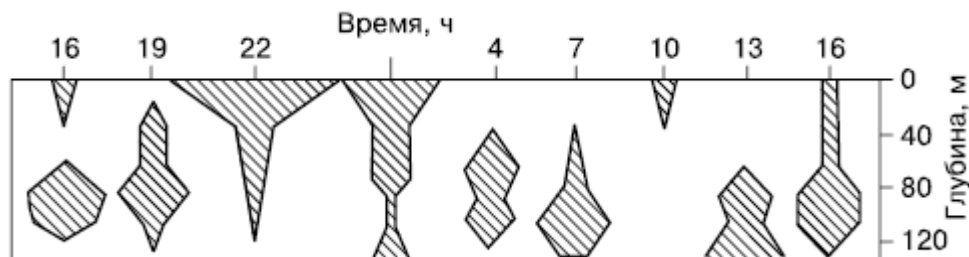


Рис. 61. Ежедневные вертикальные миграции самок веслоногого рачка *Calanus finmarchicus* (по Р. Дажо, 1975)

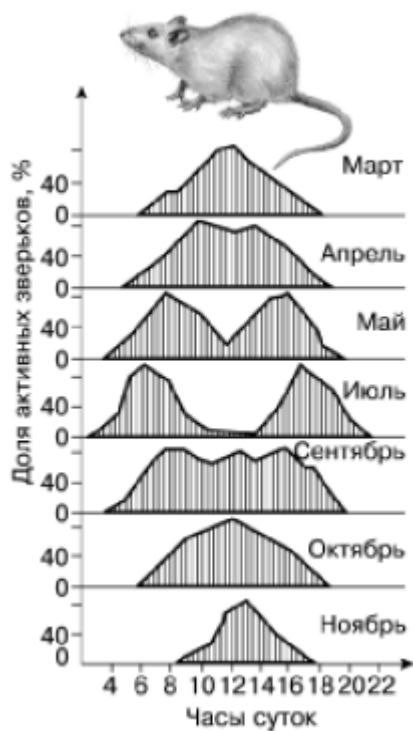


Рис. 62. Сезонные изменения суточной активности больших песчанок (по Н. П. Наумову, 1963)

Отличить эндогенные суточные ритмы от экзогенных, т. е. навязываемых внешней средой, можно в эксперименте. У многих видов при полном постоянстве внешних условий (температуры, освещенности, влажности и т. п.) продолжают длительное время сохраняться циклы, близкие по периоду к суточному. У дрозофил, например, такой эндогенный ритм прослеживается в течение десятков поколений. Таким образом, суточная цикличность жизнедеятельности переходит во врожденные, генетические свойства вида. Такие эндогенные ритмы получили итштициркадных (от лат. *circa* – около и *dies* – день,

сутки), так как длительность их неодинакова у разных особей одного вида, слегка отличаясь от среднего, 24-часового периода. При снятии внешней ритмики дня и ночи эндогенный ритм становится свобод-нотекущим и через некоторое время перестает совпадать с суточными изменениями (рис. 63).

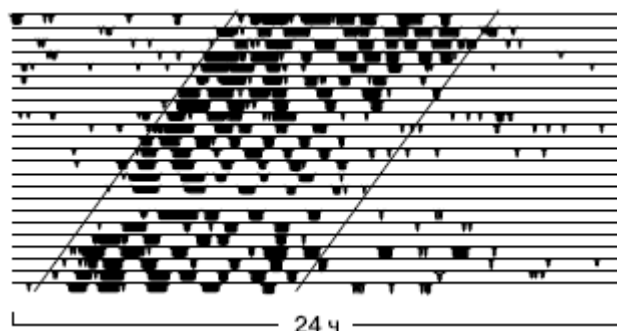


Рис. 63. Свободнотекущий (циркадный) ритм активности таракана в пашой темноте (по J. Aschoff, 1984). Горизонтальными линиями разделены отдельные сутки

Летяги, для которых характерна сумеречная активность, просыпаются вечером синхронно, в строго определенный час. В эксперименте, находясь в полной темноте, они сохраняют околосуточный ритм. Однако одни особи начинают свой «день» на несколько минут раньше; другие – на несколько минут позже обычного суточного цикла. Если, например, цир-кадный ритм короче суточного на 15 мин, то для такого зверька через три дня расхождение во времени с внешним ритмом составит 45 мин, через 10 дней – уже 2,5 ч и т. д. Поэтому все летяги через несколько суток просыпаются и начинают двигаться в совершенно разное время, хотя каждая сохраняет постоянство своего цикла. При восстановлении смены дня и ночи сои и бодрствование зверьков вновь синхронизируются. Таким образом, внешний (-уточный цикл регулирует продолжительность врожденных циркадных ритмов, согласуя их с изменением среды.

У человека циркадные ритмы изучались в различных ситуациях: в пещерах, герметических камерах, подводных плаваниях и т. п. Обнаружилось, что в отклонениях от суточного цикла у человека большую роль играют типологические особенности нервной системы. Циркадные ритмы могут быть различны даже у членов одной и той же семьи.

Известный стереотип поведения, обусловленный циркадным ритмом, облегчает существование организмов при суточных изменениях среды. Однако при расселении животных и растений и попадании их в географические условия с иной ритмикой дня и ночи слишком прочный стереотип может стать неблагоприятным. Поэтому расселительные возможности ряда видов ограничены глубоким закреплением их циркадных ритмов. Так, например, серые крысы отличаются от черных значительно большей пластичностью суточного цикла. У черных крыс он почти не поддается

перестройке, и вид имеет ограниченный ареал, тогда как серые крысы распространились практически по всему миру.

У большинства видов перестройка циркадного ритма возможна. Обычно она происходит не сразу, а захватывает несколько циклов и сопровождается рядом нарушений в физиологическом состоянии организма. Например, у людей, совершающих перелеты на значительные расстояния в широтном направлении, наступает десинхронизация их физиологического ритма с местным астрономическим временем. Организм сначала продолжает функционировать по-старому, а затем начинает перестраиваться. При этом чувствуется повышенная усталость, недомогание, желание спать днем и бодрствовать ночью. Адаптивный период продолжается от нескольких дней до двух недель.

Десинхронизация ритмов представляет важную медицинскую проблему в организации ночной и сменной работы лиц ряда профессий, в космических полетах, подводных плаваниях, работах под землей и т. п.

Циркадные и суточные ритмы лежат в основе способности организма чувствовать время. Эту способность живых существ называют «биологическими часами».

Ряду высокоорганизованных животных присуща сложная врожденная способность использовать ориентацию во времени для ориентации в пространстве. Птицы при длительных перелетах также постоянно корректируют направление по отношению к Солнцу или поляризованному свету неба, учитывая время суток. «Биологические часы» живых организмов ориентируют их не только в суточном цикле, но и в более сложных геофизических циклах изменений природы.

5.2. Приливно-отливные ритмы и синодические ритмы

Виды, обитающие на литорали, живут в условиях очень сложной периодичности внешней среды. На 24-часовой цикл колебания освещения и других факторов накладывается еще чередование приливов и отливов. В течение лунных суток (24 ч 50 мин) наблюдаются 2 прилива и 2 отлива, фазы которых смещаются ежедневно примерно на 50 мин. Сила приливов, кроме того, закономерно меняется в течение синодического, или лунного, месяца (29,5 солнечных суток). Дважды в месяц (новолуние и полнолуние) они достигают максимальной величины (так называемые *сизигийные приливы*).

Этой сложной ритмике подчинена жизнь организмов, обитающих в прибрежной зоне (рис. 64). Устрицы во время отлива плотно сжимают створки и прекращают питание. Периодичность открывания и закрывания раковины сохраняется у них длительное время и в аквариумах. Она постепенно изменяется, если переместить аквариум в другой

географический район, и в конце концов устанавливается в соответствии с новым расписанием приливов и отливов, хотя моллюски непосредственно не испытывают их действия. Опыты позволяют предполагать, что перестройка вызывается восприятием устрицами тех изменений состояния атмосферы, которые сопутствуют приливно-отливным явлениям.

Рыбка атерина, обитающая у берегов Калифорнии, использует в своем жизненном цикле высоту сизигийных приливов. В самый высокий прилив самки откладывают икру у кромки воды, закапывая ее в песчаный грунт. С отступлением воды икра остается созревать во влажном песке. Выход мальков происходит через полмесяца и приурочен к следующему высокому приливу.

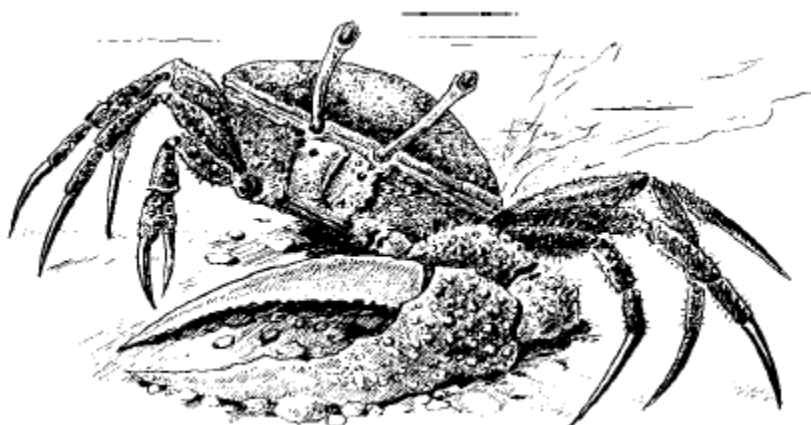


Рис. 64. Манящий краб. Охотится во время отлива, а приливы пережидает в норах, забивая их вход илом

Периодичность, равная лунному месяцу (синодический ритм), в качестве эндогенного ритма выявлена у ряда морских и наземных организмов. Она проявляется в приуроченности к определенным фазам Луны нерестования многощетинковых червей палоло, размножения японских морских лилий, роения ряда комаров-хируномид и поденок. В этих случаях достигается синхронизация активности, связанная с необходимостью оплодотворения. У ряда животных выявлена периодичность, равная лунному месяцу, в реакции на свет, на слабые магнитные поля, в скорости ориентации. У человека предполагается первоначальная связь менструальных циклов с синодическим месяцем, отмечены изменения склонности к кровотечениям у оперированных больных и т. п. Приспособительное значение большинства эндогенных лунных ритмов пока неизвестно.

5.3. Годичные ритмы

Годичные ритмы – одни из наиболее универсальных в живой природе. Закономерные изменения физических условий в течение года вызвали в эволюции видов множество самых разнообразных адаптаций к этой периодичности. Наиболее важные из них связаны с размножением, ростом, миграциями и переживанием неблагоприятных периодов года. У видов с коротким жизненным циклом годовой ритм закономерно проявляется в ряду поколений (например, цикломорфоз у дафний и коловраток).



Рис. 65. Сезонная изменчивость пера у глухаря: 1, 2 – зимнее; 3, 4 – летнее (из А. В. Михеева, 1999)

Сезонные изменения представляют собой глубокие сдвиги в физиологии и поведении организмов, затрагивающие их морфологию и особенности жизненного цикла (рис. 65). Приспособительный характер этих изменений очевиден: благодаря им такой ответственный момент в жизни вида, как появление потомства, оказывается приуроченным к наиболее благоприятному времени года, а переживание критических периодов происходит в наиболее устойчивом состоянии.

Чем резче сезонные изменения внешней среды, тем сильнее выражена годовая периодичность жизнедеятельности организмов. Осенний листопад, различные диапаузы, спячка, запасание жиров, сезонные линьки, миграции и т. п. развиты преимущественно в странах умеренного и холодного климатов, тогда как у обитателей тропиков сезонная периодичность в жизненных циклах выражена менее резко.

Годичные ритмы у многих видов эндогенны. Такие ритмы называются **цирканными** (лат. *annus* – год). Особенно это относится к циклам размножения. Так, животные Южного полушария, содержащиеся в зоопарках Северного, размножаются чаще всего зимой или осенью, в сроки, соответствующие весне и лету на их родине.

Австралийские страусы в заповеднике Аскания-Нова откладывали яйца зимой прямо на снег. Собака динго приносит щенков в декабре, когда в Австралии конец весны. С устойчивостью сроков размножения в годовом цикле приходится считаться при интродукции и акклиматизации видов.

Сильные оттепели зимой, заморозки летом обычно не нарушают сезонных изменений у растений и животных. Вместе с тем далеко не всегда точность протекания годового цикла имеет эндогенную природу. Например, семена ряда растений прорастают в строго определенное время года даже после экспериментально вызванного состояния полного анабиоза, который должен нарушить «отсчет времени» в организме. Следовательно, прорастание стимулируют какие-то изменения среды, связанные с геофизическими циклами.

В настоящее время интенсивно изучается реакция организмов на слабые геоэлектромагнитные поля, а также атмосферные приливы и отливы, которые закономерно меняются в циклах вращения Земли. Показано, что интенсивность ряда биологических процессов коррелирует с колебаниями этих тонких показателей состояния атмосферы в течение года, как, например, двигательная активность насекомых, скорость потребления кислорода клубнями картофеля и др.

Таким образом, наступление очередного этапа годичного цикла у живых организмов происходит частично в результате эндогенной ритмики, а частично вызывается колебаниями внешних факторов среды. Примечательно то, что годовая периодичность зависит не от непосредственно действующих на организм мощных экологических факторов (температуры, влажности и др.), которые подвержены сильной погодной изменчивости, а от второстепенных для жизнедеятельности свойств среды, которые, однако, очень закономерно изменяются в течение года. Приспособительный смысл этого явления в том, что кратковременные перемены погодных условий, их возможные значительные отклонения от нормы не меняют биологического ритма организмов, который остается синхронизованным с общим ходом изменений в природе в течение года.

Одним из наиболее точно и регулярно изменяющихся факторов среды является длина светового дня, ритм чередования темного и светлого периодов суток. Именно этот фактор служит большинству живых организмов для ориентации во времени года.

5.4. Фотопериодизм

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

Фотопериодическая реакция живых организмов имеет большое приспособительное значение, так как для подготовки к переживанию неблагоприятных условий или, наоборот, к наиболее интенсивной жизнедеятельности требуется довольно значительное время. Способность реагировать на изменение длины дня обеспечивает заблаговременные физиологические перестройки и пригнанность цикла к сезонным сменам условий. Ритм дня и ночи выступает как сигнал предстоящих изменений климатических факторов, обладающих сильным непосредственным воздействием на живой организм (температуры, влажности и др.). В отличие от других экологических факторов ритм освещения влияет лишь на те особенности физиологии, морфологии и поведения организмов, которые являются сезонными приспособлениями в их жизненном цикле. Образно говоря, фотопериодизм – это реакция организма на будущность.

Хотя фотопериодизм встречается во всех крупных систематических группах, он свойствен далеко не всем видам. Существует много видов с нейтральной фотопериодической реакцией, у которых физиологические перестройки в цикле развития не зависят от длины дня. У таких видов либо развиты другие способы регулирования жизненного цикла (например, озимость у растений), либо они не нуждаются в точном его регулировании. Например, там, где нет резко выраженных сезонных изменений, большинство видов не обладает фотопериодизмом. Цветение, плодоношение и отмирание листьев у многих тропических деревьев растянуто во времени, и на дереве одновременно встречаются и цветки и плоды. В умеренном климате виды, успевающие быстро завершить жизненный цикл и практически не встречающиеся в активном состоянии в неблагоприятные сезоны года, также не проявляют фотопериодических реакций, например многие многолетние эфемероидные растения и эфемеры.

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

У длиннодневных растений и животных увеличивающиеся весенний и раннелетний дни стимулируют ростовые процессы и подготовку к размножению. Укорачивающиеся дни второй половины лета и осени вызывают торможение роста и подготовку к зиме (рис. 66). Так, морозостойкость клевера и люцерны гораздо выше при выращивании растений на коротком дне, чем на длинном. У деревьев, растущих в городах близ уличных фонарей, осенний день оказывается удлиненным, в результате у них задерживается листопад и они чаще подвергаются обморожению.

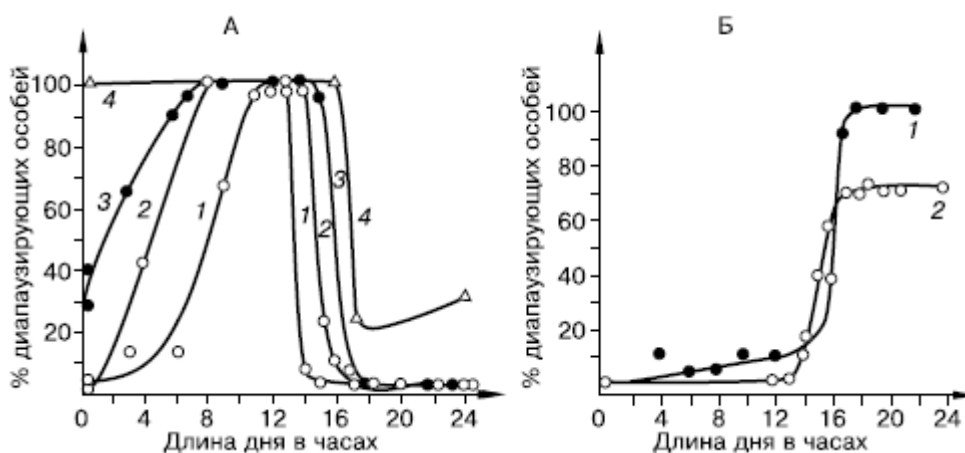


Рис. 66. Фотопериодическая реакция насекомых: А – длиннодневная:

1– листовертка *Laspeyresia molesta*;

2– белянка *Pieris brassicae*;

3– щавелевая совка *Acronycta rumicis*;

4– колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata*.

Б – короткодневная:

1– цикадка *Stenocranus minutus*;

2– тутовый шелкопряд *Bombyx mori*

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

Фотопериодизм насекомых может быть не только прямым, но и опосредованным. Например, у капустной корневой мухи зимняя диапауза возникает через воздействие

качества пищи, которое изменяется в зависимости от физиологического состояния растения.

Длина светлого периода суток, обеспечивающая переход в очередную фазу развития, получила название *критической длины дня* для этой фазы. По мере повышения географической широты критическая длина дня возрастает. Например, переход в диапаузу яблоневой листовёртки на широте 32° происходит при продолжительности светлого периода суток, равной 14 ч, 44° – 16 ч, 52° – 18 ч. Критическая длина дня часто служит препятствием для широтного передвижения растений и животных, для их интродукции.

Фотопериодизм растений и животных – наследственно закрепленное, генетически обусловленное свойство. Однако фотопериодическая реакция проявляется лишь при определенном воздействии других факторов среды, например в определенном интервале температур. При некотором сочетании экологических условий возможно естественное расселение видов в несвойственные им широты, несмотря на тип фотопериодизма. Так, в высокогорных притропических районах много растений длинного дня, выходцев из районов умеренного климата.

Для практических целей длину светового дня изменяют при выращивании культур в закрытом грунте, управляя продолжительностью освещения, увеличивают яйценоскость кур, регулируют размножение пушных зверей.

Средние многолетние сроки развития организмов определяются прежде всего климатом местности, именно к ним и приспособлены реакции фотопериодизма. Отклонения от этих сроков обуславливаются погодной обстановкой. При изменении погодных условий сроки прохождения отдельных фаз могут в определенных пределах изменяться. Это особенно сильно проявляется у растений и пойкилотермных животных. Так, растения, не набравшие необходимой суммы эффективных температур, не могут зацвести даже в условиях фотопериода, стимулирующих переход в генеративное состояние. Например, в Подмосковье береза зацветает в среднем 8 мая при накоплении суммы эффективных температур 75°C . Однако в годовых отклонениях сроки ее зацветания изменяются от 19 апреля до 28 мая. Гомойотермные животные отвечают на особенности погоды изменением поведения, сроков гнездования, миграций.

Изучением закономерностей сезонного развития природы занимается особая прикладная отрасль экологии – *фенология* (дословный перевод с греческого – наука о явлениях).

Согласно *биоклиматическому закону Хопкинса*, выведенному им применительно к условиям Северной Америки, сроки наступления различных сезонных явлений (фенодат) различаются в среднем на 4 дня на каждый градус широты, на каждые 5°

долготы и на 120 м высоты над уровнем моря, т. е. чем севернее, восточнее и выше местность, тем позже наступление весны и раньше – осени. Кроме того, фенологические даты зависят от местных условий (рельефа, экспозиции, удаленности от моря и т. п.). На территории Европы сроки наступления сезонных событий изменяются на каждый градус широты не на 4, а на 3 дня. Соединяя на карте точки с одинаковыми фенодатами, получают изолинии, отражающие фронт продвижения весны и наступления очередных сезонных явлений. Это имеет большое значение для планирования многих хозяйственных мероприятий, в частности сельскохозяйственных работ.

Глава 6. Адаптивная морфология организмов

Среди приспособлений животных и растений к среде немаловажную роль играют морфологические адаптации, т. е. такие особенности внешнего строения, которые способствуют выживанию и успешной жизнедеятельности организмов в обычных для них условиях. «Целесообразность» строения живых существ долго не могла получить материалистического объяснения. Ч. Дарвин, выдвигая теорию естественного отбора как главного фактора эволюции, обратил внимание на то, что результатом естественного отбора может быть не только нарастание различий между близкими видами, но и выработка у неродственных форм внешнего сходства, если эти виды ведут сходный образ жизни в близких условиях среды. Этот процесс получил название *конвергенции*. Конвергенция признаков у разных форм в наибольшей мере затрагивает те органы, которые находятся в непосредственном соприкосновении с внешней средой (рис. 67). Внутренние черты строения организмов, их общий план строения остаются при этом неизменными, отражая родство и происхождение видов.

Формообразующая роль факторов среды, т. е. влияние их на морфологию организмов, наглядно выступает при изучении роли влажности, температуры, движения воды и воздуха, плотности среды, объема пригодного для жизни пространства и др. Чем жестче физические условия среды, тем ограниченнее пути приспособления к ней. Одинаковые принципы освоения среды ведут к выработке сходных морфологических адаптаций у разных видов, даже сильно различающихся по плану своего строения.

На форму быстро движущегося в жидкости тела накладывают жесткие ограничения законы физики. На него действует лобовое сопротивление, которое зависит от природы жидкости, скорости движения, площади проекции тела перпендикулярно направлению движения и длины тела в направлении потока. Для жидкости с такой вязкостью и плотностью, как вода, лобовое сопротивление для тел одинакового объема минимально, если отношение длины к наибольшему диаметру равно примерно 4,5. Хорошие пловцы

среди животных обладают именно такими пропорциями, хотя достигают этого разными средствами. Плывущие кальмары так складывают щупальца, что тело становится торпедообразным, с оптимальным соотношением длины и диаметра, их скорость достигает 41 км/ч. У рыб большое значение имеет форма хвостового плавника; тюлени соединяют и вытягивают задние лапы. По пропорциям тела можно судить о максимально возможной скорости животного в воде (рис. 68). Дельфин-белобочка может плыть со скоростью 44 км/ч, тогда как тюлени, пропорции которых менее оптимальны, – не более 20 км/ч. Обтекаемость тела, таким образом, – необходимый путь приспособления к быстрому движению в воде.

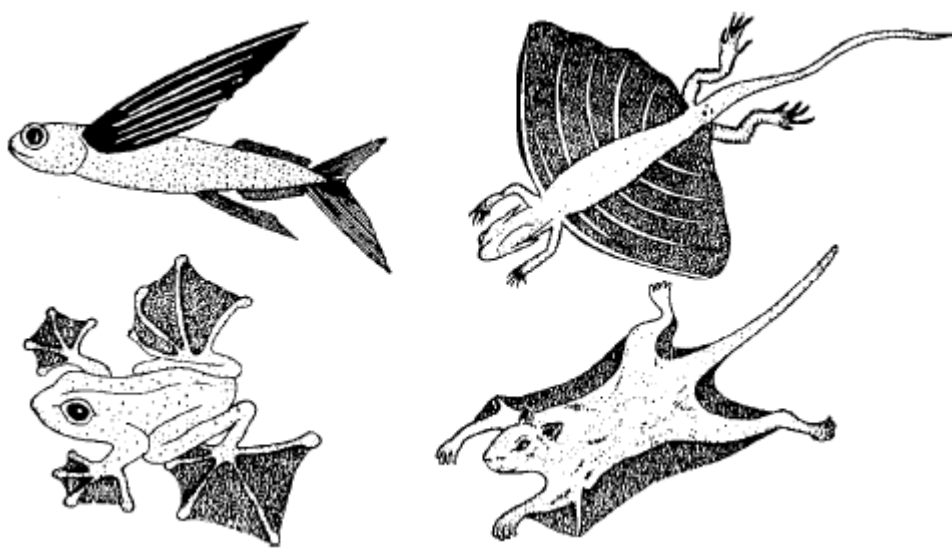


Рис. 67. Конвергентное развитие поверхностей у животных, способных к планирующему полету

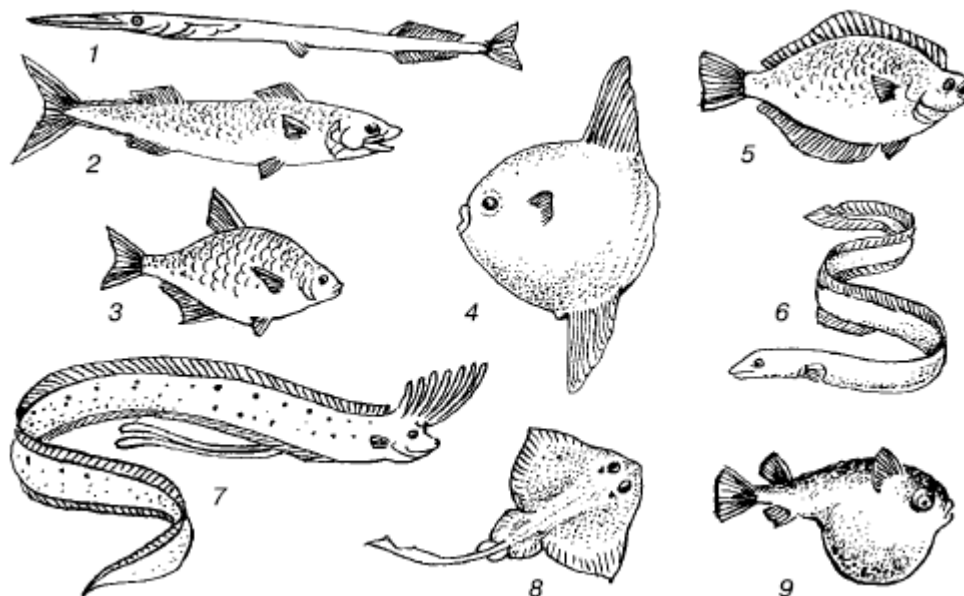


Рис. 68. Различные формы тела рыб (по Г. В. Никольскому, 1974): 1 – стреловидная (сарган); 2 – торпедовидная (скумбрия); 3 – сплюснутая с боков (лещ); 4 – тип луны-рыбы; 5 – тип камбалы, 6 – змеевидная (угорь); 7 – лентовидная (сельдяной король); 8 – плоская (скат); 9 – шаровидная (кузовок)

Среди самых разнообразных по внешнему облику планктонных организмов (одноклеточных водорослей, кишечнополостных, ракообразных, моллюсков, червей, личинок разных групп беспозвоночных, пелагической икры рыб и т. д. (см. рис. 39) мы встречаем три описанных выше способа приспособления к парению: 1) уменьшение объема тела; 2) развитие разнообразных выростов; 3) увеличение содержания в теле воды, жиров и газообразных продуктов. Во всех случаях достигается один эффект: уменьшение отношения массы тела к его площади, что обеспечивает уравнивание сил тяжести и трения о воду. Форма планктеров и здесь играет большую роль в обеспечении их образа жизни, но отвечает другим (по отношению к нектерам) требованиям законов физики – необходимости увеличения относительной поверхности тела. Это может достигаться разными путями: уменьшением размеров организмов, уплощением, удлинением, умножением числа различных выступов, щетинок и т. п.

Таким образом, общее число возможных морфологических приспособлений к одной и той же среде диктуется как ее свойствами, так и способами ее освоения.

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

6.1. Жизненные формы растений

Понятие жизненной формы зародилось при изучении растительного покрова. Сам термин вошел в науку только в конце XIX в., но большое разнообразие форм растений в природе, определяющих ландшафты разных территорий, привлекало ботаников еще в древности.

Древнегреческий ученый и философ, ученик и друг Аристотеля, Теофраст (Феофраст) более чем за три столетия до нашей эры в произведении «Исследования о растениях» систематизировал накопленные знания по морфологии растений, выделил деревья, кустарники, полукустарники, травы и описал их. **Деревья** он характеризовал как растения со стволом, **кустарники** – со множеством веток, отходящих прямо от корня, **полукустарники** – как растения, которые дают от корня много стеблей и множество веточек. **Травы** он объединял в группы по длительности жизни, характеру побегов,

листьев, корневых систем, наличие лукович и клубней. Он отмечал зависимость формы роста от климата, почвы, способов возделывания. Группы жизненных форм служили Теофрасту, как и многим ботаникам нового времени, основой для систематики растений.

Основоположник ботанической географии немецкий ученый А. Гумбольдт (1769–1859) в результате знакомства с растительностью разных континентов в начале XIX в. выделил сначала 16, а затем 19 «основных форм», различающихся физиономически: *пальмы, бананы, мальвовые и баобабовые, вересковые, кактусовые, орхидеи, казуариновые, ароидные, лианы, алоэ, злаки, папоротники, лилейные, ивовые, миртовые, меластомовые, хвойные, мимозовые, лотосовые*. Это не систематические группы. В основе выделения «основных форм» лежит сходство во внешнем облике. Форма злаков, например, включает осоки и представителей других семейств с узкими листьями. В форму алоэ включены агавы, ананас, панданусовые и др. Сходство внешнего облика разных растений Гумбольдт объяснял влиянием климатических, почвенных условий, высотой над уровнем моря и проч.

Термин «жизненная форма» предложен в 1884 г. датским ботаником Е. Вармингом. Под жизненной формой Варминг понимал «форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания». Из определения следует, что жизненная форма отражает приспособленность растения ко всему комплексу факторов внешней среды во все периоды его жизни.

Датский ботаник К. Раункиер рассматривал жизненные формы как результат приспособления растений к внешней среде. Решающее значение он придавал климату. В основу выделения жизненных форм Раункиер положил различия в приспособлении растений к переживанию неблагоприятного времени года. Эта приспособленность отражена в размещении почек или верхушек побегов по отношению к поверхности почвы (рис. 69).

Большой вклад в разработку учения о жизненных формах внесли и другие зарубежные и российские ученые. Как синонимы и близкие понятия в экологии растений употребляются термины «растительные формы», «формы роста», «биологический тип», «экобиоморфа», «эпиморфа».

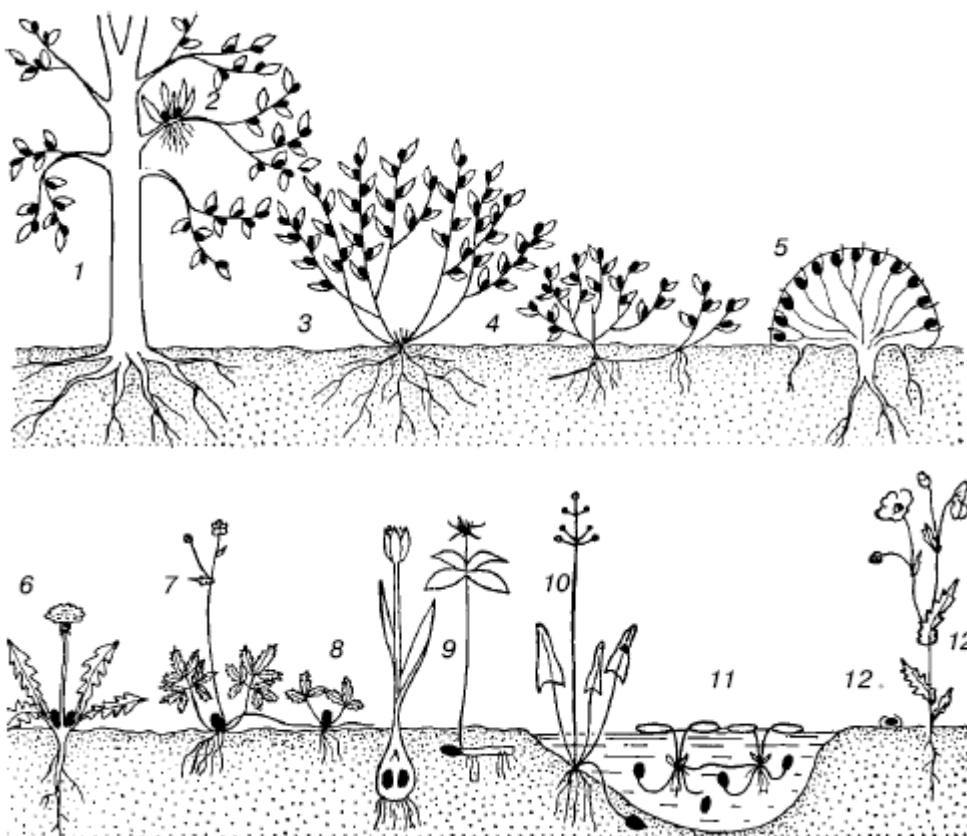


Рис. 69. Жизненные формы растений (по К. Раункиеру, 1907):

1–3– фанерофиты; 4–5 – хамефиты; 6–7 – гемикриптофиты; 8–11 – криптофиты; 12 – терофиты; 12a – семя с зародышем

Учение о жизненных формах особенно обогатили исследования И. Г. Серебрякова. Он дает следующее развернутое определение: «Жизненную форму у высших растений с эколого-морфологической точки зрения можно определить как своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их подземные органы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Исторически этот габитус развился в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям» (И. Г. Серебряков, 1964). По И. Г. Серебрякову, жизненную форму растения создает система его вегетативных органов. Жизненная форма – категория морфологическая и экологическая.

Классификации жизненных форм растений. Таких классификаций к настоящему времени было создано множество. Современными исследователями чаще других используются системы К. Раункиера и И. Г. Серебрякова.

Система К. Раункиера

К. Раункиер использовал для классификации жизненных форм растений единственный, но имеющий большое приспособительное значение признак – положение

почек возобновления по отношению к поверхности почвы. Сначала он разработал эту систему для растений Средней Европы, но затем распространил на растения всех климатических поясов.

Все растения Раункиер разделил на пять типов (1903), в которых позднее выделил подтипы (1907).

1. **Фанерофиты.** Почки возобновления или верхушки побегов расположены в течение неблагоприятного времени года более или менее высоко в воздухе и подвергаются всем превратностям погоды. Подразделяются на 15 подтипов по высоте растений, по ритму развития листвы, по степени защищенности почек, по консистенции стебля. Один из подтипов – эпифитные фанерофиты.

2. **Хамефиты.** Почки возобновления у поверхности почвы или не выше 20–30 см. Зимой прикрыты снежным покровом. Подразделяются на 4 подтипа.

3. **Гемикриптофиты.** Почки возобновления или верхушки побегов на поверхности почвы, часто прикрыты подстилкой. Включают три подтипа и более мелкие подразделения.

4. **Криптофиты.** Почки возобновления или верхушки побегов сохраняются в почве (геофиты) или под водой (гелофиты и гидрофиты). Подразделяются на 7 подтипов.

5. **Терофиты.** Переносят неблагоприятное время года только в семенах.

Раункиер считал, что жизненные формы складываются исторически как результат приспособления растений к климатическим условиям. Процентное распределение видов по жизненным формам в растительных сообществах на изучаемой территории он назвал **биологическим спектром**. Для разных зон и стран были составлены биологические спектры, которые могли служить индикаторами климата. Так, жаркий и влажный климат тропиков был назван «климатом фанерофитов», умеренно-холодные области имеют «климат гемикриптофитов», полярные страны – «климат хамефитов».

Критики воззрений Раункиера отмечают, что его типы жизненных форм слишком обширны и неоднородны: хамефиты включают растения с разным отношением к климату, их много как в тундрах, так и в полупустынях. И не только современный климат определяет спектр жизненных форм, но и комплекс почвенно-литологических условий, а также история формирования флоры и влияние человеческой культуры. Тем не менее классификация жизненных форм растений по Раункиеру остается популярной и продолжает модифицироваться.

Система И. Г. Серебрякова

Наиболее разработанной классификацией жизненных форм покрытосеменных и хвойных на основе эколого-морфологических признаков является система И. Г.

Серебрякова (1962, 1964). Она иерархична, в ней использована совокупность большого числа признаков в соподчиненной системе и приняты следующие единицы: отделы, типы, классы, подклассы, группы, подгруппы, иногда секции и собственно жизненные формы. Собственно жизненная форма является основной единицей экологической системы растений.

Под *жизненной формой* как единицей экологической классификации И. Г. Серебряков понимает совокупность взрослых генеративных особей данного вида в определенных условиях произрастания, обладающих своеобразным обликом, включая надземные и подземные органы. Им выделены 4 отдела жизненных форм.

1. Отдел А. *Древесные растения*. Включает 3 типа: деревья, кустарники, кустарнички.

2. Отдел Б. *Полудревесные растения*. Включает 2 типа – полукустарники и полукустарнички.

3. Отдел В. *Наземные травы*. Включает 2 типа: поликарпические и монокарпические травы.

4. Отдел Г. *Водные травы*. Включает 2 типа: земноводные травы, плавающие и подводные травы.

Выделение отделов основано на степени одревеснения надземных осей (древесные, полудревесные и травянистые растения), выделение типов – на относительной длительности жизни надземных осей или растений в целом. Классы в пределах типов выделяются на основании структуры побегов (лиановидные, ползучие, суккулентные и проч.), на основе специфики питания (сапрофиты и паразиты) или образа жизни (эпифиты). При характеристике собственно жизненной формы растений учитывается характер надземных побегов (удлиненные, укороченные, сильно ветвящиеся и образующие подушки, ползучие и т. п.), тип корневой системы (стержнекорневые, кистекорневые, корнеотпрысковые растения и т. п.), подземные побеги (короткие и длинные корневища, клубни, луковицы, столоны, каудексы и т. п.). Учитывается также общая длительность жизни и способность к повторному цветению (монокарпика и поликарпика) и др.

Рассмотрим положение конкретных растений в системе жизненных форм И. Г. Серебрякова.

Липа сердцевидная относится к отделу древесных растений, классу кронаобразующих с полностью одревесневшими удлиненными побегами, подклассу наземных, группе с подземными корнями, подгруппе прямостоячих, секции одноствольных (лесного типа), к листопадным деревьям.

Земляника лесная относится к отделу наземных трав, типу поликарпиков, классу травянистых поликарпиков с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, подклассу столонообразующих и ползучих, группе столонообразующих, подгруппе наземностолонных. Собственную жизненную форму земляники лесной можно характеризовать как короткокорневищное кистекарневое растение с розеточными побегами и надземными столонами.

И. Г. Серебряков отмечал недоработанность и незавершенность своей классификации вследствие слабой изученности жизненных форм растений разных сообществ, особенно дождевых тропических лесов. Габитус тропических деревьев определяется зачастую не только характером стволов и крон, но и корневыми системами, поэтому последние служат важным признаком при классификации жизненных форм деревьев. Травянистые растения имеют более короткую длительность надземных осей, разнообразные ритмы сезонного развития, разный характер надземных и подземных органов. Они часто вегетативно подвижны, обладают большой семенной продуктивностью, лучше деревьев приспособлены к освоению самых разнообразных местообитаний, иногда в очень суровых условиях. Поэтому разнообразие жизненных форм у наземных травянистых растений необыкновенно велико.

Разнообразие и изменчивость жизненных форм растений. И. Г. Серебряков наметил параллельные ряды жизненных форм покрытосеменных растений и предполагаемые связи между ними (рис. 70). В сходных условиях как среди древесных, так и травянистых растений конвергентно возникли лиановидные, подушковидные, стелющиеся и суккулентные формы. Например, подушковидные формы древесные и травянистые часто встречаются в условиях хорошего освещения, но при низких температурах воздуха и почвы, при крайней сухости почвы и низкой влажности воздуха, при частых и сильных ветрах. Они обычны в высокогорьях, тундрах, пустынях, на субантарктических островах и в других местах с подобным комплексом условий.

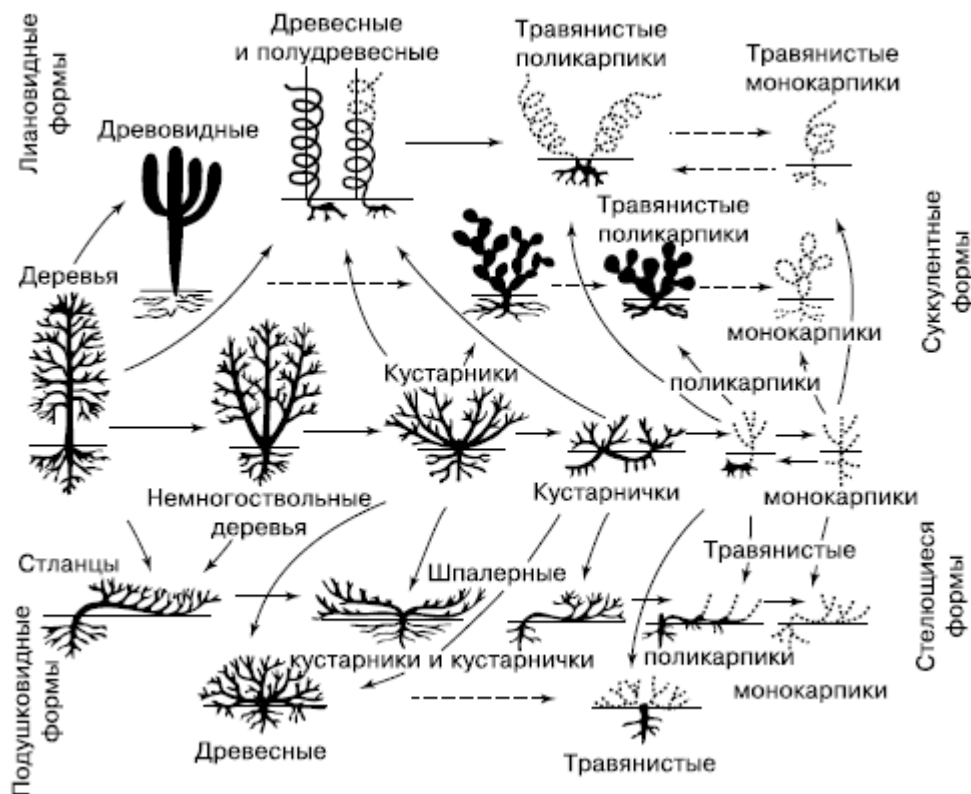


Рис. 70. Параллельные ряды жизненных форм покрытосеменных растений и их предполагаемые связи (по И. Г. Серебрякову, 1955)

Сходные жизненные формы возникли конвергентно в разных систематических группах. Например, в условиях аридного климата пустынь одна и та же жизненная форма стеблевых суккулентов у кактусов в Америке, у молочаев и стапелий в Африке. Одну жизненную форму могут иметь как близкородственные виды (например, у манжеток), так и виды из разных семейств. К жизненной форме рыхлокустовых дерновинных поликарпиков с мочковатой корневой системой можно отнести овсяницу луговую и тимофеевку луговую (злаки), ожику волосистую (ситниковые), осоку заячью (осоковые) и т. д.

В то же время один вид может иметь разные жизненные формы. Смена жизненных форм происходит у большинства растений в онтогенезе, так как по мере роста и развития габитус меняется иногда весьма существенно. У трав стержневая корневая система часто сменяется мочковатой, розеточные побеги – полурозеточными, каудекс из одноглавого превращается в многоглавый и т. д. Иногда габитус растения закономерно меняется по сезонам. У мать-и-мачехи и медуницы неясной весной от корневищ отходят удлиненные, с небольшими листьями генеративные побеги. В конце мая – начале июня после плодоношения они отмирают, а из почек на корневищах у этих же особей вырастают

укороченные розеточные вегетативные побеги с крупными листьями, фотосинтезирующими до осени. У безвременника великолепного каждую осень генеративное растение представлено клубнелуковицей и отходящим от нее цветком, а весной – олиственным побегом, на верхушке которого созревает плод коробочка. В подобных случаях можно говорить о *пульсирующих жизненных формах*.

Жизненная форма вида может меняться в пределах ареала в разных географических и экологических условиях. Многие виды деревьев на границах ареала образуют кустарниковые, нередко стелющиеся формы, например, ель обыкновенная на Крайнем Севере, ель сибирская на Южном Урале и в Хибинах.

Отдельные виды деревьев представлены разными жизненными формами в одних и тех же географических районах и даже в одних и тех же фитоценозах (рис. 71). Например, липа может быть представлена в фитоценозах: 1) одноствольным деревом; 2) порослеобразующим деревом; 3) немногоствольным деревом с 2–3 стволами; 4) многоствольным деревом – так называемое дерево-куст; 5) куртинообразующим деревом; 6) торчками одноствольными; 7) торчками многоствольными; 8) факультативным стлаником.

В центре ареала в оптимальных условиях – на Украине, в Тульской и Пензенской областях преобладают компактные жизненные формы липы, близ северо-восточной границы на Среднем Урале – стланиковые. Деревья-кусты появляются после рубки одноствольных деревьев и при повреждении главной оси морозами, вредителями. Факультативный стланик входит в подлесок, приурочен обычно к сильно затененным участкам, склонам и днищам оврагов. При улучшении световой обстановки стланик может перейти в кустовидную форму или стать куртинообразующим деревом. *Куртина* – это заросль, образовавшаяся из одного растения. *Торчки* – это угнетенные низкорослые растения, выросшие при недостатке света и влаги. У молодых растений отмирают верхушки лидирующих побегов, а затем и боковых. Прожив в таком состоянии 20–30 лет, торчки могут отмереть, так и не выйдя из травяного яруса, если условия освещения улучшаются, торчки могут образовать порослевые деревья.

Другие деревья – ильм, клен, граб, черемуха и некоторые кустарники – бересклеты, жимолость, свидина, лещина и другие, также имеют широкий спектр жизненных форм. В лесах Дальнего Востока лимонник китайский в разных экологических условиях растет то как лиана, то как наземный кустарник. У травянистых растений тоже часто наблюдается внутривидовое разнообразие жизненных форм.

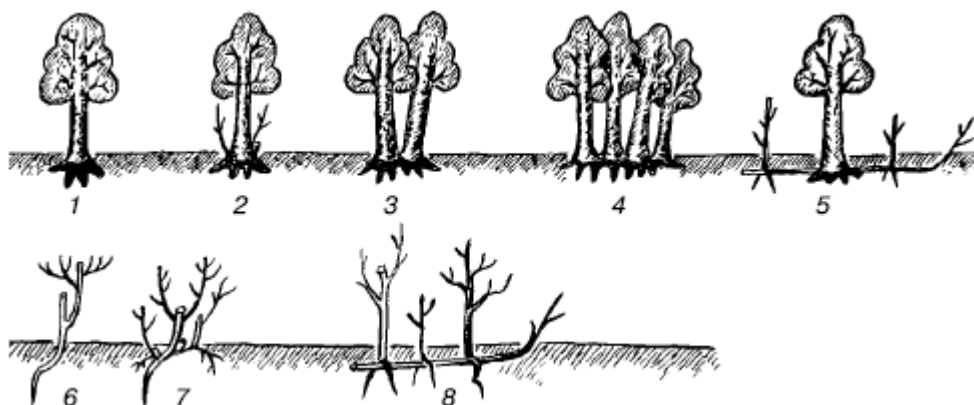


Рис. 71. Варианты жизненной формы у липы сердцевидной (по А. А. Чистяковой, 1978):

1 – одноствольное дерево; 2 – порослеобразующее дерево; 3 – немногоствольное; 4 – многоствольное; 5 – куртинообразующее дерево; 6 – одноствольный торчок; 7 – многоствольный торчок; 8 – факультативный стланик

6.2. Жизненные формы животных

Жизненные формы возникают как конвергентное сходство по многим признакам, составляющим в сумме общий габитус организмов, их внешний облик.

Классификации жизненных форм животных, как и растений, весьма разнообразны и зависят от принципов, которые кладут в их основу. На морфологии млекопитающих, по-видимому, в наибольшей степени сказывается характер их передвижения в разных средах. А. Н. Формозов выделил на этом основании **среди зверей** следующие адаптивные типы: 1) **наземные формы**; 2) **подземные** (землерои); 3) **древесные**; 4) **воздушные** и 5) **водные**. Между типами есть переходы.

В пределах каждой группы особенности поступательного движения и образа жизни формируют более специфические приспособительные формы. Так, наземные млекопитающие передвигаются в основном посредством ходьбы, бега и прыжков, что проявляется в их внешнем облике. Например, прыгающие животные: кенгуру, тушканчики, прыгунчики, кенгуровые крысы – отличаются компактным телом с удлиненными задними конечностями и значительно укороченными передними. Очень сильно развиты мышцы – разгибатели спины, увеличивающие мощность толчка. Длинный хвост играет роль балансира и руля, позволяющего резко изменять направление движения. Он служит также дополнительной точкой опоры. Сходный тип передвижения и внешний облик имели и некоторые вымершие динозавры мезозоя. Естественно, что, кроме общих

адаптивных признаков, каждый вид отличается деталями внешнего строения в зависимости от экологической специфики.

Жизненные формы отчетливо выделяются в пределах любой крупной таксономической группы животных, характеризующейся экологическим разнообразием видов (рис. 72, 73).

Во внешнем облике птиц в наибольшей мере проявляется приуроченность их к определенным типам местообитаний и характер передвижения при добывании пищи. В связи с этим различают птиц: 1) *древесной растительности*; 2) *открытых пространств суши*; 3) *болот и отмелей*; 4) *водных пространств*. В каждой из указанных групп выделяют специфические формы: а) добывающие пищу посредством лазания (многие голуби, попугаи, кукушки, дятловые, воробьиные); б) добывающие пищу в полете (в лесах – совы, козодои и др., на открытых пространствах – ржанковые, длиннокрылые, над водой – трубконосые и т. п.); в) кормящиеся при передвижении по земле (лесные – большинство куриных, казуары, киви и др., на открытых пространствах – страусы, нанду, журавлиные, на болотах и отмелях – голенастые, фламинго, некоторые воробьиные); г) добывающие пищу с помощью плавания и ныряния (пингвины, гагары, поганки, ряд трубконосых, большинство веслоногих и гусиных и др.).



Рис. 72. Форма тела жуков-карапузиков из различных местообитаний (вид сбоку и сверху, по W. Kuhnelt, 1970): 1 – из навоза; 2 – из-под коры деревьев

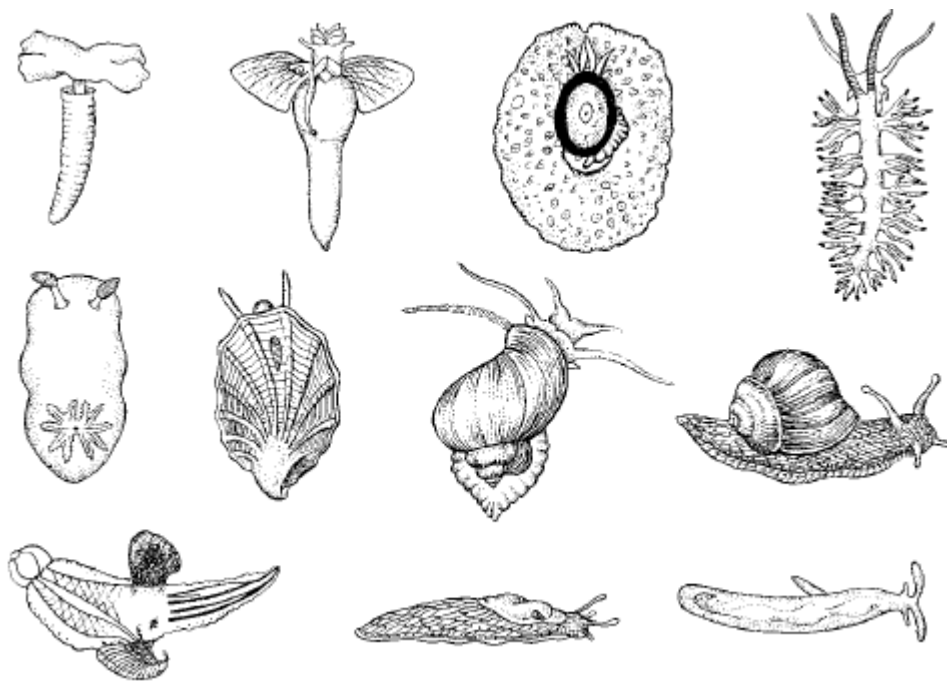


Рис. 73. Формы тела брюхоногих моллюсков, ведущих разный образ жизни

Жизненные формы таких **мелких почвенных членистоногих**, как **коллемболы**, выделяют на основе приуроченности их к определенным слоям почвенного профиля, так как в почве с глубиной резко меняется весь комплекс условий обитания: размеры полостей, освещенность, режим температуры и влажности и т. п.

Атмобионты – виды, населяющие верхние слои подстилки и способные подниматься на нижние части растений, характеризуются более крупными размерами, полностью развитыми глазами, относительно длинными придатками (антеннами, ногами и прыгательной вилкой), хорошо выраженной пигментацией. **Эуэдафические виды** – обитатели минеральных тонкопорозных слоев почвы – отличаются мелкими размерами, сильным укорочением придатков, редукцией вилки, полным отсутствием глаз и пигмента. **Гемиедафические формы** характеризуются промежуточными чертами: частичной редукцией глаз, рассеянным пигментом, укороченной вилкой и др. (рис. 74).

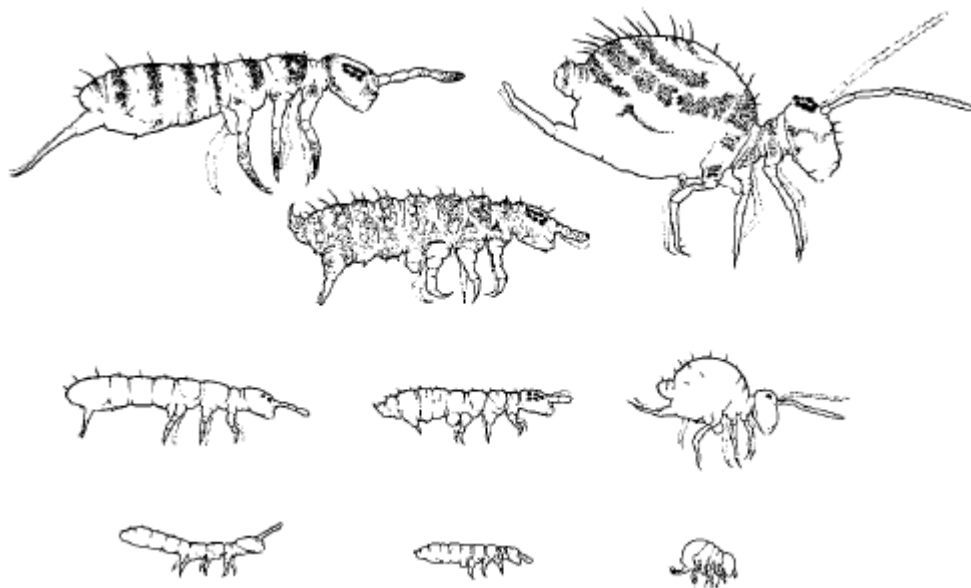


Рис. 74. Жизненные формы коллембол разных семейств (М. Б. Потапов)

Среди **саранчовых** по форме (конфигурация тела, структура головы, строение конечностей, летательного аппарата, тип покровительственной окраски) хорошо различаются **тамнобионты** – обитатели кустарников и деревьев; населяющие травянистый ярус **хортобионты**; жители надпочвенного слоя органических остатков **герпетобионты**; обитатели открытых участков грунта: **эремобионты** – на поверхности плотных глинистых почв, **псаммобионты** – на песках и **петробионты** – на каменистых участках с разреженной растительностью.

Сходные жизненные формы встречаются в сходных условиях жизни в разных зоогеографических областях и на разных материках (например, тушканчики Евразии, кенгуровые крысы Австралии, прыгунчики Африки). Жизненная форма наглядно свидетельствует об образе жизни вида.

Форма тела рыб, например, связана с тем, каким способом и с какой скоростью они передвигаются в воде – более плотной и вязкой среде, чем воздух. *Торпедовидный* тип тела имеют самые хорошие пловцы пелагиали (скумбрия, кефаль, лососи и др.). Виды со *стреловидной*, более вытянутой формой также приближаются к ним по скорости плавания в толще вод (сарган, щука). *Сплющенное с боков* тело – у рыб с меньшей скоростью, но такая форма позволяет хорошо маневрировать. Рыбы со *змеевидным* телом (угри, морские иглы и др.) обитают в зарослях. Морские коньки и тряпичники *имитируют водоросли* по форме. *Лентовидное* тело – сильно вытянутое и сплющенное с боков – у плохих пловцов (сельдяной король и т. п.). Рыбы, плавающие в придонных слоях, могут быть также *шаровидными* (кузовки), *сплющенными дорзовентрально* (скаты, морской черт).

Движение рыб обеспечивается либо изгибанием всего тела, либо, при неподвижном теле, колебательными движениями разных плавников.

Глава 7. Биоценозы

7.1. Понятие о биоценозе

Каждый организм живет в окружении множества других, вступает с ними в самые разнообразные отношения как с отрицательными, так и с положительными для себя последствиями и в конечном счете не может существовать без этого живого окружения. Связь с другими организмами – необходимое условие питания и размножения, возможность защиты, смягчения неблагоприятных условий среды, а с другой стороны – это опасность ущерба и часто даже непосредственная угроза существованию индивидуума. Всю сумму воздействий, которые оказывают друг на друга живые существа, объединяют названием *биотические факторы среды*.

Непосредственное живое окружение организма составляет его *биоценологическую среду*. Представители каждого вида способны существовать лишь в таком живом окружении, где связи с другими видами обеспечивают им нормальные условия жизни. Иными словами, многообразные живые организмы встречаются на Земле не в любом сочетании, а образуют определенные сожительства, или сообщества, в которые входят виды, приспособленные к совместному обитанию.

Группировки совместно обитающих и взаимно связанных видов называют *биоценозами* (от лат. «биос» – жизнь, «ценоз» – общий). Приспособленность членов биоценоза к совместной жизни выражается в определенном сходстве требований к важнейшим абиотическим условиям среды и закономерных отношениях друг с другом.

Понятие «биоценоз» – одно из важнейших в экологии. Этот термин был предложен в 1877 г. немецким гидробиологом К. Мёбиусом, изучавшим места обитания устриц в Северном море. Он установил, что устрицы могут жить лишь в определенных условиях (глубина, течения, характер грунта, температура воды, соленость и т. п.) и что вместе с ними постоянно обитает определенный набор других видов – моллюсков, рыб, ракообразных, иглокожих, червей, кишечнополостных, губок и т. п. (рис. 75). Все они связаны между собой и подвержены влиянию окружающих условий. Мёбиус обратил внимание на закономерность такого сожительства. «Наука, однако, не имеет слова, которым такое сообщество живых существ могло бы быть обозначено, – писал он. – Нет слова для обозначения сообщества, в котором сумма видов и особей, постоянно ограничиваемая и подвергающаяся отбору под влиянием внешних условий жизни благодаря размножению непрерывно владеет некоторой определенной территорией. Я

предлагаю термин «биоценоз» для такого сообщества. Всякое изменение в каком-либо из факторов биоценоза вызывает изменения в других факторах последнего».

По Мёбиусу, возможность видов длительно сосуществовать друг с другом в одном биоценозе представляет результат естественного отбора и сложилась в историческом развитии видов. Дальнейшее изучение закономерностей сложения и развития биоценозов привело к возникновению особого раздела общей экологии – *биоценологии*.

Масштабы биоценологических группировок организмов очень различны, от сообществ подушек лишайников на стволах деревьев или разлагающегося пня до населения целых ландшафтов: лесов, степей, пустынь и т. п.



Рис. 75. Биоценозы Черного моря (по С. А. Зернову, 1949):

А – биоценоз скал: 1 – краб *Pachygrapsis*; 2 – усоногие рачки *Balanus*; 3 – моллюск *Patella*; 4–5 – водоросли; 6 – мидии; 7 – актинии; 8 – морской ерш;

Б – биоценоз песка: 9– немеретины; 10 – черви *Saccosittus*; 11 – бокоплавцы; 12 – моллюски *Venus*; 13 – рыбы-султанки; 14 – камбалы; 15 – раки-отшельники;

В – биоценоз зарослей zostеры: 16– zostера; 17 – морские иглы; 18 – зеленушки; 19 – морские коньки; 20 – креветки;

Г – биоценоз устричника: 21– устрицы; 22 – морские гребешки;

Д – биоценоз мидиевого ила: 23– мидии; 24 – красная водоросль; 25 – красная губка *Suberites*; 26 – асцидия *Ciona*;

Е – биоценоз фазеолинового ила: 27– моллюск фазеолина; 28 – иглокожие амфиуры; 29 – моллюск *Trochopopsis*;

Ж – сероводородное царство бактерий;

З – биоценоз планктона открытого моря: 31– медуза и др.

Термин «биоценоз» в современной экологической литературе чаще употребляют применительно к населению территориальных участков, которые на суше выделяют по относительно однородной растительности (обычно по границам растительных ассоциаций), например биоценоз ельника-кисличника, биоценоз суходольного луга, сосняка-беломошника, биоценоз ковыльной степи, пшеничного поля и т. д. При этом имеется в виду вся совокупность живых существ – растений, животных, микроорганизмов, приспособленных к совместному обитанию на данной территории. В водной среде различают биоценозы, соответствующие экологическим подразделениям частей водоемов, например биоценозы прибрежных галечных, песчаных или илистых грунтов, абиссальных глубин, пелагические биоценозы крупных круговоротов водных масс и т. п.

По отношению к более мелким сообществам (населению стволов или листвы деревьев, моховых кочек на болотах, нор, муравейников, разлагающихся пней и т. д.) применяют разнообразные термины: «микросообщества», «биоценотические группировки», «биоценотические комплексы» и др.

Принципиальной разницы между биоценотическими группировками разных масштабов нет. Более мелкие сообщества входят составной, хотя и относительно автономной частью в более крупные, а те, в свою очередь, являются частями сообществ еще больших масштабов. Так, все живое население моховых и лишайниковых подушек на стволе дерева – это часть более крупного сообщества организмов, связанного с данным деревом и включающего его подкорковых и наствольных обитателей, население кроны, ризосферы и т. п. В свою очередь, эта группировка – лишь одна из составных частей лесного биоценоза. Последний входит в более сложные комплексы, образующие в

конечном счете весь живой покров Земли. Таким образом, организация жизни на биоценотическом уровне иерархична. С увеличением масштабов сообществ усиливается их сложность и доля не прямых, косвенных связей между видами.

Естественные объединения живых существ имеют собственные законы сложения, функционирования и развития, т. е. представляют собой природные системы.

Обсуждая общие принципы организации жизни на Земле, известный отечественный биолог В. Н. Беклемишев писал: «Все биоценотические ступени организации, от океанических и эпиконтинентальных комплексов до каких-нибудь микроскопических лишайников на стволе сосны – очень мало индивидуализированы, мало интегрированы, низко организованы, слабо замкнуты. Это расплывчатые, не очень определенные, часто трудно уловимые коллективные образования, сложно переплетенные между собой, незаметно переходящие друг в друга и тем не менее вполне реальные, существующие и действующие, которые нам надо понимать во всей их сложности и расплывчатости, что и составляет задачу биоценологии со всеми ее ответвлениями».

Таким образом, являясь, как и организмы, структурными единицами живой природы, биоценозы тем не менее складываются и поддерживают свою устойчивость на основе иных принципов. Они представляют собой системы так называемого каркасного типа, без особых управляющих и координирующих центров (как, например, нервная или гуморальная системы организмов), но также строятся на многочисленных и сложных внутренних связях, имеют закономерную структуру и определенные границы устойчивости.

Важнейшими особенностями систем, относящихся к надорганизменному уровню организации жизни, по классификации немецкого эколога В. Тишлера, являются следующие:

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

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

3. Если в целостном организме поддерживается постоянная координация, согласованность деятельности его органов, клеток и тканей, то надорганизменная система существует в основном за счет уравнивания противоположно направленных сил. Интересы многих видов в биоценозе прямо противоположны. Например, хищники –

антагонисты своих жертв, но тем не менее они существуют вместе, в рамках единого сообщества.

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

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

Эти особые принципы сложения надорганизменных систем вызвали длительную дискуссию экологов, и прежде всего геоботаников, о «континуальности» и «дискретности» растительного покрова, являющегося основой наземных биоценозов («континуум» – сплошное, непрерывное, «дискретный» – прерывистый). Сторонники концепции континуума обращают основное внимание на постепенность переходов одного фитоценоза в другой, отсутствие четких границ между ними. С их точки зрения, фитоценоз – достаточно условное понятие. В организации растительного сообщества определяющую роль играют факторы внешней среды и экологическая индивидуальность видов, не позволяющая им группироваться в четкие пространственные объединения. Внутри фитоценоза каждый вид ведет себя относительно независимо. С позиций континуальности виды встречаются вместе не потому, что приспособились друг к другу, а потому, что приспособились к общей среде. Любая вариация условий местообитания вызывает изменения состава сообщества.

Более ранняя концепция дискретности фитоценозов, которую выдвигал еще С. Г. Коржинский в начале становления фитоценологии, утверждала главными в организации растительного сообщества взаимоотношения растений, т. е. внутренние факторы. Ее современные сторонники, признавая наличие переходов между фитоценозами, считают, что растительные сообщества существуют объективно, а не являются условным выделением из непрерывного растительного покрова. Они обращают внимание на повторяемость одних и тех же комбинаций видов в сходных условиях, важную средообразующую роль наиболее значимых членов фитоценоза, влияющих на присутствие и распределение других растений.

С позиций современного системного подхода к организации живой природы становится очевидным, что обе непримиримые ранее точки зрения, как это часто бывало в истории науки, содержат рациональные элементы. Континуальность, как фундаментальное свойство надорганизменных систем, дополняется важной ролью

внутренних связей в их организации, которые, однако, проявляются в иной форме, чем в организмах.

7.2. Структура биоценоза

Структура любой системы – это закономерности в соотношении и связях ее частей. Структура биоценоза многопланова, и при изучении ее выделяют различные аспекты.

7.2.1. Видовая структура биоценоза

Различают понятия «видовое богатство» и «видовое разнообразие» биоценозов. **Видовое богатство** – это общий набор видов сообщества, который выражается списками представителей разных групп организмов. **Видовое разнообразие** – это показатель, отражающий не только качественный состав биоценоза, но и количественные взаимоотношения видов.

Различают бедные и богатые видами биоценозы. В полярных арктических пустынях и северных тундрах при крайнем дефиците тепла, в безводных жарких пустынях, в водоемах, сильно загрязненных сточными водами, – везде, где одни или сразу несколько факторов среды далеко уклоняются от среднего оптимального для жизни уровня, сообщества сильно обеднены, так как лишь немногие виды могут приспособиться к таким крайним условиям. Невелик видовой спектр и в тех биоценозах, которые часто подвергаются каким-либо катастрофическим воздействиям, например ежегодному затоплению при разливах рек или регулярному уничтожению растительного покрова при пахоте, применении гербицидов и других антропогенных вмешательствах. И наоборот, везде, где условия абиотической среды приближаются к оптимальным в среднем для жизни, возникают чрезвычайно богатые видами сообщества. Примерами их могут служить тропические леса, коралловые рифы с их многообразным населением, долины рек в аридных районах и т. д.

Видовой состав биоценозов, кроме того, зависит от длительности их существования, истории каждого биоценоза. Молодые, только формирующиеся сообщества обычно включают меньший набор видов, чем давно сложившиеся, зрелые. Биоценозы, созданные человеком (поля, сады, огороды), также беднее видами, чем сходные с ними природные системы (лесные, степные, луговые). Однообразие и видовую бедность агроценозов человек поддерживает специальной сложной системой агротехнических мер – достаточно вспомнить борьбу с сорняками и вредителями растений.

Однако даже самые обедненные биоценозы включают, по крайней мере, сотни видов организмов, принадлежащих к разным систематическим и экологическим группам. В агроценоз пшеничного поля, кроме пшеницы, входят, хотя бы в минимальном количестве, разнообразные сорняки, насекомые-вредители пшеницы и хищники, питающиеся фитофагами, мышевидные грызуны, беспозвоночные – обитатели почвы и напочвенного слоя, микроскопические организмы ризосферы, патогенные грибки и многие другие.

Почти все наземные и большинство водных биоценозов включают в свой состав и микроорганизмы, и растения, и животных. Однако в некоторых условиях формируются биоценозы, в которых нет растений (например, в пещерах или водоемах ниже фотической зоны), а в исключительных случаях – состоящие только из микроорганизмов (например, в анаэробной среде на дне водоемов, в гниющих илах, сероводородных источниках и т. п.).

Общее число видов в биоценозе подсчитать довольно сложно из-за методических трудностей учета микроскопических организмов и неразработанности систематики многих групп. Ясно, однако, что богатые видами природные сообщества включают тысячи и даже десятки тысяч видов, объединяемых сложной системой разнообразных взаимосвязей.

Сложность видового состава сообществ в значительной мере зависит от разнородности среды обитания. В таких местообитаниях, где могут найти для себя условия различные по экологическим требованиям виды, формируются более богатые по флоре и фауне сообщества. Влияние разнообразия условий на разнообразие видов проявляется, например, в так называемом *пограничном*, или *опушечном*, эффекте. Общеизвестно, что на опушках обычно пышнее и богаче растительность, гнездится больше видов птиц, встречается больше видов насекомых, пауков и т. п., чем в глубине леса. Здесь разнообразнее условия освещенности, влажности, температуры. Чем сильнее различия двух соседствующих биотопов, тем разнороднее условия на их границах и тем сильнее проявляется пограничный эффект. Видовое богатство сильно возрастает в местах контактов лесных и травянистых, водных и сухопутных сообществ и др. Проявление пограничного эффекта свойственно флоре и фауне промежуточных полос между контрастирующими природными зонами (лесотундра, лесостепь). Исключительное видовое богатство флоры европейской лесостепи В. В. Алехин (1882–1946) образно называл «курской флористической аномалией».

Разнородность среды создается как абиотическими факторами, так и самими живыми организмами. Каждый вид создает условия для закрепления в биоценозе и других видов, связанных с ним трофическими и топическими отношениями. Например, суслики,

осваивающие новые для них местообитания, могут привлечь туда хищников, для которых они служат привычной добычей, а также привнести около 50 видов своих паразитов и сотни видов норových сожителей. Для животных дополнительное разнообразие среды создает растительность. Чем сильнее она развита и чем больше расчленена, тем более многообразны микроклиматические условия в биоценозе, тем больше видов животных он может вместить.

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

Численность той или иной группы организмов в биоценозах сильно зависит от их размеров. Чем мельче особи видов, тем выше их численность в биотопах. Так, например, в почвах обилие простейших исчисляется многими десятками миллиардов на квадратный метр, нематод – несколькими миллионами, клещей и коллембол – десятками или сотнями тысяч, дождевых червей – десятками или сотнями особей. Численность роющих позвоночных – мышевидных грызунов, кротов, землероек рассчитывают уже не на квадратные метры, а на гектары площади.

Размерность видов, входящих в состав природных биоценозов, различается в гигантских масштабах. Например, киты превосходят бактерий в 5 млн раз по длине и в $3 \cdot 10^{20}$ – по объему. Даже в пределах отдельных систематических групп такие различия очень велики: если сравнить, например, гигантские деревья и мелкие травы в лесу, крохотных землероек и крупных млекопитающих – лося, бурого медведя и т. п. Разноразмерные группы организмов живут в биоценозе в разных масштабах пространства и времени. Например, жизненные циклы одноклеточных могут протекать в пределах часа, а жизненные циклы крупных растений и животных растянуты на десятки лет. Жизненное пространство такого насекомого, как галлица, может ограничиваться замкнутым галлом на одном листе растения, тогда как более крупные насекомые – пчелы собирают нектар в радиусе километра и более. Северные олени регулярно мигрируют в пределах сотен и даже более тысячи километров. Некоторые перелетные птицы живут в обоих полушариях Земли, преодолевая ежегодно десятки тысяч километров. С одной стороны, природные биоценозы представляют собой сосуществование разных размерных миров, а с другой – наиболее тесные связи осуществляются в них именно среди организмов разных размеров.

Естественно, что во всех биоценозах численно преобладают самые мелкие формы – бактерии и другие микроорганизмы. Поэтому при сравнении разноразмерных видов показатель доминирования по численности не может отразить особенности сообщества. Его рассчитывают не для сообщества в целом, а для отдельных группировок, в пределах которых разницей в размерах отдельных форм можно пренебречь. Такие группировки могут быть выделены по разным признакам: систематическому (птицы, насекомые, злаки, сложноцветные), эколого-морфологическому (деревья, травы) либо непосредственно по размерному (микрофауна, мезофауна и макрофауна почв, микроорганизмы в целом и т. п.). Сопоставляя общие характеристики разнообразия, количественные отношения наиболее массовых видов в пределах разных размерных групп, обилие редких форм и другие показатели, можно получить удовлетворительное представление о специфике видовой структуры сравниваемых биоценозов.

Виды одного размерного класса, входящие в состав одного биоценоза, сильно различаются по численности (рис. 76). Одни из них встречаются редко, другие настолько часто, что определяют внешний облик биоценоза, например ковыль в ковыльной степи или кислица в ельнике-кисличнике. В каждом сообществе можно выделить группу основных, наиболее многочисленных в каждом размерном классе видов, связи между которыми, по существу, являются определяющими для функционирования биоценоза в целом.

Виды, преобладающие по численности, являются *доминантами* сообщества. Например, в наших еловых лесах среди деревьев доминирует ель, в травяном покрове – кислица и другие виды, в птичьем населении – королек, зарянка, пеночка-теньковка, среди мышевидных грызунов – рыжая и красно-серая полевки и т. д.

Доминанты господствуют в сообществе и составляют «видовое ядро» любого биоценоза (рис. 77). Доминантные, или массовые, виды определяют его облик, поддерживают главные связи, в наибольшей мере влияют на местообитание. Обычно типичные наземные биоценозы называют по доминирующим видам растений: сосняк-черничник, березняк волосистоосоковый и т. п. В каждом из них доминируют и определенные виды животных, грибов и микроорганизмов.

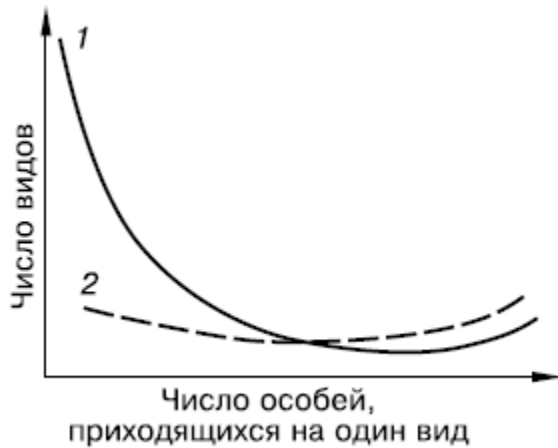


Рис. 76. Зависимость между числом видов в сообществе и числом особей, приходящихся на один вид (по Ю. Одуму, 1975): 1, 2— разные типы сообществ

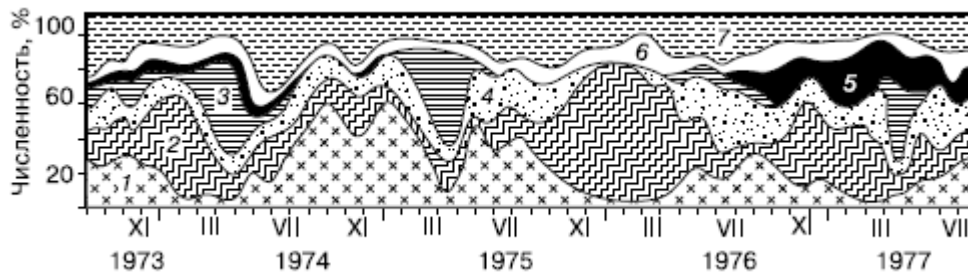


Рис. 77. Видовая структура сообщества коллембол на протяжении 5 лет (по Н. А. Кузнецовой, А. Б. Бабенко, 1985).

Общее видовое богатство – 72 вида. Доминанты: 1– *Isotoma notabilis*; 2 – *Folsomia fimetarioides*; 3 – *Sphaeridia pumilis*; 4 – *Isotomiella minor*; 5 – *Friesea mirabilis*; 6 – *Onychiurus absoloni*; 7 – прочие виды

Однако не все доминантные виды одинаково влияют на биоценоз. Среди них выделяются те, которые своей жизнедеятельностью в наибольшей степени создают среду для всего сообщества и без которых поэтому существование большинства других видов невозможно. Такие виды называют **эдификаторами** (буквальный перевод с латинского – строители) (рис. 78). Удаление вида-эдификатора из биоценоза обычно вызывает изменение физической среды, в первую очередь микроклимата биотопа.



Рис. 78. Мадрепоровые кораллы – главные эдификаторы коралловых рифов, определяющих условия жизни для тысяч видов гидробионтов

Основными эдификаторами наземных биоценозов выступают определенные виды растений: в еловых лесах – ель, в сосновых – сосна, в степях – дерновинные злаки (ковыль, типчак и др.). Однако в некоторых случаях эдификаторами могут быть и животные. Например, на территориях, занятых колониями сурков, именно их роющая деятельность определяет в основном и характер ландшафта, и микроклимат, и условия произрастания растений. В морях типичные эдификаторы среди животных – рифообразующие коралловые полипы.

Кроме относительно небольшого числа видов-доминантов, в состав биоценоза входит обычно множество малочисленных и даже редких форм. Наиболее часто встречающееся распределение видов по их обилию характеризует кривая Раункиера (рис. 79). Резкий подъем левой части кривой свидетельствует о преобладании в сообществе малочисленных и редких видов, а небольшой подъем правой – о наличии некоторой группы доминантов, «видового ядра» сообщества.

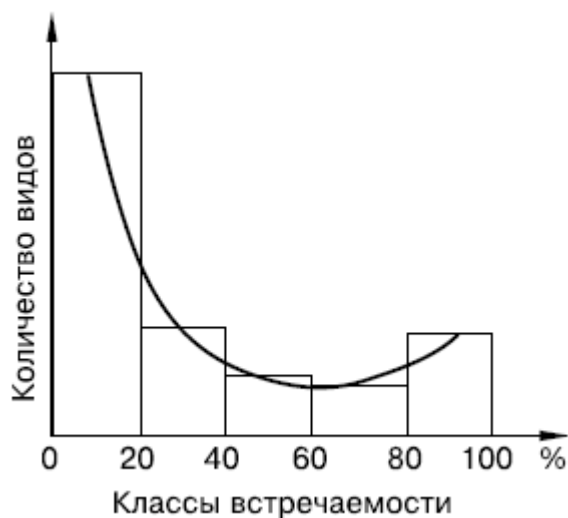


Рис. 79. Соотношение количества видов с разной встречаемостью в биоценозах и кривая Раункиера (по П. Грейг-Смиту, 1967)

Редкие и малочисленные виды также очень важны для жизни биоценоза. Они создают его видовое богатство, увеличивают разнообразие биоценологических связей и служат резервом для пополнения и замещения доминантов, т. е. придают биоценозу устойчивость и обеспечивают надежность его функционирования в разных условиях. Чем больше резерв подобных «второстепенных» видов в сообществе, тем больше вероятность того, что среди них найдутся такие, которые смогут выполнить роль доминантов при любых изменениях среды.

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

Чем специфичнее условия среды, тем беднее видовой состав сообщества и тем выше может быть численность отдельных видов. Эта закономерность получила название **правила А. Тинемана**, по имени немецкого ученого, изучавшего особенности видовой структуры сообществ в 30-е годы прошлого века. В бедных видами биоценозах численность отдельных видов может быть чрезвычайно высокой. Достаточно вспомнить вспышки массового размножения леммингов в тундрах или насекомых-вредителей в агроценозах (рис. 80). Подобную закономерность можно проследить в сообществах самого разного масштаба. В буртах свежего конского навоза, например, почти анаэробная обстановка, много аммиака и других токсичных газов, высокая температура за счет деятельности микроорганизмов, т. е. создаются резко специфичные, отклоняющиеся от

обычной нормы условия жизни для различных животных. В таких буртах видовой состав беспозвоночных вначале крайне беден. Развиваются личинки мух-дрозофил, и размножаются немногие виды нематод-сапрофагов (семейство Rhabditidae) и хищных гамазовых клещей (род Parasitus). Но зато все эти виды чрезвычайно многочисленны, редких форм почти нет. В подобных случаях кривая, описывающая распределение видов по их численности, имеет сильно сглаженную левую часть (как на рис. 76). Такие сообщества неустойчивы и отличаются резкими колебаниями обилия отдельных видов.

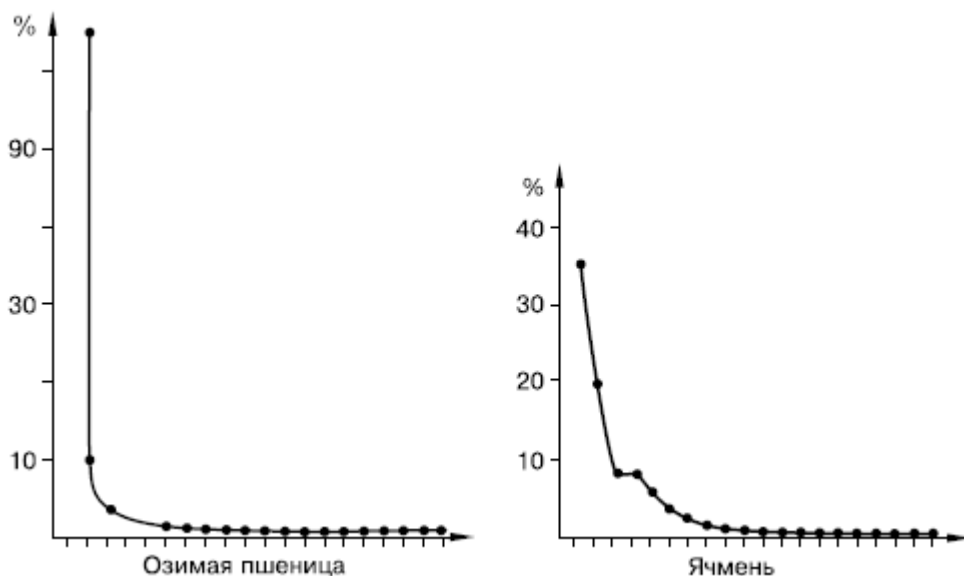


Рис. 80. Структура доминирования в сообществе насекомых стеблестоя зерновых на полях (по Н. И. Куликову, 1988). На оси абсцисс – виды в порядке убывания численности

Постепенно, по мере разложения навоза и смягчения условий среды, видовое разнообразие беспозвоночных нарастает, при этом заметно снижается относительная и абсолютная численность массовых форм.

В наиболее богатых биоценозах практически все виды малочисленны. В тропических лесах редко можно встретить рядом несколько деревьев одной породы. В таких сообществах не происходит вспышек массового размножения отдельных видов, биоценозы отличаются высокой стабильностью. Кривая, отражающая видовую структуру такого типа, имела бы на рис. 76 особенно крутую левую часть.

Таким образом, даже самый общий анализ видовой структуры может дать достаточно много для целостной характеристики сообщества. Разнообразие биоценоза тесно связано с его устойчивостью. Деятельность человека сильно сокращает

разнообразие в природных сообществах. Это вызывает необходимость предвидеть ее последствия и принимать меры для поддержания природных систем.

Количественные характеристики вида в биоценозе. Для оценки роли отдельного вида в видовой структуре биоценоза используют разные показатели, основанные на количественном учете. **Обилие вида** – это число особей данного вида на единицу площади или объема занимаемого пространства, например число мелких ракообразных в 1 дм³ воды в водоеме или число птиц, гнездящихся на 1 км² степного участка, и т. п. Иногда для расчета обилия вида вместо числа особей используют значение их общей массы. Для растений учитывают также проективное обилие, или покрытие площади. **Частота встречаемости** характеризует равномерность или неравномерность распределения вида в биоценозе. Она рассчитывается как процентное отношение числа проб или учетных площадок, где встречается вид, к общему числу таких проб или площадок. Численность и встречаемость вида не связаны прямой зависимостью. Вид может быть многочисленным, но с низкой встречаемостью или малочисленным, но встречающимся довольно часто. **Степень доминирования** – показатель, отражающий отношение числа особей данного вида к общему числу всех особей рассматриваемой группировки. Так, например, если из 200 птиц, зарегистрированных на данной территории, 80 составляют зяблики, степень доминирования этого вида среди птичьего населения равна 40 %.

Для оценки количественного соотношения видов в биоценозах в современной экологической литературе часто используют **индекс разнообразия**, вычисляемый по формуле Шеннона:

$$H = - \sum P_i \log_2 P_i,$$

где Σ – знак суммы, p_i – доля каждого вида в сообществе (по численности или массе), а $\log_2 p_i$ – двоичный логарифм p_i .

7.2.2. Пространственная структура биоценоза

Тот участок абиотической среды, которую занимает биоценоз, называют **биотопом**, т. е., иначе, битоп – место обитания биоценоза (от лат. *биос* – жизнь, *топос* – место).

Пространственная структура наземного биоценоза определяется прежде всего сложением его растительной части – фитоценоза, распределением наземной и подземной массы растений.

При совместном обитании растений, разных по высоте, фитоценоз часто приобретает четкое **ярусное сложение**: ассимилирующие надземные органы растений и подземные их части располагаются в несколько слоев, по-разному используя и изменяя

среду. Ярусность особенно хорошо заметна в лесах умеренного пояса. Например, в еловых лесах четко выделяются древесный, травяно-кустарничковый и моховый ярусы. Пять или шесть ярусов можно выделить и в широколиственном лесу: первый, или верхний, ярус образован деревьями первой величины (дуб черешчатый, липа сердцевидная, клен платановидный, вяз гладкий и др.); второй – деревьями второй величины (рябина обыкновенная, дикие яблони и груша, черемуха, ива козья и др.); третий ярус составляет подлесок, образованный кустарниками (лещина обыкновенная, крушина ломкая, жимолость лесная, бересклет европейский и др.); четвертый состоит из высоких трав (борщиг, бор развесистый, чистец лесной и др.); пятый ярус сложен из трав более низких (сныть обыкновенная, осока волосистая, пролесник многолетний и др.); в шестом ярусе – наиболее низкие травы, такие, как копытень европейский. Подрост деревьев и кустарников может быть разного возраста и разной величины и не образует особых ярусов. Наиболее многоярусны дождевые тропические леса, наименее – искусственные лесные насаждения (рис. 81, 82).

В лесах всегда есть и *межъярусные (внеярусные) растения* – это водоросли и лишайники на стволах и ветвях деревьев, высшие споровые и цветковые эпифиты, лианы и др.



Рис. 81. Многоярусный дождевой тропический лес Центральной Амазонки.
Растительность полосы длиной 20 м и шириной 5 м

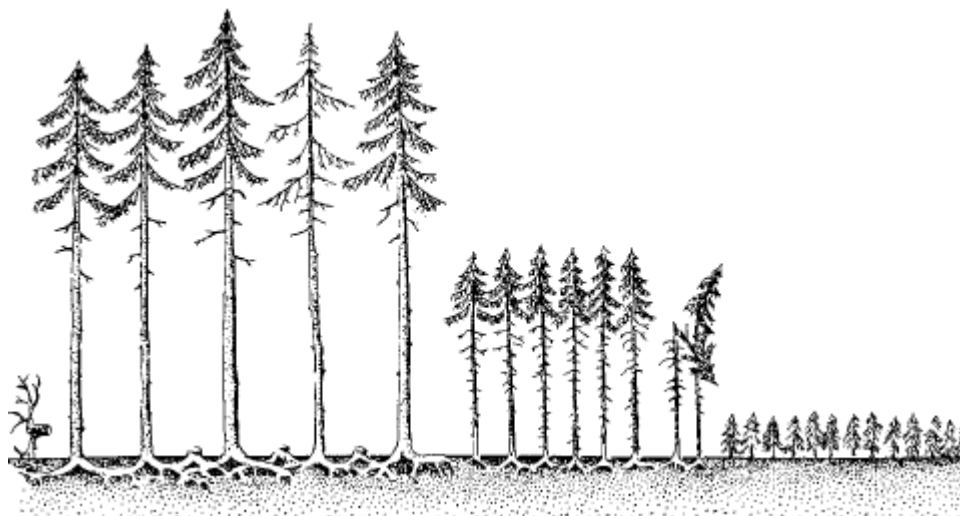


Рис. 82. Одноярусный саженый еловый лес. Монокультуры разного возраста

Ярусность позволяет растениям более полно использовать световой поток: под пологом высоких растений могут существовать теневыносливые, вплоть до тенелюбивых, перехватывая даже слабый солнечный свет.

Ярусность выражена и в травянистых сообществах (лугах, степях, саваннах), но не всегда достаточно отчетливо (рис. 83). Кроме того, в них обычно выделяют меньше ярусов, чем в лесах. Впрочем, и в лесах иногда насчитываются всего два четко выраженных яруса, например в бору-беломошнике (древесный, образованный сосной, и напочвенный – из лишайников).

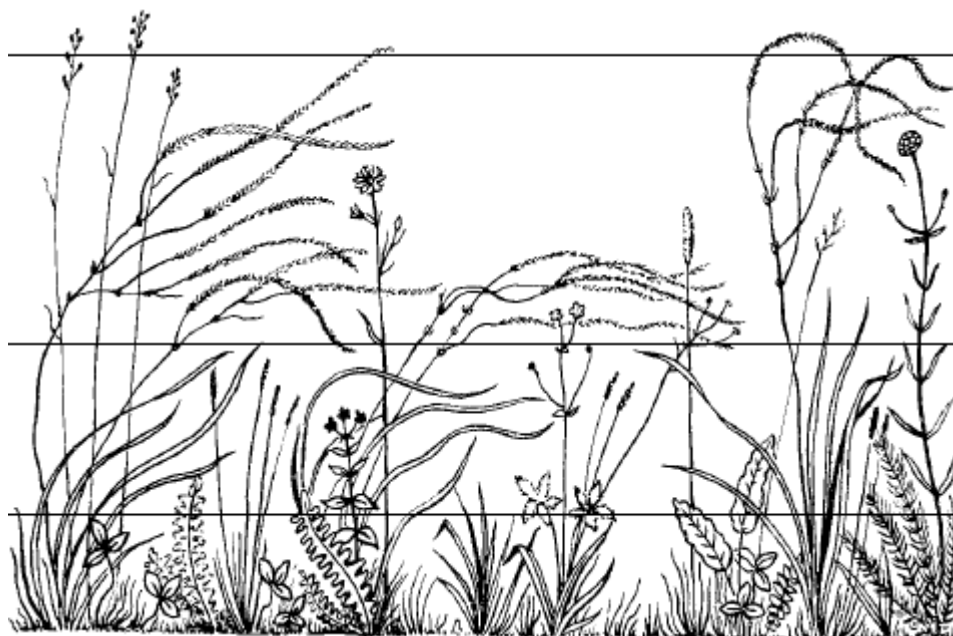


Рис. 83. Ярусность растительности луговой степи (по В. В. Алехину, А. А. Уранову, 1933)

Ярусы выделяют по основной массе ассимилирующих органов растений, оказывающих большое влияние на среду. Ярусы растительности могут быть разной протяженности: древесный ярус, например, толщиной в несколько метров, а моховой покров – всего несколько сантиметров. Каждый ярус по-своему участвует в создании фитолимата и приспособлен к определенному комплексу условий. Например, в еловом лесу растения травяно-кустарничкового яруса (кислица обыкновенная, майник двулистный, черника и др.) находятся в условиях ослабленного освещения, выровненных температур (более низких днем и более высоких ночью), слабого ветра, повышенных влажности и содержания CO₂. Таким образом, древесный и травяно-кустарничковый ярусы находятся в разной экологической обстановке, что сказывается на функционировании растений и на жизни животных, обитающих в пределах этих ярусов.

Подземная ярусность фитоценозов связана с разной глубиной укоренения растений, входящих в их состав, с размещением активной части корневых систем. В лесах нередко можно наблюдать несколько (до шести) подземных ярусов.

Животные также преимущественно приурочены к тому или иному ярусу растительности. Некоторые из них вообще не покидают соответствующего яруса. Например, среди насекомых выделяют следующие группы: обитатели почвы – *геобий*, наземного, поверхностного слоя – *герпетобий*, мохового яруса – *бриобий*, травостоя – *филлобий*, более высоких ярусов – *аэробий*. Среди птиц есть виды, гнездящиеся только на земле (куриные, тетеревиные, коньки, овсянки и др.), другие – в кустарниковом ярусе (певчие дрозды, снегири, славки) или в кронах деревьев (зяблики, корольки, щеглы, крупные хищники и др.).

Расчлененность в горизонтальном направлении – **мозаичность** – свойственна практически всем фитоценозам, поэтому в их пределах выделяют структурные единицы, которые получили разные названия: микрогруппировки, микроценозы, микрофитоценозы, парцеллы и т. п. Эти микрогруппировки различаются видовым составом, количественным соотношением разных видов, сомкнутостью, продуктивностью и другими свойствами.

Мозаичность обусловлена рядом причин: неоднородностью микрорельефа, почв, средообразующим влиянием растений и их биологическими особенностями. Она может возникнуть в результате деятельности животных (образование выбросов почвы и их последующее зарастание, образование муравейников, вытаптывание и стравливание

травостоя копытными и др.) или человека (выборочная рубка, кострища и др.), вследствие вывалов древостоя во время ураганов и т. д.

А. А. Уранов обосновал понятие «фитогенное поле». Этот термин обозначает тот участок пространства, на который оказывает воздействие отдельное растение, затеняя его, изымая минеральные соли, меняя температуру и распределение влаги, поставляя опад и продукты обмена и т. п. Особи разных видов растений обладают различным фитогенным полем, что проявляется в пространственной структуре фитоценозов.

Изменения среды под влиянием жизнедеятельности отдельных видов растений создают так называемую *фитогенную мозаичность*. Она хорошо выражена, например, в смешанных хвойно-широколиственных лесах (рис. 84). Ель сильнее, чем лиственные породы, притеняет поверхность почвы, задерживает кронами больше дождевой влаги и снега, опад ели разлагается медленнее, способствует оподзоливанию почвы. В результате этого в елово-широколиственных лесах под широколиственными породами и осинкой хорошо растут неморальные травы, а под елью – типичные бореальные виды.

Вследствие различий средообразующей деятельности разных видов растений отдельные участки в елово-широколиственном лесу различаются многими физическими условиями (освещенностью, мощностью снегового покрова, количеством опада и т. д.), поэтому жизнь в них идет по-разному: неодинаково развит травостой, подрост, корневые системы растений, мелких животных и т. д.

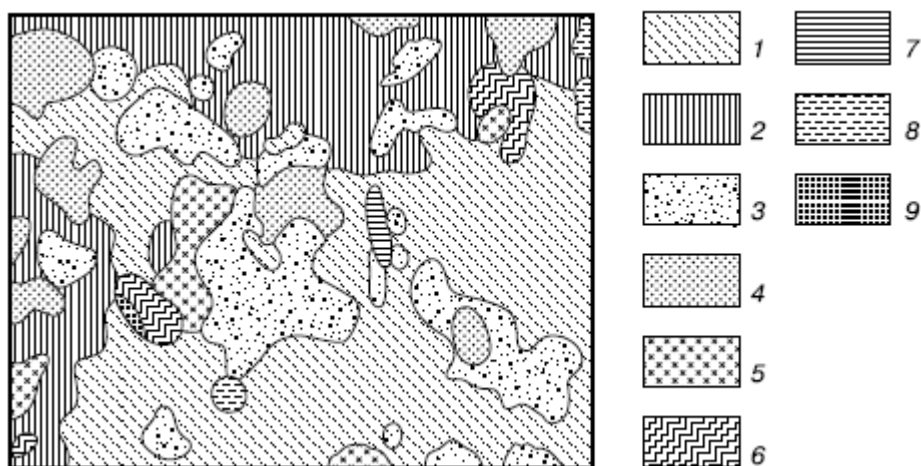


Рис. 84. Фитогенная мозаика липо-елового леса (по Н. В. Дылису, 1971). Участки: 1 – елово-волосистоосоковый; 2 – елово-мшистый; 3 – густого елового подроста; 4 – елово-липовый; 5 – осинового подроста; 6 – осиново-снытевый; 7 – крупнопоротниковый в окне; 8 – елово-щитовниковый; 9 – хвощовый в окне

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

7.2.3. Экологическая структура биоценоза

Разные типы биоценозов характеризуются определенным соотношением экологических групп организмов, которое выражает *экологическую структуру* сообщества. Биоценозы со сходной экологической структурой могут иметь разный видовой состав.

Виды, выполняющие одни и те же функции в сходных биоценозах, называют *викарирующими* (т. е. замещающими). Явление экологического викариата широко распространено в природе. Например, сходную роль играют куница в европейской и соболь в азиатской тайге, бизоны в прериях Северной Америки, антилопы в саваннах Африки, дикие лошади и куланы в степях Азии. Конкретный вид для биоценоза в известной мере случайное явление, так как сообщества формируются из тех видов, которые есть в окружающей среде. Но экологическая структура биоценозов, складывающихся в определенных климатических и ландшафтных условиях, строго закономерна. Так, например, в биоценозах разных природных зон закономерно изменяется соотношение фитофагов и сапрофагов. В степных, полупустынных и пустынных районах животные-фитофаги преобладают над сапрофагами, в лесных сообществах умеренного пояса, наоборот, сильнее развита сапрофагия. Основной тип питания животных в глубинах океана – хищничество, тогда как в освещенной, поверхностной зоне пелагиали много фильтраторов, потребляющих фитопланктон, либо видов со смешанным характером питания. Трофическая структура таких сообществ различна.

Экологическую структуру сообществ отражает также соотношение таких групп организмов, как гигрофиты, мезофиты и ксерофиты среди растений или гигрофилы, мезофилы и ксерофилы среди животных, а также спектры жизненных форм. Вполне естественно, что в сухих аридных условиях растительность характеризуется преобладанием склерофитов и суккулентов, а в сильно увлажненных биотопах богаче представлены гигро– и даже гидрофиты. Разнообразие и обилие представителей той или иной экологической группы характеризуют биотоп в меньшей степени, чем точные измерения физических и химических параметров среды.

Такой подход к оценке биоценозов, при котором используются общие характеристики его экологической, видовой и пространственной структуры, экологи называют *макроскопическим*. Это обобщенная крупноплановая характеристика сообществ, позволяющая ориентироваться в свойствах биоценоза при планировании

хозяйственных мероприятий, прогнозировать последствия антропогенных воздействий, оценивать устойчивость системы.

Микроскопический подход – это расшифровка связей каждого отдельного вида в сообществе, подробное изучение самых тонких деталей его экологии. Эта задача до сих пор еще не выполнена в отношении подавляющего большинства видов из-за чрезвычайного многообразия живых форм в природе и трудоемкости изучения их экологических особенностей.

7.3. Отношения организмов в биоценозах

Основу возникновения и существования биоценозов представляют отношения организмов, их связи, в которые они вступают друг с другом, населяя один и тот же биотоп. Эти связи определяют основные условия жизни видов в сообществе, возможности добывания пищи и завоевания нового пространства.

Классификации биоценологических отношений могут строиться с использованием разных принципов. Один из популярных подходов – оценка возможного результата контактов двух особей. Для каждой из них результат принимается как положительный, отрицательный или нейтральный. Сочетания результатов по 2 из 3-х возможных дают формальную схему из 6 вариантов, которая и положена в основу этой классификации.

7.3.1. Отношения хищник-жертва, паразит-хозяин

Отношения типа *хищник-жертва, паразит-хозяин* – это прямые пищевые связи, которые для одного из партнеров имеют отрицательные, а для другого – положительные последствия. По существу, к этому типу экологических взаимодействий можно отнести все варианты пищевых связей. Хотя пасущуюся на лугу корову и дятла, добывающего личинок из-под коры дерева, обычно не называют хищниками, тот тип взаимоотношений, в которые они вступают с организмами, служащими им пищей, имеет много общего с отношениями хищника и его жертв. Поэтому в западной литературе связь хищник–жертва понимается обычно в широком смысле, включая все формы добывания пищи. Они, в свою очередь, подразделяются на несколько категорий: 1) истинное хищничество, или хищничество в узком смысле слова; 2) паразитизм; 3) собирательство и 4) пастьба.

Хищниками обычно называют животных, питающихся другими животными, которых они ловят и умерщвляют. Для хищников характерно специальное охотничье поведение.

Добыча жертвы требует от них значительных затрат энергии на поиск, погоню, захват, преодоление сопротивления жертв.

Если размеры жертв намного меньше размеров питающихся ими животных, численность объектов питания высока и сами они легкодоступны – в этом случае деятельность плотоядного вида превращается в поиск и простой сбор добычи и называется *собирательство*.

Собирательство требует затрат энергии в основном на поиск, а не на захват пищи. Такое «собрание» характерно, например, для ряда насекомоядных птиц – куликов-зуйков, ржанок, зябликов, коньков и др. Однако между типичным хищничеством и типичным собирательством у плотоядных существует множество промежуточных способов добывания пищи. Например, ряд насекомоядных птиц характеризуется охотничьим поведением при поимке насекомых (стрижи, ласточки). Сорокопуты, мухоловки подстерегают и затем нагоняют жертву как типичные хищники. С другой стороны, способ питания плотоядных собирателей очень похож на собирание неподвижной пищи растительноядными животными, например семеноядными птицами или грызунами (горлица, сизый голубь, чечевица, лесная мышь, хомяки и др.), для которых также характерны специализированные поисковые формы поведения.

К собирательству можно отнести фильтрационное питание водных животных, седиментацию, или осаждение водной взвеси, сбор пищи илоедами или дождевыми червями. К нему же примыкает так называемое хищничество растений. У многих растений при недостатке азота в питании развиты способы улавливания и фиксации прилетающих к ним насекомых и переваривание белков их тел протеолитическими ферментами (пузырчатка, росянки, непентесы, венерина мухоловка и др.).

По способу овладения пищевыми объектами собирательство приближается к типичной *пастьбе* фитофагов. Специфика пастьбы заключается в поедании неподвижного корма, находящегося в относительном изобилии, на поиски которого не приходится тратить много усилий. С экологической точки зрения такой способ питания характерен как для стада копытных на лугу, так и для листогрызущих гусениц в кроне дерева или личинок божьих коровок в колониях тлей.

Таким образом, несмотря на экологическую специфичность разных способов питания, они связаны между собой всевозможными переходами, а иногда встречаются вместе у одного и того же вида. Такие же переходы можно встретить в природе между типичным хищничеством и паразитизмом.

Паразитизм такая форма связей между видами, при которой организм-потребитель использует живого хозяина не только как источник пищи, но и как место

постоянного или временного обитания (рис. 85). По существу, типичный паразитический характер имеют связи насекомых-вредителей с растениями. Паразиты обычно намного мельче своего хозяина.



Рис. 85. Паразиты певчих птиц

Во взаимоотношениях хищник-жертва, паразит-хозяин наиболее ярко проявляется эволюционная и экологическая роль пищевых связей организмов. Хищничество, связанное с активным поиском и энергичными способами овладения сопротивляющейся и убегающей добычей, ведет к выработке разнообразных экологических адаптаций как у жертв, так и у их потребителей. При активном способе защиты от врагов естественный отбор способствует развитию у жертв органов чувств, быстроты реакции, скорости бега, инстинктов обманного поведения, что сопровождается совершенствованием нервной системы и ведет к прогрессивной эволюции группы.

При пассивном способе защиты развиваются покровительственная окраска, твердые панцири, шипы, иглы, инстинкты затаивания, использования недоступных хищникам убежищ и т. п. Некоторые из этих способов защиты характерны не только для малоподвижных или сидячих видов, но и для активно спасающихся от врагов животных.

Защитные адаптации у потенциальных жертв весьма разнообразны, иногда очень сложны и неожиданны. Например, каракатицы, спасаясь от преследующего хищника, опорожняют свой чернильный мешок. По гидродинамическим законам жидкость, выброшенная из мешка быстро плывущим животным, некоторое время не расплывается, приобретая форму обтекаемого тела, по размерам близкого к самой каракатице. Обманутый темным контуром, оказавшимся перед глазами, хищник «хватает» чернильную жидкость, наркотизирующее действие которой на время вообще лишает его возможности ориентироваться в окружающей среде. Своеобразен способ защиты у рыб-иглобрюхов. Их укороченное тело покрыто прилегающими шипами. Большой мешок, отходящий от желудка, позволяет этим рыбам в случае опасности раздуваться в шар, заглатывая воду; при этом их иглы расправляются и делают животное практически неуязвимым для хищника. Попытка крупной рыбы схватить иглобрюха может закончиться для нее смертью от застрявшего в глотке колючего шара.

В свою очередь, трудность обнаружения и поимки жертв способствует у хищников отбору на лучшее развитие органов чувств (зоркость, тонкий слух, чутье и т. д.), на более быструю реакцию на добычу, выносливость при преследовании и т. п. Таким образом, экологические связи хищников и жертв направляют ход эволюции сопряженных видов.

Хищники обладают обычно широким спектром питания. Добыча жертв требует много сил и энергии. Специализация ставила бы хищников в сильную зависимость от численности определенного вида жертв. Поэтому большинство видов, ведущих хищный образ жизни, способно переключаться с одной добычи на другую, особенно на ту, которая в данный период более доступна и многочисленна. Правда, у многих хищников есть предпочитаемые виды жертв, которых они добывают чаще, чем других. Эта избирательность может быть обусловлена разными причинами. Во-первых, хищник активно выбирает наиболее полноценную в кормовом отношении пищу. Например, нырковые утки и сиговые рыбы в северных водоемах выбирают среди водных беспозвоночных преимущественно личинок комаров-хирономид (мотыль), и их желудки иногда бывают наполнены мотылем, несмотря на наличие в водоеме и другого корма.

Характер пищи может быть обусловлен также пассивной избирательностью: хищник в первую очередь поедает такие корма, к добыче которых он наиболее приспособлен. Так, многие воробьиные питаются всеми насекомыми, обитающими открыто на поверхности почвы, на траве, листьях и т. п., но не поедают почвенных беспозвоночных, для добычи которых нужны специальные приспособления. Наконец, третьей причиной пищевой избирательности хищников может быть активное переключение на наиболее массовую добычу, появление которой стимулирует охотничье

поведение. При высокой численности леммингов даже соколы-сапсаны, основной способ охоты которых – добывание птиц в воздухе, начинают охотиться на леммингов, схватывая их с земли. Способность переключения с одного вида добычи на другой – одно из необходимых экологических приспособлений в жизни хищников.

Паразитизм, в отличие от хищничества, характеризуется более узкой специализацией видов. Поскольку хозяин обеспечивает паразиту не только пищу, но и микроклимат, защиту и т. п., то чем лучше приспособленность паразита к особенностям организма хозяина, тем вероятнее его успех в размножении и оставлении потомства.

Тесная связь паразита с хозяином имеет следствием отбор двоякого рода. Среди паразитов получают преимущество те, которые способны более полно и длительно использовать хозяина, не приводя его к слишком ранней гибели и обеспечивая тем самым себе наилучшее существование. Иными словами, паразит изнуряет, но не губит хозяина. В свою очередь, отбор на сопротивляемость организма хозяина также приводит к тому, что вред от присутствия в нем паразита становится все менее и менее ощутимым. В ходе эволюции первоначально острые отношения хозяина и паразита могут перейти в нейтральные, а порой даже во взаимопользующую постоянную связь двух видов. Примером такой смягченной историческим ходом развития системы паразит – хозяин могут служить трипаномы в крови африканских антилоп, которые не приносят ощутимого вреда этим животным. В то же время у человека после передачи ему трипаносом переносчиком – мухой-цеце развивается смертельная «сонная болезнь». Показано, что умеренное объедание листвы насекомыми стимулирует ростовые процессы, в результате чего растения более полно развивают фотосинтетический аппарат, таким образом, некоторая степень «вреда» от насекомых-фитофагов даже полезна растительности.

Катастрофический вред от паразитов выражен преимущественно лишь в тех связях, которые еще не стабилизированы длительным ходом естественного отбора. Поэтому случайно завезенные вредители поражают сельскохозяйственные растения или животных часто намного сильнее, чем местные.

Среди многообразных форм паразитических отношений есть и такие, при которых гибель хозяина – обязательное следствие пребывания в нем паразита. Этот тип связей особенно распространен у насекомых, откладывающих свои яйца в яйца или личинки других. Такие насекомые получили название *паразитовидов*. Гибель хозяина обусловлена малым запасом в нем пищи, которой едва хватает на развитие одной или немногих личинок вида-потребителя.

Паразитизм, таким образом, связан всевозможными переходами с другими типами взаимоотношений.

Основная экологическая роль хищничества, паразитизма и других вариантов пищевых связей в сообществах заключается в том, что, последовательно питаясь друг другом, живые организмы создают условия для круговорота веществ, без которого невозможна жизнь. Вторая не менее важная роль этих отношений – взаимная регуляция численности видов.

7.3.2. Комменсализм

Комменсализм – это такая форма взаимоотношений между двумя видами, когда деятельность одного из них доставляет пищу или убежище другому (**комменсалу**). Иными словами, комменсализм – одностороннее использование одного вида другим без принесения ему вреда. Комменсализм, основанный на потреблении остатков пищи хозяев, называют еще **нахлебничеством**. Таковы, например, взаимоотношения львов и гиен, подбирающих остатки недоеденной львами добычи. Комменсалами крупных акул являются сопровождающие их рыбы-прилипалы и т. д. Отношение нахлебничества устанавливается даже между насекомыми и некоторыми растениями. В жидкости кувшинов насекомоядных непентесов обитают личинки стрекоз, защищенные от переваривающего действия ферментов растения. Они питаются насекомыми, которые попадают в ловчие кувшины. Потребители экскрементов также комменсалы других видов.

Особенно развито использование убежищ либо в постройках, либо в телах других видов. Такой комменсализм называется **квартирантством**. Рыбки *Fieraster* прячутся в водяных легких голотурий, молодь других рыб – под зонтиками защищенных стрекательными нитями медуз. Комменсализмом является поселение растений-эпифитов на коре деревьев. В гнездах птиц, норах грызунов обитает огромное количество видов членистоногих, использующих микроклимат убежищ и находящих там пищу за счет разлагающихся органических остатков или других видов сожителей. Многие виды специализированы на таком образе жизни и вне нор не встречаются совсем. Постоянные норовые или гнездовые сожители получили название **нидиколов**.

Отношения типа комменсализма очень важны в природе, так как способствуют более тесному сожительству видов, более полному освоению среды и использованию пищевых ресурсов.

Нередко, однако, комменсализм переходит в другие типы отношений. Например, в гнездах муравьев среди большого числа их сожителей встречаются виды жуков-стафилинид из родов *Lomechusa* и *Atemeles*. Их яйца, личинки и куколки содержатся вместе с молодью муравьев, которые ухаживают за ними, облизывают и переносят в специальные камеры. Взрослых жуков муравьи также кормят. Однако жуки и их личинки

поедают яйца и личинок хозяев, не встречая отпора с их стороны. На боках груди и первых сегментах брюшка у этих жуков имеются особые выросты – трихомы, у основания которых выделяются капельки секрета, чрезвычайно привлекающего муравьев. Секрет содержит эфиры, оказывающие на муравьев одурманивающее, наркотизирующее воздействие, подобное влиянию алкоголя. Муравьи постоянно облизывают ломехуз и атемелесов. В результате у них расстраиваются инстинкты, нарушается координация движений и появляются даже некоторые морфологические изменения. Рабочие муравьи в семьях, где много ломехуз, малоподвижные и вялые. Семьи становятся малочисленными и в результате погибают.

7.3.3. Мутуализм

В природе широко распространены взаимовыгодные отношения видов, называемые *мутуализм*. Мутуалистические связи могут возникать на основе предшествующего паразитизма или комменсализма. Степень развития взаимовыгодного сожительства может быть самой различной – от временных, необязательных контактов до такого состояния, когда присутствие партнера становится обязательным условием жизни каждого из них. Такие неразделимые полезные связи двух видов получили название *симбиоза*.

Классический пример симбиотических отношений – лишайники, представляющие тесное сожительство гриба и водоросли. В состав лишайников входят представители трех классов грибов – аскомицетов, базидиомицетов и фикомицетов. В свободном состоянии лишайниковые грибы, по-видимому, не встречаются в природе. Среди водорослей обнаружены представители 28 родов из отделов сине-зеленых, желто-зеленых, зеленых и бурых. Большинство их встречается и в свободноживущем состоянии. Симбиоз, по всей вероятности, возник из паразитизма гриба на водорослях. Гифы гриба, оплетая клетки и нити водорослей, образуют специальные всасывающие отростки – гаустории, проникающие внутрь протопласта через стенки клеток. Через них гриб получает вещества, ассимилированные водорослями. Воду и минеральные вещества водоросли получают из гиф гриба. Гриб постепенно убивает клетки водорослей, а затем использует их остатки, переходя к сапрофитному питанию. Однако степень паразитизма гриба умеренна. В лишайниках всегда лишь часть водорослевых клеток поражена грибными гифами, остальные продолжают успешно расти и развиваться. Замечено также, что гифы внедряются лишь в клетки, достигшие стадии зрелости. Эти особенности можно рассматривать как адаптацию для обеспечения размножения водорослевых компонентов лишайников. Всего в природе насчитывается более 20 000 видов этих симбиотических организмов, что говорит об успехе такого способа существования.

Типичный симбиоз представляют отношения термитов и их кишечных сожителей – жгутиковых отряда *Hypermastigina*. Эти простейшие вырабатывают фермент β -глюкозидазу, переводящий клетчатку в сахара. Термиты не имеют собственных кишечных ферментов для переваривания целлюлозы и без симбионтов погибают от голода. Появившиеся из яиц молодые термиты облизывают анальные отверстия взрослых, заражая себя жгутиконосцами. Жгутиковые находят в кишечниках термитов благоприятный микроклимат, защиту, пищу и условия для размножения. В свободноживущем состоянии они фактически не встречаются в природе.

Кишечные симбионты, участвующие в переработке грубых растительных кормов, обнаружены у многих животных: жвачных, грызунов, жуков-точильщиков, личинок майских жуков и др. Виды, питающиеся кровью высших животных (клещи, пиявки и др.), как правило, имеют симбионтов, помогающих переваривать ее.

У многоклеточных животных и растений симбиоз с микроорганизмами распространен очень широко. Известно сожительство многих видов деревьев с микоризными грибами, бобовых растений – с клубеньковыми бактериями *Rhizobium*, фиксирующими молекулярный азот воздуха. Симбионты-азотфиксаторы обнаружены на корнях около 200 видов других групп покрытосеменных и голосеменных растений. Симбиоз с микроорганизмами заходит иногда так далеко, что колонии симбиотических бактерий можно рассматривать как специализированные органы многоклеточных. Таковы, например, мицетомы каракатиц и некоторых кальмаров – мешки, наполненные светящимися бактериями и входящие в состав органов свечения – фотофоров.

Грань между симбиозом и иными типами отношений иногда весьма условна. Интересно использование своей кишечной микрофлоры зайцеобразными и некоторыми грызунами. У кроликов, зайцев, пищух обнаружено регулярное поедание собственных фекалий. Кролики производят два типа экскрементов: сухие и мягкие, покрытые слизистой оболочкой. Мягкие фекалии они слизывают прямо с ануса и проглатывают не разжевывая. Исследования показали, что такая копрофагия вполне естественна. Кролики, лишенные возможности потреблять мягкий кал, худеют или плохо прибавляют в массе и чаще подвержены различным заболеваниям. Мягкий кал кроликов – это почти неизменное содержимое слепой кишки, обогащенное витаминами (преимущественно B_{12}) и белковыми веществами. Слепая кишка зайцеобразных представляет собой бродильный чан для переработки клетчатки и насыщена симбиотическими микроорганизмами. В 1 г мягкого кала насчитывается до 10 млрд бактерий. Попадая вместе с фекалиями в желудок кролика, микроорганизмы полностью погибают под влиянием кислоты и перевариваются в желудке и длинном тонком кишечнике. Таким

образом, у исключительно растительноядных зайцеобразных копрофагия – это способ получения незаменимых аминокислот.

Менее обязательны, но чрезвычайно существенны мутуалистические отношения между сибирской кедровой сосной и гнездящимися в кедровниках птицами – кедровкой, поползнем и кукушкой. Эти птицы, питаясь семенами сосны, обладают инстинктами запасания кормов. Они прячут мелкие порции «орешков» под слой мха и лесного опада. Значительную часть запасов птицы не находят, и семена прорастают. Деятельность этих птиц способствует, таким образом, самовозобновлению кедровников, так как семена не могут прорасти на толстом слое лесной подстилки, преграждающей им доступ к почве.

Взаимовыгодны отношения растений, имеющих сочные плоды, и птиц, питающихся этими плодами и распространяющих семена, которые обычно не поддаются перевариванию. Мутуалистические отношения с муравьями складываются у многих растений: известно около 3000 видов, обладающих приспособлениями для привлечения муравьев. Типичный пример – цекропия, дерево, растущее в бассейне Амазонки. Муравьи родов *Azteca* и *Crematogaster* заселяют пустоты в членистом стволе цекропии и питаются специальными округлыми образованиями диаметром около 1 мм – «мюллеровыми тельцами», которые растение продуцирует на вздутиях, расположенных на внешней стороне влагалища листа. Муравьи-сожители бдительно охраняют листья от вредителей, особенно от муравьев-листорезов рода *Atta*.

Чем разнообразнее и прочнее связи, поддерживающие совместное обитание видов, тем устойчивее их сожительство. Сообщества, имеющие длительную историю развития, поэтому прочнее, чем те, которые возникают после резких нарушений природной обстановки или создаются искусственно (поля, сады, огороды, оранжереи, теплицы, аквариумы и т. п.).

7.3.4. Нейтрализм, аменсализм

Нейтрализм – это такая форма биотических отношений, при которой сожительство двух видов на одной территории не влечет для них ни положительных, ни отрицательных последствий. При нейтрализме виды не связаны друг с другом непосредственно, но зависят от состояния сообщества в целом. Например, белки и лоси, обитая в одном лесу, практически не контактируют друг с другом. Однако угнетение леса длительной засухой либо оголение его при массовом размножении вредителей сказывается на каждом из этих видов, хотя и в неодинаковой степени. Отношения типа нейтрализма особенно развиты в насыщенных видами сообществах, включающих разных по экологии сочленов.

При *аменсализме* для одного из двух взаимодействующих видов последствия совместного обитания отрицательны, тогда как другой не получает от них ни вреда, ни пользы. Такая форма взаимодействия чаще встречается у растений. Например, светолюбивые травянистые виды, растущие под елью, испытывают угнетение в результате сильного затенения ее кроной, тогда как для самого дерева их соседство может быть безразличным.

Взаимосвязи этого типа также ведут к регуляции численности организмов, влияют на распределение и взаимный подбор видов.

7.3.5. Конкуренция

Конкуренция – это взаимоотношения видов со сходными экологическими требованиями существующих за счет общих ресурсов, имеющих в недостатке. Когда такие виды обитают совместно, каждый из них находится в невыгодном положении, так как присутствие другого уменьшает возможности в овладении пищей, убежищами и прочими средствами к существованию, которыми располагает местообитание. Конкуренция – единственная форма экологических отношений, отрицательно сказывающаяся на обоих взаимодействующих партнерах.

Формы конкурентного взаимодействия могут быть самыми различными: от прямой физической борьбы до мирного совместного существования. Тем не менее если два вида с одинаковыми экологическими потребностями оказываются в одном сообществе, рано или поздно один конкурент вытесняет другого. Это одно из наиболее общих экологических правил, которое получило название *закона конкурентного исключения* и было сформулировано Г. Ф. Гаузе.

В упрощенной форме оно звучит как «два конкурирующих вида вместе не уживаются».

Несовместимость конкурирующих видов еще раньше была подчеркнута Ч. Дарвином, который считал конкуренцию одной из важнейших составных частей борьбы за существование, играющей большую роль в эволюции видов.

В опытах Г. Ф. Гаузе с культурами туфельек *Paramecium aurelia* и *P. caudatum* каждый из видов, помещенных отдельно в пробирки с сенным настоем, успешно размножался, достигая определенного уровня численности. Если же оба вида со сходным характером питания помещали совместно, то первое время наблюдался рост численности каждого из них, но затем количество *P. caudatum* постепенно сокращалось, и они исчезали из настоя, тогда как количество *P. aurelia* оставалось постоянным (рис. 86).

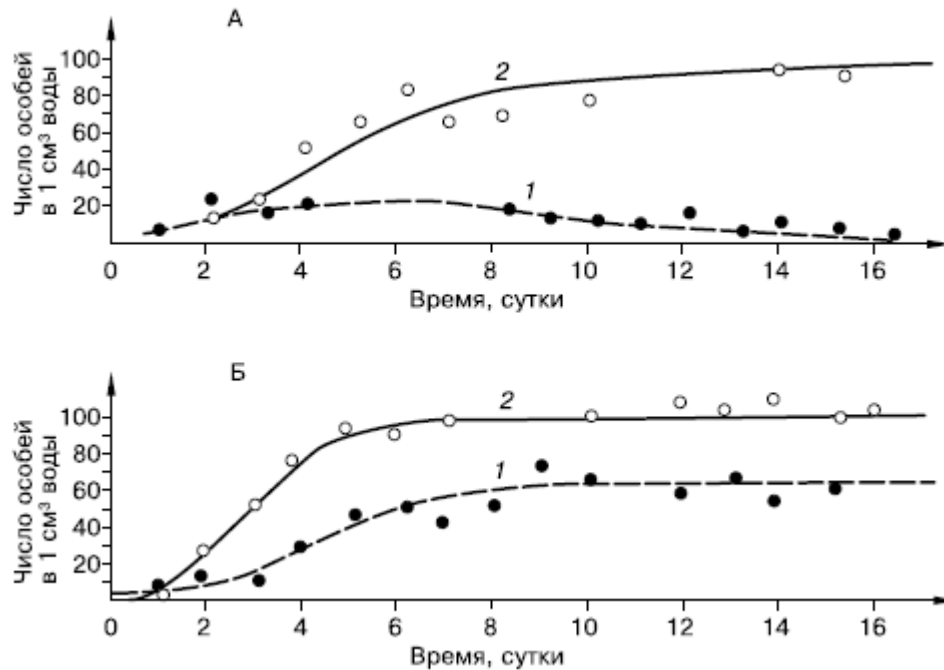


Рис. 86. Рост численности инфузорий *Paramaecium caudatum* (1) и *P. aurelia* (2) (по Г. Ф. Гаузе из Ф. Дре, 1976): А – в смешанной культуре; Б – в отдельных культурах

Победителем в конкурентной борьбе оказывается, как правило, тот вид, который в данной экологической обстановке имеет хотя бы небольшие преимущества перед другим, т. е. больше приспособлен к условиям окружающей среды, поскольку даже близкие виды никогда не совпадают по всему экологическому спектру. Так, в опытах Т. Паркас лабораторными культурами мучных хрущаков выявлено, что результат конкуренции может определяться тем, при какой температуре и влажности протекает опыт. В многочисленных стаканчиках с мукой, в которые помещали по несколько экземпляров жуков двух видов (*Tribolium confusum* и *T. castaneum*) и в которых они размножались, через некоторое время оставался только один из видов. При высокой температуре и влажности муки это был *T. castaneum*, при более низкой температуре и умеренной влажности – *T. confusum*. Однако при средних значениях факторов «победа» того или иного вида явно носила случайный характер, и предсказать исход конкуренции было трудно.

Причины вытеснения одного вида другим могут быть различны. Поскольку экологические спектры даже близких видов никогда не совпадают полностью, при общем сходстве требований к среде виды все же чем-либо отличаются друг от друга. Даже если такие виды мирно уживаются вместе, но интенсивность размножения одного чуть больше, чем другого, то постепенное исчезновение из сообщества второго вида лишь дело

времени, так как с каждым поколением все больше и больше ресурсов оказывается захваченным более конкурентоспособным партнером. Часто, однако, конкуренты активно воздействуют друг на друга.

У растений подавление конкурентов происходит в результате перехвата минеральных питательных веществ и почвенной влаги корневой системой и солнечного света – листовым аппаратом, а также в результате выделения токсичных соединений. Например, в смешанных посевах двух видов клевера *Trifolium repens* раньше образует полог листьев, но затем его затеняет *T. fragiferum*, у которого более длинные черешки. При совместном выращивании рясок *Lemna gibba* и *Spirodela polyrrhiza* численность второго вида сначала нарастает, а затем падает, хотя в чистых культурах скорость роста этого вида выше, чем первого. Преимущества *L. gibba* в данном случае в том, что в условиях загущения у него развивается аэренхима, помогающая держаться на поверхности воды. *S. polyrrhiza*, у которой нет аэренхимы, оттесняется вниз и затеняется конкурентом.

Химические взаимодействия растений через продукты их обмена веществ получили название **аллелопатии**. Подобные способы влияния друг на друга свойственны и животным. В приведенных выше опытах Г. Ф. Гаузе и Т. Парка подавление конкурентов происходило в основном в результате накопления в среде токсичных продуктов обмена, к которым один из видов более чувствителен, чем другой. Высшие растения с низкой потребностью в азоте, первыми появляющиеся на залежных почвах, корневыми выделениями подавляют образование клубеньков у бобовых и деятельность свободноживущих азотфиксирующих бактерий. Предотвращая тем самым обогащение почвы азотом, они получают преимущества в конкуренции с растениями, нуждающимися в большом его количестве в почве. Рогоз в зарастающих водоемах аллелопатически активен по отношению к другим водным растениям, что позволяет ему, избегая конкурентов, расти практически в чистых зарослях.

У животных могут встречаться случаи прямого нападения одного вида на другой в конкурентной борьбе. Например, личинки яйцеедов *Diachasma tryoni* и *Opius humilis*, оказавшиеся в одном яйце хозяина, вступают друг с другом в схватку и убивают соперника, прежде чем приступить к питанию.

Возможность конкурентного вытеснения одного вида другим является результатом *экологической индивидуальности видов*. В неизменных условиях они будут иметь разную конкурентоспособность, так как обязательно отличаются друг от друга по толерантности к каким-либо факторам. В природе, однако, в большинстве случаев среда изменчива и в пространстве, и во времени, и это дает возможность сосуществования многих

конкуренентов. Например, если погодные условия более или менее регулярно меняются в пользу то одного, то другого вида, начинающиеся процессы вытеснения ими друг друга не доходят до конца и меняют знак на противоположный. Так, во влажные годы в нижнем ярусе леса могут разрастаться мхи, а в сухие их теснит покров осоки волосистой или других трав. Эти виды уживаются также в одном фитоценозе, занимая разные по условиям увлажнения участки леса. Кроме того, виды, конкурирующие не за один, а за несколько ресурсов, часто имеют разные пороги ограничивающих факторов, что также мешает завершиться процессам конкурентного исключения. Так, американский эколог Д. Тилман, культивируя совместно два вида диатомовых водорослей, выяснил, что они не вытесняют друг друга, потому что имеют разную чувствительность к недостатку азота и кремния. Вид, способный в размножении опередить другой при низком содержании азота, не может этого достичь из-за нехватки для него кремния, тогда как его конкуренту, наоборот, достаточно кремния, но мало азота.

Конкурирующие виды могут уживаться в сообществе и в том случае, если повышение численности более сильного конкурента не допускается хищником. В этом случае деятельность хищника приводит к повышению видового разнообразия сообщества. В одном из опытов со дна прибрежного участка моря, где обитало 8 видов сидячих беспозвоночных – мидий, морских желудей, морских уток, хитонов, – удалили хищника, морскую звезду, питавшуюся в основном мидиями. Через некоторое время мидии заняли весь участок дна, вытеснив все остальные виды.

Таким образом, биоценозы содержат в каждой группе организмов значительное число потенциальных или частичных конкурентов, состоящих в динамических отношениях друг с другом. Вид может не иметь также сильных соперников, но испытывать небольшое влияние со стороны каждого из многих других, частично использующих его ресурсы. В этом случае говорят о *«диффузной» конкуренции*, исход которой также зависит от многих обстоятельств и может закончиться вытеснением данного вида из биоценоза.

Конкуренция, следовательно, имеет двоякое значение в биоценозах. Она является фактором, в значительной мере определяющим видовой состав сообществ, поскольку интенсивно конкурирующие виды вместе не уживаются. С другой стороны, частичная или потенциальная конкуренция позволяет видам быстро захватывать дополнительные ресурсы, освобождающиеся при ослаблении деятельности соседей, и замещать их в биоценологических связях, что сохраняет и стабилизирует биоценоз в целом.

Как и в случае любых других форм биотических связей, конкуренцию часто нелегко отделить от других типов отношений. В этом плане показательны особенности поведения экологически сходных видов муравьев.

Крупные луговые муравьи *Formica pratensis* строят насыпные гнезда и охраняют территорию вокруг них. У более мелких *F. cunicularia* гнезда небольшие, в виде земляных холмиков. Они часто селятся на периферии гнездовой территории луговых муравьев и охотятся на их кормовых участках.

При экспериментальной изоляции гнезд лугового муравья эффективность охоты *F. cunicularia* возрастает в 2–3 раза. Муравьи приносят более крупных насекомых, которые обычно являются добычей *F. pratensis*. Если изолировать гнезда *F. cunicularia*, добыча луговых муравьев не увеличивается, как следовало бы ожидать, а сокращается вдвое. Оказалось, что более подвижные и активные фуражиры *F. cunicularia* служат стимуляторами поисковой активности луговых муравьев, своеобразными разведчиками белковой пищи. Интенсивность движения фуражиров лугового муравья по дорогам в тех секторах, где есть гнезда *F. cunicularia*, в 2 раза выше, чем там, где их нет. Таким образом, перекрывание охотничьей территории и пищевых спектров позволяет рассматривать *F. cunicularia* как конкурента луговых муравьев, но повышение эффективности охоты *F. pratensis* свидетельствует о пользе пребывания *F. cunicularia* на их территории.

Все перечисленные типы биоценологических связей, выделяемые по критерию пользы или вреда взаимных контактов для отдельных партнеров, характерны не только для межвидовых, но и для внутривидовых отношений. Однако проявления их внутри вида либо развиты в иной степени, чем между разными видами, либо имеют некоторую специфику. Так, например, отношения типа хищник – жертва, паразит – хозяин у представителей одного и того же вида встречаются в природе сравнительно редко. **Каннибализм**, т. е. поедание себе подобных, наиболее развит у хищных рыб – щук, окуней, корюшки, трески, наваги и др. В условиях обостренной конкуренции за пищу или воду каннибализм проявляется иногда и у нехищных животных. Например, личинки майского жука, помещенные в сухую почву, могут поедать друг друга. Паразитирование на себе подобных встречается еще реже и характеризует в основном отношения полов. У сидячих боннелий, относящихся к родственной кольцецам группе эхиурид, карликовый самец паразитирует на относительно крупной, самостоятельно питающейся самке. Подобные отношения характерны и для некоторых глубоководных рыб-удильщиков (рис. 87). Самки носят на себе значительно более мелких самцов, которые прирастают ртом к их телу и питаются как паразиты. Такой внутривидовой паразитизм имеет приспособительное значение: наличие «карманных» самцов снимает необходимость

затраты энергии на встречу полов, а при малой величине самца снижает конкуренцию из-за пищи в условиях общего недостатка кормов на больших глубинах.

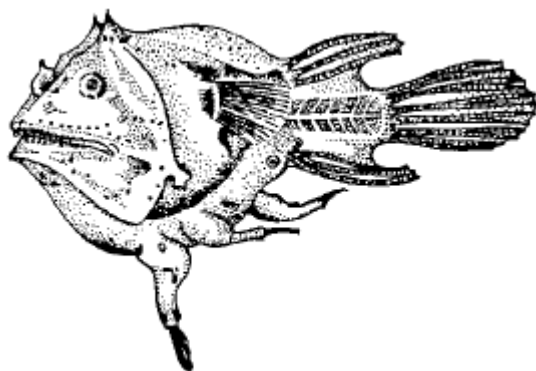


Рис. 87. Самка глубоководного удильщика с тремя присосшими к ней самцами

Мутуалистические и конкурентные отношения представляют собой основную сущность внутривидовых связей. Изучение роли этих взаимоотношений в пределах вида, многообразия и специфики их форм является предметом специального раздела синэкологии – *экологии популяций*.

Как видно из приведенных примеров, формальная классификация типов биотических связей не может полностью отразить все их разнообразие и сложность в живой природе, но все же позволяет ориентироваться в главных типах взаимодействия организмов. Другие классификации обращают внимание на иные аспекты биотических отношений, используя другие подходы.

В. Н. Беклемишев подразделял отношения между видами в сообществе на прямые и косвенные. *Прямые связи* возникают при непосредственном контакте организмов. *Косвенные связи* представляют собой влияние видов друг на друга через среду обитания или путем воздействия на третьи виды.

По классификации В. Н. Беклемишева, прямые и косвенные межвидовые отношения по тому значению, которое они могут иметь в биоценозе, подразделяются на четыре типа: трофические, топические, форические, фабрические.

7.3.6. Трофические связи

Трофические связи возникают, когда один вид питается другим – либо живыми особями, либо их мертвыми остатками, либо продуктами жизнедеятельности. И стрекозы, ловящие на лету других насекомых, и жуки-навозники, питающиеся пометом крупных копытных, и пчелы, собирающие нектар растений, вступают в прямую трофическую связь с видами, предоставляющими им пищу. В случае конкуренции двух видов из-за объектов питания между ними возникает косвенная трофическая связь, так как деятельность одного

отражается на снабжении кормом другого. Любое воздействие одного вида на поедаемость другого или доступность для него пищи следует расценивать как косвенную трофическую связь между ними. Например, гусеницы бабочек-монашенок, объедая хвою сосен, облегчают короедам доступ к ослабленным деревьям.

Трофические связи являются главными в сообществах. Именно они объединяют живущие вместе виды, поскольку каждый из них может обитать лишь там, где имеются необходимые ему пищевые ресурсы. Любой вид не только приспособлен к определенным источникам питания, но и сам служит пищевым ресурсом для других. Пищевые взаимосвязи создают в природе трофическую сеть, распространяющуюся в конечном счете на все виды в биосфере. Образ этой трофической сети можно воссоздать, поставив в центр любой вид и соединив его стрелками со всеми другими, которые находятся с ним в прямых или косвенных пищевых отношениях (рис. 88), и затем продолжать эту процедуру для каждого вовлеченного в схему вида. В результате будет охвачена вся живая природа, от китов до бактерий. Как показали исследования академика А. М. Уголева, существует «чрезвычайное единообразие свойств ассимиляционных систем на молекулярном и надмолекулярном уровне у всех организмов биосферы», позволяющее им получать энергетические ресурсы друг от друга. Он утверждает, что за бесконечным разнообразием типов питания стоят общие фундаментальные процессы образующих единую систему трофических взаимодействий планетарного масштаба.

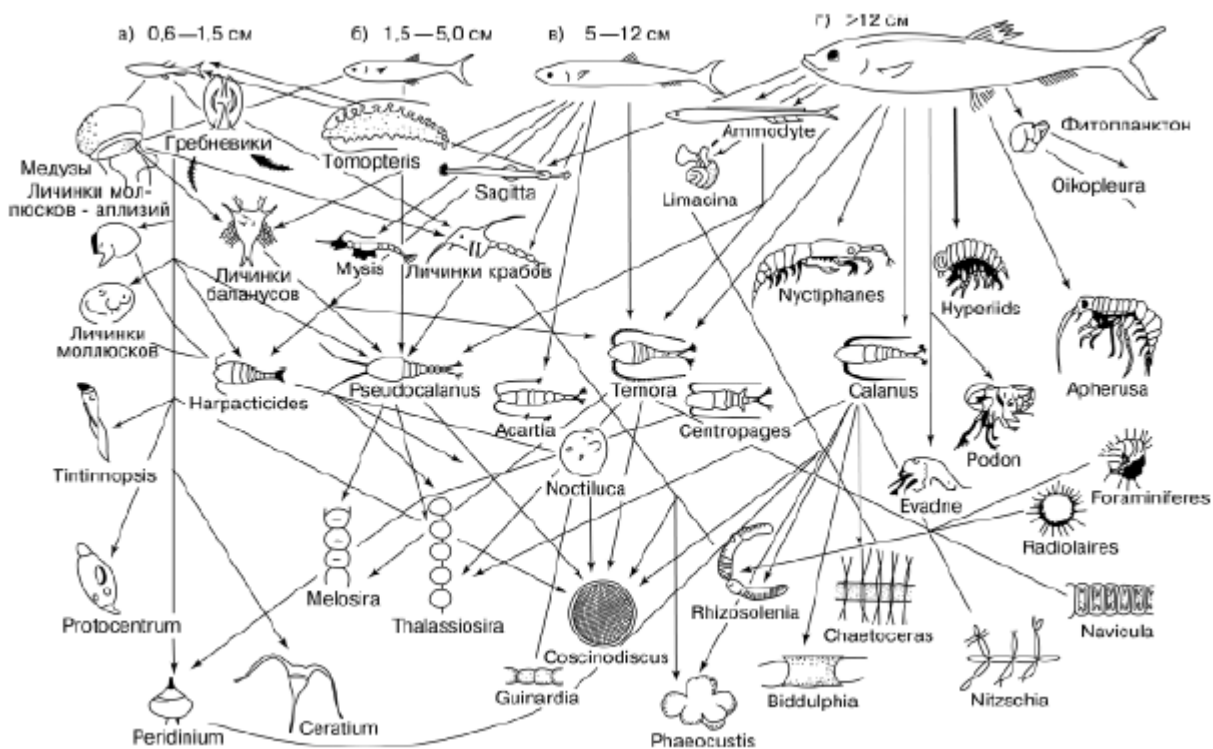


Рис. 88. Пищевые связи сельди – часть трофической сети океана

Любой биоценоз пронизан пищевыми связями и представляет собой более или менее локализованный в пространстве участок общей трофической сети, связывающей все живое на Земле.

7.3.7. Топические связи

Топические связи характеризуют любое, физическое или химическое, изменение условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности другого. Эти связи крайне разнообразны. Они заключаются в создании одним видом среды для другого (например, внутренний паразитизм или норный комменсализм), в формировании субстрата, на котором поселяются или, наоборот, избегают селиться представители других видов, во влиянии на движение воды, воздуха, изменение температуры, освещенности окружающего пространства, в насыщении среды продуктами выделения и т. п. Морские желуди, поселяющиеся на коже китов, личинки мух, обитающие в лепешках коровьего навоза, лишайники на стволах деревьев связаны прямой топической связью с теми организмами, которые предоставляют им субстрат или среду обитания. Особенно большая роль в создании или изменении среды для других организмов принадлежит растениям. Растительность из-за особенностей энергообмена является мощным фактором перераспределения тепла у поверхности Земли и создания мезо- и микроклимата. Под пологом леса подлесок, напочвенный покров, а также все животное население находятся в условиях более выровненных температур, более высокой влажности воздуха и т. д. Травянистая растительность, хотя и в меньшей степени, также изменяет режим окружающего пространства. В степях около дерновин ковыля перистого и овсяницы Беккера температура поверхности почвы с теневой стороны может быть на 8-12 °С ниже, чем на незаросших участках. Здесь концентрируются многие мелкие насекомые. В результате отрицательных или положительных топических взаимоотношений одни виды определяют или исключают возможность существования в биоценозе других видов.

На основе топических связей в биоценозе формируются *консорции* (сочетания) – группы разнородных организмов, поселяющихся на теле или в теле особи какого-либо определенного вида – центрального члена консорции. В большинстве случаев члены одной консорции связаны также разнообразными трофическими отношениями. Консорции формируются фактически вокруг представителей любого вида, обладающего средообразующим воздействием на других. По свидетельству В. Н. Беклемишева, «сосна с ее микоризными грибами, с эпифитными мхами и лишайниками на стволе и ветвях, со всем множеством населяющих ее членистоногих – это сложнейший консорций, это –

целый мир. Полевка с ее эктопаразитами, с гельминтами, с простейшими, бактериями, населяющими ее внутренние органы, опять есть целый консорций».

Отдельные консорции могут быть разной степени сложности. Наибольшим числом консортивных связей отличаются те растения, которым принадлежит основная роль в создании внутренней среды биоценоза. Так как каждый член крупной консорции может быть, в свою очередь, центром более мелкого объединения, можно выделить консорции первого, второго и даже третьего порядка. Таким образом, биоценоз – это система связанных между собой консорций, возникающих на основе теснейших топических и трофических отношений между видами. Консортивные связи, в основе которых лежат топические отношения, формируют своего рода блочную структуру биоценоза.

Топические и трофические связи имеют наибольшее значение в биоценозе, составляют основу его существования. Именно эти типы отношений удерживают друг возле друга организмы разных видов, объединяя их в достаточно стабильные сообщества разных масштабов.

7.3.8. Форические связи

Форические связи – это участие одного вида в распространении другого. В роли транспортировщиков выступают животные. Перенос животными семян, спор, пыльцы растений называют **зоохорией**, перенос других, более мелких животных – **форезией** (от лат. *форас* – наружу, вон). Перенос осуществляется обычно с помощью специальных и разнообразных приспособлений. Животные могут захватывать семена растений двумя способами: пассивным и активным. Пассивный захват происходит при случайном соприкосновении тела животного с растением, семена или соплодия которого обладают специальными зацепками, крючками, выростами (череда, лопух). Распространителями их обычно служат млекопитающие, которые на шерсти переносят такие плоды иногда на довольно значительные расстояния. Активный способ захвата – поедание плодов и ягод. Не поддающиеся перевариванию семена животные выделяют вместе с пометом. В переносе грибных спор большую роль играют насекомые. По-видимому, плодовые тела грибов возникли как образования, привлекающие насекомых-расселителей.

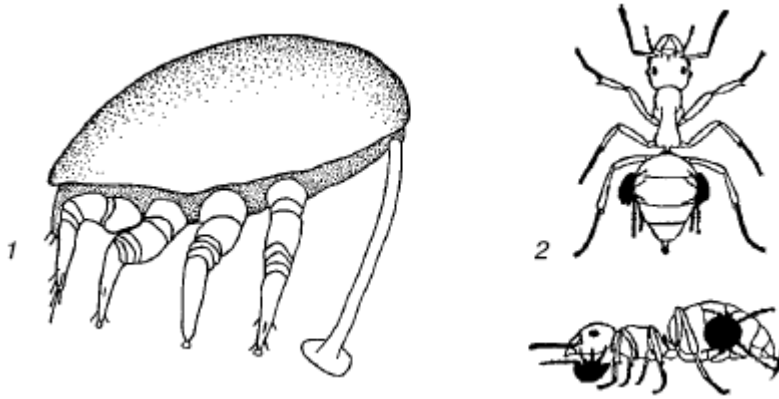


Рис. 89. Форезия клещей на насекомых:

1– дейтонимфа уropодового клеща прикрепляется к жуку стебельком из затвердевшей секреторной жидкости;

2– форезия клещей на муравьях

Форезия животных распространена преимущественно среди мелких членистоногих, особенно у разнообразных групп клещей (рис. 89). Она представляет собой один из способов пассивного расселения и свойственна видам, для которых перенос из одного биотопа в другой жизненно необходим для сохранения или процветания. Например, многие летающие насекомые – посетители скоплений быстро разлагающихся растительных остатков (трупов животных, помета копытных, куч гниющих растений и т. п.) несут на себе гамазовых, уropодовых или тироглифоидных клещей, переселяющихся таким образом от одного скопления пищевых материалов к другому. Собственные расселительные возможности не позволяют этим видам преодолевать значительные для них расстояния. Жуки-навозники иногда ползают с поднятыми надкрыльями, которые не в состоянии сложить из-за густо усеявших тело клещей. Посредством форезии на насекомых распространяются некоторые виды нематод (рис. 90). Ноги навозных мух часто имеют вид ламповых щеток из-за обилия прикрепившихся к ним нематодрабдитид. Среди крупных животных форезия почти не встречается.

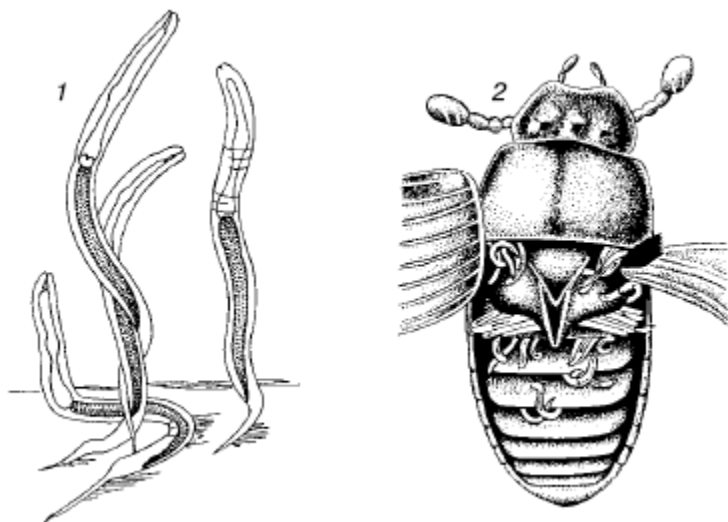


Рис. 90. Расселение личинок нематод на жуках:

1– личинки в ожидании расселителя;

2– личинки, прикрепившиеся под надкрыльями жука

7.3.9. Фабрические связи

Фабрические связи – это такой тип биоценологических отношений, в которые вступает вид, использующий для своих сооружений (фабрикаций) продукты выделения, либо мертвые остатки, либо даже живых особей другого вида. Так, птицы употребляют для постройки гнезд ветви деревьев, шерсть млекопитающих, траву, листья, пух и перья других видов птиц и т. п. Личинки ручейников строят домики из кусочков веток, коры или листьев растений, из раковин мелких видов катушек, захватывая даже раковинки с живыми моллюсками. Пчела-мегахила помещает яйца и запасы в стаканчики, сооружаемые из мягких листьев различных кустарников (шиповника, сирени, акации и т. п.).



Рис. 91. Схема влияния рН на рост различных растений при выращивании в одновидовых посевах и в условиях конкуренции:

1– кривые физиологического оптимума;

2– синэкологического оптимума (по В. Лархеру, 1978)

Из-за сложности межвидовых отношений каждый конкретный вид может преуспевать далеко не везде, где складываются подходящие для него условия физической среды. Различают физиологический и синэкологический оптимумы вида. **Физиологический оптимум** – это благоприятное для вида сочетание всех абиотических факторов, при котором возможны наиболее быстрые темпы роста и размножения. **Синэкологический оптимум** – это такое биотическое окружение, при котором вид испытывает наименьшее давление со стороны врагов и конкурентов, что позволяет ему успешно размножаться. Синэкологический и физиологический оптимумы далеко не всегда совпадают (рис. 91). Если в подходящем биотопе экологическая ниша занята более сильным конкурентом или чересчур велико влияние хищников и паразитов, вид в нем не приживается. Пример несовпадения физиологического и синэкологического оптимумов – массовое размножение вредителя зерновых культур, гессенского комарика, после особенно суровых зим, которые, казалось бы, должны неблагоприятно сказываться на численности этого насекомого. В нормальные по условиям годы гессенского комарика сильно истребляют несколько видов его естественных врагов – паразитических перепончатокрылых наездников. В суровые зимы из-за очень слабой морозоустойчивости враги гессенского комарика вымерзают почти полностью. Это дает возможность вредителю быстро восстановить собственную численность, сокращенную морозами, и беспрепятственно размножиться в угрожающем для урожая количестве.

7.4. Экологическая ниша

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

Концепция экологической ниши оказалась очень плодотворной для понимания законов совместной жизни видов. Над ее развитием работали многие экологи: Дж. Гриннелл, Ч. Элтон, Г. Хатчинсон, Ю. Одум и др.

Понятие «экологическая ниша» следует отличать от понятия «местообитание». В последнем случае подразумевается та часть пространства, которая заселена видом и которая обладает необходимыми абиотическими условиями для его существования. Экологическая ниша вида зависит не только от абиотических условий среды, но и в не меньшей мере от его биоценологического окружения. Характер занимаемой экологической ниши определяется как экологическими возможностями вида, так и тем, насколько эти

возможности могут быть реализованы в конкретных биоценозах. Это характеристика того образа жизни, который вид может вести в данном сообществе.

Г. Хатчинсон выдвинул понятия фундаментальной и реализованной экологической ниши. Под **фундаментальной** понимается весь набор условий, при которых вид может успешно существовать и размножаться. В природных биоценозах, однако, виды осваивают далеко не все пригодные для них ресурсы вследствие, прежде всего, конкурентных отношений. **Реализованная экологическая ниша** – это положение вида в конкретном сообществе, где его ограничивают сложные биоценозические отношения. Иными словами, фундаментальная экологическая ниша характеризует потенциальные возможности вида, а реализованная – ту их часть, которая может осуществиться в данных условиях, при данной доступности ресурса. Таким образом, реализованная ниша всегда меньше, чем фундаментальная.

В экологии широко обсуждается вопрос о том, сколько экологических ниш может вместить биоценоз и сколько видов какой-либо конкретной группы, имеющих близкие требования к среде, могут ужиться вместе.

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

Эксперименты и наблюдения в природе показывают, что во всех случаях, когда виды не могут избежать конкуренции за основные ресурсы, более слабые конкуренты постепенно вытесняются из сообщества. Однако в биоценозах возникает много возможностей хотя бы частичного разграничения экологических ниш близких по экологии видов.

Выход из конкуренции достигается благодаря расхождению требований к среде, изменению образа жизни, что, другими словами, является разграничением экологических ниш видов. В этом случае они приобретают способность сосуществовать в одном биоценозе. Каждый из живущих вместе видов в отсутствие конкурента способен на более полное использование ресурсов. Это явление легко наблюдать в природе. Так, травянистые растения ельника способны довольствоваться небольшим количеством почвенного азота, которое остается от перехвата его корнями деревьев. Однако если на ограниченной площадке обрубить корни этих елей, условия азотного питания трав

улучшаются и они бурно идут в рост, принимая густо-зеленую окраску. Улучшение условий жизни и увеличение численности какого-либо вида в результате удаления из биоценоза другого, близкого по экологическим требованиям, называется *конкурентным высвобождением*.

Разделение совместно живущими видами экологических ниш с частичным их перекрытием – один из механизмов устойчивости природных биоценозов. Если какой-либо из видов резко снижает свою численность или выпадает из состава сообщества, его роль берут на себя другие. *Чем больше видов в составе биоценоза, тем ниже численность каждого из них, тем сильнее выражена их экологическая специализация*. В этом случае говорят о «более плотной упаковке экологических ниш в биоценозе».

У близкородственных видов, живущих вместе, обычно наблюдаются очень тонкие разграничения экологических ниш. Так, пасущиеся в африканских саваннах копытные по-разному используют пастбищный корм: зебры обрывают в основном верхушки трав, антилопы гну кормятся тем, что оставляют им зебры, выбирая при этом определенные виды растений, газели выщипывают самые низкие травы, а антилопы топи довольствуются высокими сухими стеблями, оставшимися после других травоядных. Такое же «разделение труда» в южноевропейских степях осуществляли когда-то дикие лошади, сурки и суслики (рис. 92).



Рис. 92. Разные виды травоядных поедают траву на разной высоте в африканских саваннах (верхние ряды) и в степях Евразии (нижние ряды) (по Ф. Р. Фуэнте, 1972; Б. Д. Абатурову, Г. В. Кузнецову, 1973)

В наших зимних лесах насекомоядные птицы, кормящиеся на деревьях, также избегают конкуренции друг с другом за счет разного характера поиска. Например, поползни и пищухи собирают пищу на стволах. При этом поползни стремительно обследуют дерево, быстро схватывая попадающихся на глаза насекомых или семена, оказавшиеся в крупных трещинах коры, тогда как мелкие пищухи тщательно обшаривают на поверхности ствола малейшие щелки, в которые проникает их тонкий шиловидный клюв. Зимой в смешанных стайках большие синицы ведут широкий поиск на деревьях, в кустах, на пнях, а часто и на снегу; синицы-гаички обследуют преимущественно крупные ветви; длиннохвостые синицы ищут корм на концах ветвей; мелкие королюки тщательно обшаривают верхние части крон хвойных.

Муравьи существуют в природных условиях многовидовыми ассоциациями, члены которых различаются по образу жизни. В лесах Подмосковья чаще всего обнаруживается такая ассоциация видов: доминантный вид (*Formica rufa*, *F. aquilonia* или *Lasius fuliginosus*) занимает несколько ярусов, в почве активен *L. flavus*, в подстилке леса – *Murgica rubra*, напочвенный ярус осваивают *L. niger* и *F. fusca*, деревья – *Camponotus herculeanus*. Специализация к жизни в разных ярусах отражается в жизненной форме видов. Кроме разделения в пространстве, муравьи отличаются и по характеру добывания пищи, по времени суточной активности.

В пустынях наиболее развит комплекс муравьев, собирающих пищу на поверхности почвы (*герпетобионтов*). Среди них выделяются представители трех трофических групп: 1) дневные зоонекрофаги – активны в самое жаркое время, питаются трупами насекомых и активными днем мелкими живыми насекомыми; 2) ночные зоофаги – охотятся на малоподвижных насекомых с мягкими покровами, которые появляются на поверхности только ночью, и на линяющих членистоногих; 3) карпофаги (дневные и ночные) – поедают семена растений.

Совместно могут обитать по несколько видов из одной трофической группы. Механизмы выхода из конкуренции и разграничения экологических ниш при этом следующие.

1. **Размерная дифференциация** (рис. 93). Например, средние веса рабочих особей трех наиболее обычных в песках Кызылкумов дневных зоонекрофагов относятся как 1:8:120. Примерно такое же соотношение весов у некрупной кошки, рыси и тигра.

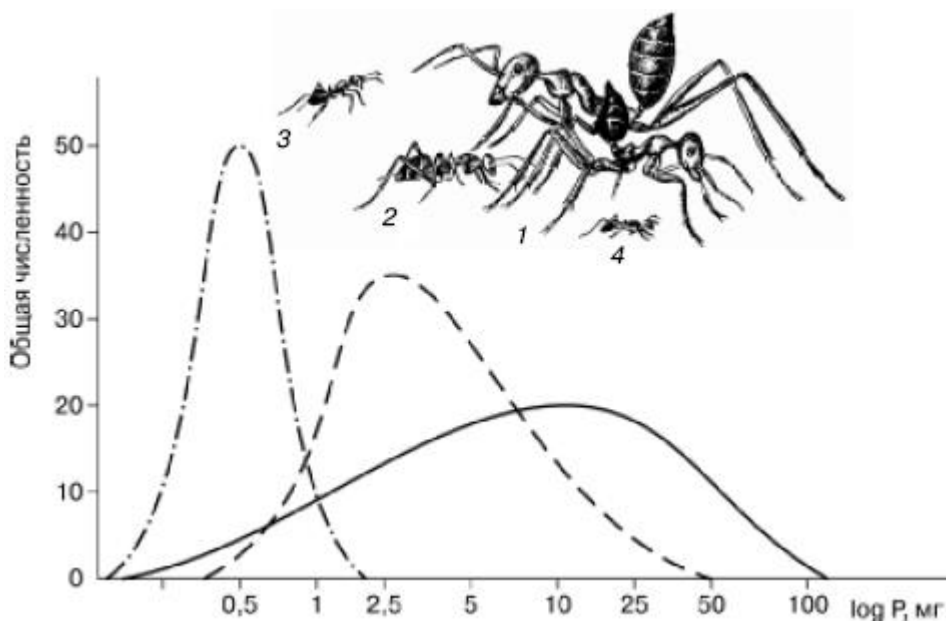


Рис. 93. Сравнительные размеры четырех видов муравьев из группы дневных зоонекрофагов в песчаной пустыне Центральных Каракумов и распределение добычи трех видов по весовым классам (по Г. М. Длусскому, 1981): 1—средний и крупный рабочие *Cataglyphis setipes*; 2 – *C. pallida*; 3 – *Acantholepis semenovi*; 4 – *Plagiolepis pallescens*

2. Поведенческие различия заключаются в разной стратегии фуражировки. Муравьи, которые создают дороги и используют мобилизацию носильщиков для переноса в гнездо обнаруженной пищи, питаются преимущественно семенами растений, образующих куртины. Муравьи, фуражиры которых работают как одиночные сборщики, собирают в основном семена растений, распределенных дисперсно.

3. Пространственная дифференциация. В пределах одного яруса сбор пищи разными видами может быть приурочен к разным участкам, например на открытых местах или под кустиками полыни, на песчаных или глинистых площадках и т. д.

4. Различия во времени активности относятся преимущественно ко времени суток, но у некоторых видов отмечены несовпадения активности и по сезонам года (преимущественно весенняя или осенняя активность).

Экологические ниши видов изменчивы в пространстве и во времени. Они могут быть резко разграничены в индивидуальном развитии в зависимости от стадии онтогенеза, как, например, у гусениц и имаго чешуекрылых, личинок и жуков майского хруща, головастика и взрослых лягушек. В этом случае меняется и среда обитания, и все биоценотическое окружение. У других видов экологические ниши, занимаемые молодыми и взрослыми формами, более близки, но тем не менее между ними всегда имеются различия. Так, взрослые окуни и их мальки, живущие в одном и том же озере, используют

для своего существования разные энергетические источники и входят в разные цепи питания. Мальки живут за счет мелкого планктона, взрослые – типичные хищники.

Ослабление межвидовой конкуренции приводит к расширению экологической ниши вида. На океанических островах с бедной фауной ряд птиц по сравнению с их сородичами на материке заселяет более разнообразные местообитания и расширяет спектр кормов, так как не сталкивается при этом с конкурирующими видами. У островных обитателей отмечается даже повышенная изменчивость формы клюва как показатель расширения характера кормовых связей.

Если межвидовая конкуренция сужает экологическую нишу вида, не давая проявиться всем его потенциалам, то внутривидовая конкуренция, наоборот, способствует расширению экологических ниш. При возросшей численности вида начинается использование дополнительных кормов, освоение новых местообитаний, появление новых биоценологических связей.

Экологические ниши растений, на первый взгляд, менее разнообразны, чем животных. Они четко очерчены у видов, различающихся по питанию: сапрофитов (подъельник, гнездовка), паразитов (заразиха, повилыка, раффлезия), полупаразитов (погремок, марьянник, омела), насекомоядных растений (росянка, пузырчатка, непентес). Но и зеленые фотоавтотрофные растения занимают разные экологические ниши в фитоценозах. Множественность экологических ниш определяется разным использованием растениями среды, размещением органов в воздухе и почве, ритмами сезонного развития, длительностью периода вегетации, сроками цветения и особенностями плодоношения, взаимосвязями с элементами абиотической среды и всеми компонентами биоценоза.

В водоемах растения, полностью погруженные в воду (элодея, роголистник, уруть), оказываются в иных условиях температуры, освещенности, газового режима, чем плавающие на поверхности (телорез, водокрас, ряска) или укореняющиеся на дне и выносящие листья на поверхность (кувшинка, кубышка, виктория). Различаются они и взаимосвязями со средой. Эпифиты тропических лесов занимают сходные, но все же не идентичные ниши, так как относятся к разным экологическим группам по отношению к свету и воде (гелиофиты и сциофиты, гигрофиты, мезофиты и ксерофиты). Разные эпифитные орхидеи имеют узкоспециализированных опылителей.

В зрелом широколиственном лесу деревья первого яруса – дуб обыкновенный, вяз гладкий, клен платановидный, липа сердцелистная, ясень обыкновенный имеют сходные жизненные формы. Древесный полог, образованный их кронами, оказывается в одном горизонте, в сходных условиях среды. Но внимательный анализ показывает, что они по-разному участвуют в жизни сообщества и, следовательно, занимают разные экологические

ниши. Эти деревья различаются по степени светолюбия и теневыносливости, срокам цветения и плодоношения, способам опыления и распространения плодов, составу консортов и проч. Дуб, вяз и ясень – анемофильные растения, но насыщение среды их пыльцой происходит в разные сроки. Клен и липа – энтомофилы, хорошие медоносы, но цветут в разное время. У дуба – зоохория, у остальных широколиственных деревьев – анемохория. Состав консортов у всех разный.

Если в широколиственном лесу кроны деревьев находятся в одном горизонте, то активные корневые окончания располагаются на разной глубине. Корни дуба проникают наиболее глубоко, выше располагаются корни клена и еще более поверхностно – ясеня. Опад разных видов деревьев утилизируется с разной скоростью. Листья липы, клена, вяза, ясеня к весне почти полностью разлагаются, а листья дуба и весной еще образуют рыхлую лесную подстилку.

В соответствии с представлениями Л. Г. Раменского об экологической индивидуальности видов и с учетом того, что виды растений в сообществе по-разному участвуют в освоении и преобразовании среды и трансформации энергии, можно считать, что в сложившихся фитоценозах каждый вид растения имеет свою экологическую нишу.

В онтогенезе растения, как и многие животные, меняют экологическую нишу. С возрастом они более интенсивно используют и преобразуют среду. Переход растения в генеративный период заметно расширяет круг консортов, меняет размер и напряженность фитогенного поля. Средообразующая роль стареющих, сенильных растений убывает. Они теряют многих консортов, но увеличивается роль связанных с ними деструкторов. Продукционные процессы ослабляются.

У растений имеет место перекрывание экологических ниш. Оно усиливается в отдельные периоды при ограничении ресурсов среды, но поскольку виды используют ресурсы индивидуально, избирательно и с разной интенсивностью, конкуренция в устойчивых фитоценозах ослабляется.

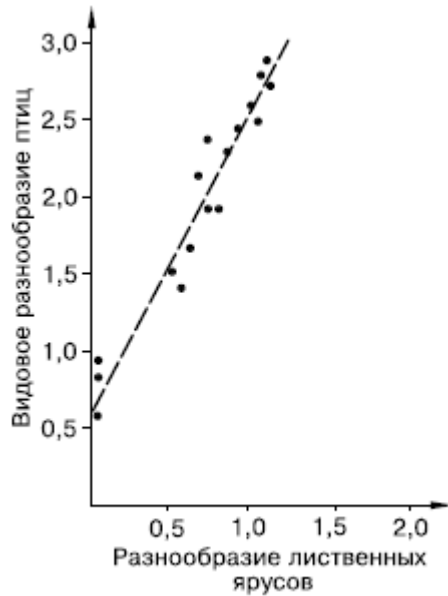


Рис. 94. Корреляция между разнообразием лиственных ярусов и видовым разнообразием птиц (индексы Шеннона по Макартуру из Э. Пианка, 1981)

На богатство экологических ниш в биоценозе оказывают влияние две группы причин. Первая – условия среды, предоставляемые биотопом. Чем мозаичнее и разнообразнее биотоп, тем больше видов могут размежевать в нем свои экологические ниши. Другой источник разнообразия ниш – сами виды, являющиеся ресурсом и создающие среду для других. Американский исследователь Р. Макартур, изучая ярусное разнообразие растительности по горному склону и число видов гнездящихся птиц, продемонстрировал прямую зависимость между этими показателями, положив начало многим исследованиям, подтверждающим *связь видовой емкости сообществ с их внутренней структурой* (рис. 94). Любой новый вид, внедряющийся в сообщество, увеличивает число имеющихся в нем экологических ниш не только за счет своего собственного положения среди других, но и предоставляя ресурсы для паразитов и хищников, норových и гнездовых сожителей и т. п.

7.5. Ценотические стратегии видов

В фитоценологии разработаны классификации растений по их способности к совместному произрастанию и ценотической значимости. Общие положения этих классификаций могут быть применены и к животным, так как они характеризуют своего рода стратегии видов, определяющие их место в биоценозах. Наиболее часто используется **система Л. Г. Раменского и Д. Грайма.**

Группы растений, которые занимают сходное положение в фитоценозах, называют **фитоцено типами**. Л. Г. Раменский предложил различать среди совместно живущих растений три типа – виоленты, пациенты и эксплеренты. Он популярно характеризовал их как силовиков, выносливцев и выполняющих (т. е. заполняющих свободное пространство), уподобляя львам, верблюдам и шакалам. **Виоленты** обладают высокой конкурентной способностью в данных условиях: «энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды». **Пациенты** «в борьбе за существование... берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временным». Они довольствуются теми ресурсами, которые остаются от виолентов. **Эксплеренты** «имеют очень низкую конкурентную мощь, но зато они способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, выполняя промежутки между сильными растениями, так же легко они вытесняются последними».

Более подробные классификации выделяют и другие, промежуточные типы. В частности, можно различать еще группу **пионерных** видов, которые быстро занимают вновь возникающие территории, на которых еще не было никакой растительности. Пионерные виды частично обладают свойствами эксплерентов – низкой конкурентной способностью, но, как и пациенты, обладают высокой выносливостью к физическим условиям среды.

В 70-е годы прошлого века, спустя 40 лет после Л. Г. Раменского, выделение тех же трех фитоцено типов повторил незнакомый с его классификацией ботаник Д. Грайм, обозначив их другими терминами: **конкуренты, толеранты и рудералы**.

Практически в любой группе организмов выделяются аналогичные по способности к совместному существованию виды, поэтому классификацию цено тических стратегий Раменского-Грайма можно относить к общеэкологической.

Глава 8. Популяции

8.1. Понятие о популяции в экологии

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

Слово «популяция» происходит от латинского «популюс» – народ, население. Экологическую популяцию, таким образом, можно определить как население одного вида на определенной территории.

Члены одной популяции оказывают друг на друга не меньшее воздействие, чем физические факторы среды или другие обитающие совместно виды организмов. В популяциях проявляются в той или иной степени все формы связей, характерные для межвидовых отношений, но наиболее ярко выражены мутуалистические (взаимно полезные) и конкурентные. *Специфические внутривидовые взаимосвязи* – это отношения, связанные с воспроизводством: между особями разных полов и между родительским и дочерним поколениями.

При половом размножении обмен генами превращает популяцию в относительно целостную генетическую систему. Если перекрестное оплодотворение отсутствует и преобладает вегетативное, партеногенетическое или другие способы размножения, генетические связи слабее и популяция представляет собой систему клонов, или чистых линий, совместно использующих среду. Такие популяции объединены в основном экологическими связями. Во всех случаях в популяциях действуют законы, позволяющие таким образом использовать ограниченные ресурсы среды, чтобы обеспечить оставление потомства. Достигается это в основном через количественные изменения населения. Популяции многих видов обладают свойствами, позволяющими им регулировать свою численность.

Поддержание оптимальной в данных условиях численности называют *гомеостазом популяции*. Гомеостатические возможности популяций по-разному выражены у различных видов. Осуществляются они также через взаимоотношения особей.

Таким образом, популяции, как групповые объединения, обладают рядом специфических свойств, которые не присущи каждой отдельно взятой особи.

Основные характеристики популяций:

- 1) *численность* – общее количество особей на выделяемой территории;
- 2) *плотность* популяции – среднее число особей на единицу площади или объема занимаемого популяцией пространства; плотность популяции можно выражать также через массу членов популяции в единице пространства;
- 3) *рождаемость* – число новых особей, появившихся за единицу времени в результате размножения;
- 4) *смертность* – показатель, отражающий количество погибших в популяции особей за определенный отрезок времени;
- 5) *прирост популяции* – разница между рождаемостью и смертностью; прирост может быть как положительным, так и отрицательным;
- 6) *темп роста* – средний прирост за единицу времени.

Популяции свойственна определенная организация. Распределение особей по территории, соотношения групп по полу, возрасту, морфологическим, физиологическим, поведенческим и генетическим особенностям отражают **структуру популяции**. Она формируется, с одной стороны, на основе общих биологических свойств вида, а с другой – под влиянием абиотических факторов среды и популяций других видов. Структура популяций имеет, следовательно, приспособительный характер. Разные популяции одного вида обладают как сходными особенностями структуры, так и отличительными, характеризующими специфику экологических условий в местах их обитания.

Таким образом, кроме адаптивных возможностей отдельных особей, население вида на определенной территории характеризуется еще и приспособительными чертами групповой организации, которые являются свойствами популяции как наиндивидуальной системы. Адаптивные возможности вида в целом как системы популяций значительно шире приспособительных особенностей каждой конкретной особи.

8.2. Популяционная структура вида

Каждый вид, занимая определенную территорию (*ареал*), представлен на ней системой популяций. Чем сложнее расчленена территория, занимаемая видом, тем больше возможностей для обособления отдельных популяций. Однако в не меньшей степени популяционную структуру вида определяют его биологические особенности, такие, как подвижность составляющих его особей, степень их привязанности к территории, способность преодолевать естественные преграды.

8.2.1. Степень обособленности популяций

Если члены вида постоянно перемещаются и перемешиваются на обширных пространствах, такой вид характеризуется небольшим числом крупных популяций. Большими миграционными способностями отличаются, например, северные олени и песцы. Результаты мечения показывают, что песцы перемещаются за сезон на сотни, а иногда более чем на тысячу километров от мест размножения. Северные олени совершают регулярные сезонные кочевки также в масштабах сотен километров. Границы между популяциями таких видов проходят обычно по крупным географическим преградам: широким рекам, проливам, горным хребтам и т. п. В некоторых случаях подвижный вид при относительно небольшом ареале может быть представлен одной-единственной популяцией, например кавказский тур, стада которого постоянно кочуют по двум основным хребтам этого горного массива.

При слабо развитых способностях к перемещению в составе вида формируется множество мелких популяций, отражающих мозаичность ландшафта. У растений и малоподвижных животных число популяций находится в прямой зависимости от степени разнородности среды. Например, в горных районах территориальная дифференцировка таких видов всегда более сложна, чем на ровных открытых пространствах. Примером вида, у которого множественность популяций определяется не столько дифференцировкой среды, сколько особенностями поведения, является бурый медведь. Медведи отличаются большой привязанностью к местам своего обитания, поэтому в пределах обширного ареала представлены множеством относительно мелких группировок, отличающихся друг от друга по ряду свойств.

Степень обособленности соседних популяций вида очень различна. В некоторых случаях они резко разделены территорией, непригодной для обитания, и четко локализованы в пространстве, например популяции окуня и линя в изолированных друг от друга озерах или популяции пластинчатозубой крысы, белоусой славки, индийской камышевки и других видов в оазисах и долинах рек среди пустынь.

Противоположный вариант – сплошное заселение видом обширных территорий. Такой характер распространения свойствен, например, малым сусликам в сухих степях и полупустынях. В этих ландшафтах плотность их населения повсеместно высока. Отдельные непригодные для жизни участки легко преодолеваются при расселении молодняка, а в благоприятные годы на них возникают временные поселения. Здесь вычлнить границы между популяциями можно лишь условно, между областями с разной плотностью населения.

Другой пример сплошного распространения вида – семиточечная божья коровка. Эти жуки встречаются в самых различных биотопах и разных природных зонах. Вид характеризуется, кроме того, предзимними миграциями. Границы между популяциями в таких случаях почти не выражены. Однако, поскольку совместно обитающие особи контактируют между собой чаще, чем с представителями других частей ареала, население удаленных друг от друга мест можно считать разными популяциями.

В пределах одного и того же вида могут быть популяции как с хорошо различимыми, так и со смазанными границами (рис. 95). У известного вредителя зерновых культур на юге нашей страны – клопа-черепашки (*Eurygaster integriceps*) – через 2,5–3 месяца после выхода из яиц и активного питания на полях начинается отлет в леса предгорий, за десятки, а порой и сотни километров, где клопы залегают до следующей весны под слой древесного опада. Дальность перелетов зависит от степени упитанности особей, и в результате на одних и тех же зимовках смешиваются клопы из разных мест.

Направление весеннего разлета сильно зависит от направления ветра, и клопы не обязательно возвращаются в места отрождения. Кроме того, часть черепашек не улетает далеко, а зимует в ближайших лесополосах. Таким образом, на обширных территориях происходит постоянное перемещение и перемешивание особей, которое не позволяет строго разграничивать отдельные популяции. Между тем в определенных частях ареала, как горных, так и равнинных, черепашка ведет относительно оседлый образ жизни, совершая лишь короткие перелеты к ближайшим местам зимовок. В таких районах возникают обособленные популяции, представляющие собой отдельные локальные очаги размножения вредителя. Таким образом, в пределах вида популяции могут быть представлены группами разного объема.

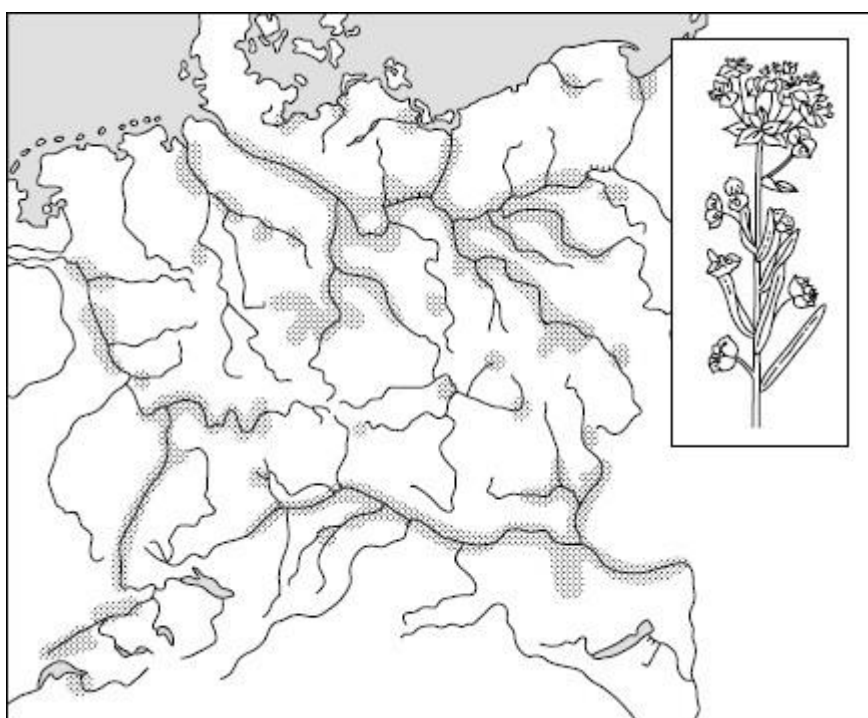


Рис. 95. Ленточные популяции болотного молочая в Средней Европе (по А. Г. Воронову, 1963)

Между популяциями осуществляется обмен отдельными особями, который может быть либо достаточно регулярным, либо эпизодическим. При сезонных кочевках ворон, например, часть молодых птиц ежегодно остается на местах зимовок, образуя пары с представителями оседлого населения. Связь между населением отдельных видов рыб в озерах осуществляется значительно реже, например в годы с особо сильными паводками, когда обособленные водоемы соединяются в единую водную систему.

Взаимоотношения видов не сводятся только к взаимодействию особей, хотя и осуществляются через индивидуальные контакты. Отношения между хищником и его

жертвой кратко-временны. Связь между их популяциями длительна и является одним из условий функционирования сообществ. Связи между отдельными особями приводят к одним результатам, связи между популяциями – к качественно другим. Например, длительное воздействие конкретного паразита может иметь следствием изменение физиологического состояния, плодовитости, долговечности хозяина и т. п. Взаимоотношения популяций этих же видов приводят к изменениям их основных групповых характеристик: численности, возрастного состава, смертности, темпов роста популяций.

Связи между популяциями поддерживают вид как единое целое. Слишком длительная и полная изоляция популяций приводит обычно к образованию новых видов.

Различия между отдельными популяциями выражены в разной степени. Они могут затрагивать не только их групповые характеристики, но и качественные особенности физиологии, морфологии и поведения отдельных особей (рис. 96). Эти различия создаются в основном под влиянием естественного отбора, приспособляющего каждую популяцию к конкретным условиям ее существования.



Рис. 96. Ветви дубов, выращенных из желудей, собранных из разных географических популяций: 1 – в байрачных лесах Волгоградской области; 2 – в дубравах Белоруссии (по М. С. Двораковскому, 1983)

Зайцы-беляки из разных частей ареала различаются характером окраски, размерами, строением пищеварительной системы. Например, длина слепой кишки у зайцев полуострова Ямал в 2 раза больше, чем у представителей из лесостепного Урала. Это связано с характером питания, разной долей грубых кормов в составе рациона.

Средняя величина выводка в центрально-якутской популяции составляет около 7 зайчат на самку, которая дает приплод один раз в год. В карельской части ареала зайчихи приносят зайчат дважды за сезон, но средняя величина выводка около 4 экземпляров. В Белоруссии самки беляков могут давать до четырех приплодов в год. Заячье население разных географических территорий испытывает неодинаковое давление со стороны хищников и паразитов. Например, в Верхоянье до 70 % зайцев бывает поражено цестодами, вызывающими заболевание мозга. Архангельская популяция больше других страдает от печеночного сосальщика. Различия в характере размножения и масштабах гибели от тех или иных причин определяют различия в общей численности, плотности, темпах роста и структуре популяций разных регионов. Популяции различаются между собой тем сильнее, чем более несходны условия их обитания и чем слабее между ними обмен особями.

8.2.2. Классификация популяций

Экологи руководствуются различными принципами для выделения и классификации популяций как территориальных группировок в пределах вида.

Н. П. Наумов на примере млекопитающих рассматривает *вид как иерархическую систему популяций различных рангов*. Его **классификация основывается на ландшафтно-биотопическом подходе к выделению популяционных единиц**. Наиболее крупные территориальные группировки вида – *подвиды*, или географические расы. Система подвидов и масштабы занимаемой ими территории зависят от биологических особенностей вида. Ареалы подвидов у подвижных форм могут быть очень велики. В их пределах на территориях с однородными географическими условиями выделяются *географические популяции*, отличающиеся общностью приспособлений к климату и ландшафту. Они, в свою очередь, состоят из более мелких популяций, населяющих различные участки среды. К популяциям низшего ранга применяют разные наименования: экологические, биотопические, местные, локальные, элементарные и т. д. Такие популяции могут быть временными и нестабильными. Чем ниже ранг популяций, тем более тесна связь между соседними популяциями, больше степень обмена особями, менее выражены отличительные особенности. Наиболее сильны различия между группировками подвидового ранга. Они затрагивают не только физиологические и поведенческие черты отдельных особей, но и наследственно закреплены в некоторых чертах их морфологии. Связи между популяциями различных рангов обеспечивают единство вида и обогащение его наследственного фонда.

В школе академика С. С. Шварца развивается другой, **историко-генетический подход к выделению природных популяций**. С этой точки зрения популяции как генетическое единство можно выделять только у видов с половым размножением и перекрестным оплодотворением. Обязательным признаком популяции считается также ее способность к самостоятельному существованию на данной территории в течение неопределенно долгого времени за счет размножения, а не притока особей извне. Временные поселения разных масштабов не относятся к разряду популяций, а считаются внутрипопуляционными подразделениями. С этих позиций *вид представлен не иерархическим соподчинением, а пространственной системой соседствующих популяций разных масштабов и с разной степенью связей и изоляции между ними*.

С позиций В. Н. Беклемишева и его последователей популяционная структура характерна для всех видов, но при этом следует выделять разные типы популяций, используя критерии, отражающие разные стороны их взаимодействия со средой. Например, **по способу размножения и степени генетической целостности** популяции делятся на *панмиктические* (с перекрестным оплодотворением, наиболее целостные), *клональные* и *клонально-панмиктические*. Примеры популяций последнего типа можно выделить у тлей, где партеногенетические поколения сменяются половыми. **По способности к самовоспроизведению** различают *постоянные* и *временные* популяции. Постоянные популяции могут быть *независимыми*, не нуждающимися в притоке особей извне для поддержания своей численности, и *полузависимыми*, когда такой приток существенно повышает численность популяции, но она может сохраняться и без него. Временные популяции могут также быть различного типа. Общие их особенности в том, что собственный приплод не покрывает смертность и длительность их существования зависит от мигрантов. **По размерам** различают *карликовые*, *обычные локальные* и *суперпопуляции*. Последние занимают сплошь обширные территории и состоят из большого числа особей. Единство таких популяций в основном топографическое, так как взаимные контакты особей ослаблены расстоянием. В их пределах вычленяют субпопуляции разных масштабов.

Популяции можно классифицировать также по их пространственной и возрастной структуре, по постоянству приуроченности или смене сред обитания и другим экологическим критериям.

Территориальные границы популяций разных видов не совпадают. Наряду с видами, у которых более или менее отчетливо вычленяются локальные популяции (мышевидные грызуны и другие мелкие млекопитающие, некоторые немигрирующие насекомые, моллюски и т. п.), существуют виды с более широкими популяционными

границами. Например, территория, занимаемая одной популяцией таких крупных подвижных животных, как лоси, включает множество конкретных участков с разнообразной растительностью: леса с господством различных пород, поля, луга, овраги, поймы рек и т. п. Не ограничены местными пределами популяции многих птиц, крупных млекопитающих, а также ряда мелких организмов с эффективными способами расселения.

Многообразие природных популяций выражается также в многообразии типов их внутренней структуры.

8.3. Биологическая структура популяций

Основные показатели структуры популяций – численность, распределение организмов в пространстве и соотношение разнокачественных особей.

Индивидуальные черты каждого организма зависят от особенностей его наследственной программы (генотипа) и от того, как эта программа реализована в ходе онтогенеза. Каждая особь имеет определенные размеры, пол, отличительные черты морфологии, особенности поведения, свои пределы выносливости и приспособляемости к изменениям среды. Распределение этих признаков в популяции также характеризует ее структуру.

Структура популяции не стабильна. Рост и развитие организмов, рождение новых, гибель от различных причин, изменение окружающих условий, увеличение или уменьшение численности врагов – все это приводит к изменению различных соотношений внутри популяции. От того, какова структура популяции в данный период времени, во многом зависит направление ее дальнейших изменений.

8.3.1. Половая структура популяций

Соотношение особей по полу и особенно доля размножающихся самок в популяции имеют большое значение для дальнейшего роста ее численности. У большинства видов пол будущей особи определяется в момент оплодотворения в результате рекомбинации половых хромосом. Такой механизм обеспечивает равное соотношение зигот по признаку пола, но из этого не следует, что такое же соотношение характерно для популяции в целом. Сцепленные с полом признаки часто определяют значительные различия в физиологии, экологии и поведении самцов и самок. Следствием этого является более высокая вероятность гибели представителей какого-либо пола и изменение соотношения полов в популяции.

Экологические и поведенческие различия между особями мужского и женского пола могут быть сильно выражены. Например, самцы комаров семейства Culicidae, в отличие от кровососущих самок, в имагинальный период либо не питаются совсем, либо ограничиваются слизыванием росы, либо потребляют нектар растений. Но даже если образ жизни самцов и самок сходен, они различаются по многим физиологическим признакам: темпам роста, срокам полового созревания, устойчивостью к изменениям температуры, голоданию и т. п.

Различия в смертности проявляются еще в эмбриональный период. Например, у ондатр во многих районах среди новорожденных в полтора раза больше самок, чем самцов. В популяциях пингвинов *Megadyptes antipodes* при выходе птенцов из яиц подобной разницы не отмечается, но к десятилетнему возрасту на каждом двух самцов остается лишь одна самка. У некоторых летучих мышей доля самок в популяции после зимней спячки снижается порой до 20 %. Многие другие виды отличаются, наоборот, более высокой смертностью самцов (фазаны, утки-кряквы, большие синицы, многие грызуны).

Таким образом, соотношение полов в популяции устанавливается не только по генетическим законам, но и в известной мере под влиянием среды.

У рыжих лесных муравьев (*Formica rufa*) из яиц, отложенных при температуре ниже +20 °С, развиваются самцы, при более высокой – почти исключительно самки. Механизм этого явления заключается в том, что мускулатура семяприемника, где хранится после копуляции сперма, активизируется лишь при высоких температурах, обеспечивая оплодотворение откладываемых яиц. Из неоплодотворенных же яиц у перепончатокрылых развиваются лишь самцы.

Особенно наглядно влияние условий среды на половую структуру популяций у видов с чередованием половых и партеногенетических поколений. Дафнии *Daphnia magna* при оптимальной температуре размножаются партеногенетически, но при повышенной или пониженной температуре в популяциях появляются самцы. На появление обоеполого поколения у тлей могут влиять изменения длины светового дня, температуры, увеличение плотности населения и другие факторы.

Среди цветковых растений встречается немало двудомных видов, у которых существуют мужские и женские особи: виды ив, тополей, дрема белая, щавель малый, пролесник многолетний, бодяк полевой и др. Есть и виды с женской двудомностью, когда одни особи имеют обоеполые цветки, а другие – женские, т. е. с неразвитым андроцеом. Обычно андростерильные цветки мельче, чем обоеполые. Такое явление встречается в семействах губоцветных, гвоздичных, ворсянковых, колокольчиковых и др. Примерами

видов с женской двудомностью являются чабрец Маршалла, душица обыкновенная, мята полевая, будра плющевидная, смолевка поникшая, герань лесная и др. Популяции таких видов генетически неоднородны. В них облегчено перекрестное опыление, чаще наблюдается протероандрия – более раннее созревание пыльников по сравнению с пестиками. В пределах ареала видов половая структура популяций растений более или менее постоянная, однако изменение внешних условий меняет соотношение полов. Так, в засушливый 1975 г. в Зауралье резко уменьшилось число женских форм, например у шалфея степного в 10 раз, у спаржи лекарственной в 3 раза.

У некоторых видов пол изначально определяется не генетическими, а экологическими факторами. Так, у растений *Arisaema japonica* пол зависит от накопления запасов питательных веществ в клубнях. Из крупных клубней вырастают экземпляры с женскими цветками, из мелких – с мужскими.

8.3.2. Возрастная структура популяций

С возрастом требования особи к среде и устойчивость к отдельным ее факторам закономерно и весьма существенно изменяются. На разных стадиях онтогенеза могут происходить смена сред обитания, изменение типа питания, характера передвижения, общей активности организмов. Нередко возрастные экологические различия в пределах вида выражены в значительно большей степени, чем различия между видами. Травяные лягушки на суше и их головастики в водоемах, гусеницы, грызущие листья, и крылатые бабочки, сосущие нектар, сидячие морские лилии и их планктонные личинки долиолярии – всего лишь разные онтогенетические стадии одних и тех же видов. Возрастные различия в образе жизни часто приводят к тому, что отдельные функции целиком выполняются на определенной стадии развития. Например, многие виды насекомых с полным превращением не питаются в имагинальном состоянии. Рост и питание осуществляются на личиночных стадиях, тогда как взрослые особи выполняют только функции расселения и размножения.

Возрастные различия в популяции существенно усиливают ее экологическую неоднородность и, следовательно, сопротивляемость среде. Повышается вероятность того, что при сильных отклонениях условий от нормы в популяции сохранится хотя бы часть жизнеспособных особей и она сможет продолжить свое существование. Возрастная структура популяций имеет приспособительный характер. Она формируется на основе биологических свойств вида, но всегда отражает также силу воздействия факторов окружающей среды.

Возрастная структура популяций у растений. У растений возрастная структура ценопопуляции, т. е. популяции конкретного фитоценоза, определяется соотношением возрастных групп. Абсолютный, или календарный, возраст растения и его возрастное состояние – понятия не тождественные. Растения одного календарного возраста могут находиться в разных возрастных состояниях. **Возрастное**, или онтогенетическое **состояние особи** – это этап ее онтогенеза, на котором она характеризуется определенными отношениями со средой. Полный онтогенез, или 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 (рис. 97).

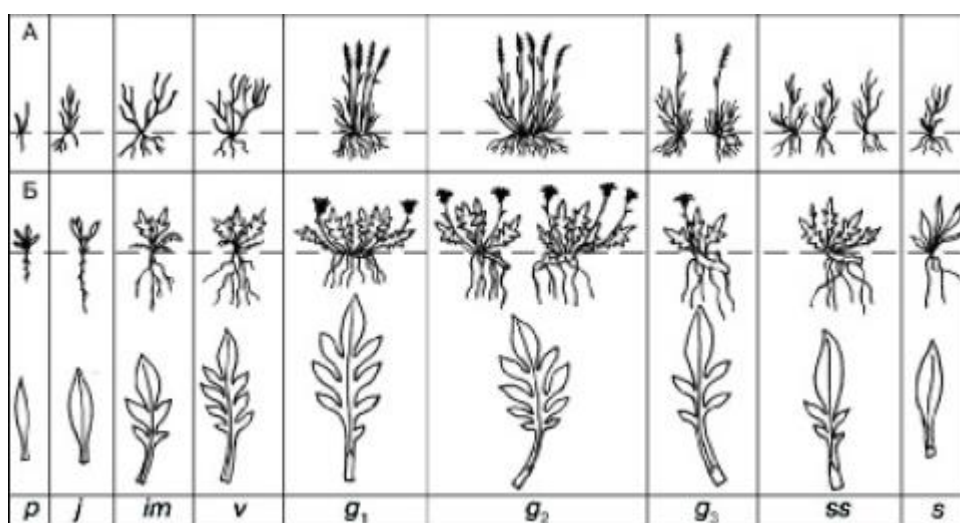


Рис. 97. Возрастные состояния овсяницы луговой (А), василька сибирского (Б):

p – проростки; *j* – ювенильные растения; *im* – имматурные; *v* – виргинильные; *g₁* – молодые генеративные; *g₂* – средневозрастные генеративные; *g₃* – старые генеративные; *ss* – субсенильные; *s* – сенильные

Проростки имеют смешанное питание за счет запасных веществ семени и собственной ассимиляции. Это маленькие растения, для которых характерно наличие зародышевых структур: семядолей, начавшего расти зародышевого корня и, как правило, одноосного побега с небольшими листьями, имеющими часто более простую форму, чем у взрослых растений.

Ювенильные растения переходят к самостоятельному питанию. У них отсутствуют семядоли, но организация еще проста, часто сохраняется одноосность и листья иной формы и меньшего размера, чем у взрослых.

Имматурные растения имеют признаки и свойства, переходные от ювенильных растений к взрослым вегетативным. У них часто начинается ветвление побега, что приводит к увеличению фотосинтетического аппарата.

У **взрослых вегетативных** растений появляются черты типичной для вида жизненной формы в структуре подземных и наземных органов и строение вегетативного тела принципиально соответствует генеративному состоянию, но репродуктивные органы пока отсутствуют.

Переход растений в генеративный период определяется не только появлением цветков и плодов, но и глубокой внутренней биохимической и физиологической перестройкой организма. В генеративном периоде в растениях безвременника великолепного примерно вдвое больше колхамина и вдвое меньше колхицина, чем в молодых и старых вегетативных особях; у свербиги восточной резко повышается содержание всех форм фосфорных соединений, а также активность каталазы, интенсивность фотосинтеза и транспирации; у жабрицы порезниковой содержание РНК увеличивается в 2 раза, а общего азота – в 5 раз.

Молодые генеративные растения зацветают, образуют плоды, происходит окончательное формирование взрослых структур. В отдельные годы могут быть перерывы в цветении.

Средневозрастные генеративные растения обычно достигают наибольшей мощности, имеют наибольший ежегодный прирост и семенную продукцию, также могут иметь перерыв в цветении. В этом возрастном состоянии у клонообразующих видов часто начинает проявляться дезинтеграция особей, возникают клоны.

Старые генеративные растения характеризуются резким снижением репродуктивной функции, ослаблением процессов побего- и корнеобразования. Процессы отмирания начинают преобладать над процессами новообразования, усиливается дезинтеграция.

Старые вегетативные (субсенильные) растения характеризуются прекращением плодоношения, снижением мощности, усилением деструктивных процессов, ослаблением связи между побеговыми и корневыми системами, возможно упрощение жизненной формы, появление листьев имматурного типа.

Сенильные растения характеризуются крайней дряхлостью, уменьшением размеров, при возобновлении реализуются немногие почки, вторично появляются некоторые ювенильные черты (форма листьев, характер побегов и т. д.).

Отмирающие особи – крайняя степень выражения сенильного состояния, когда у растения остаются живыми лишь некоторые ткани и в отдельных случаях – покоящиеся почки, которые не могут развить надземные побеги.

У некоторых деревьев (дуба черешчатого, бука лесного, клена полевого и др.) описано **квазисенильное** возрастное состояние (термин предложен Т. А. Работновым). Это угнетенные, низкорослые растения, описанные как торчки (рис. 98). Они приобретают со временем черты старого вегетативного растения, так и не пройдя генеративную фазу.

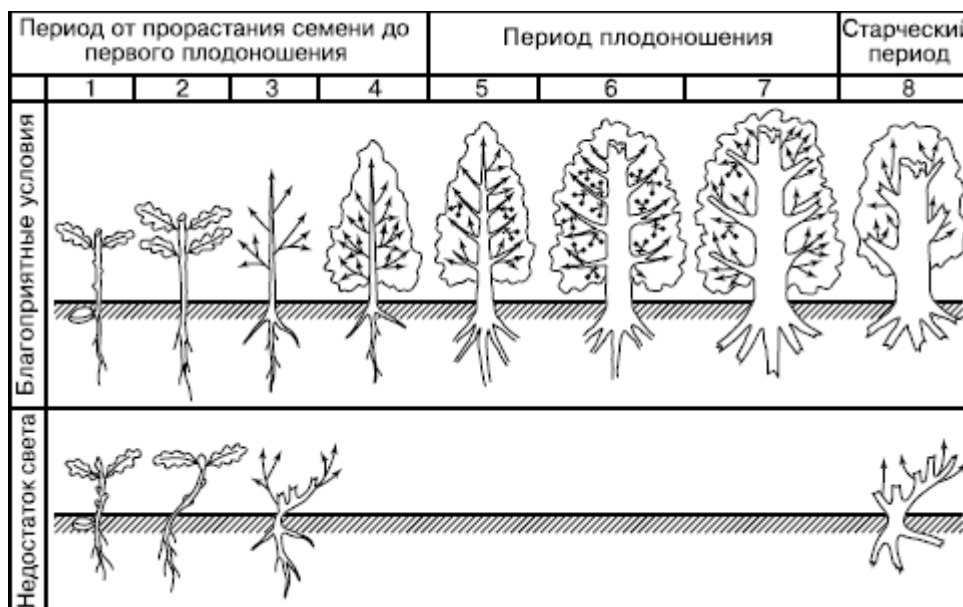


Рис. 98. Онтогенез дуба черешчатого в благоприятных условиях (сверху) и при недостатке света (по О. В. Смирновой, 1998)

Распределение особей ценопопуляции по возрастным состояниям называется ее **возрастным**, или онтогенетическим **спектром**. Он отражает количественные отношения разных возрастных уровней.

Для определения численности каждой возрастной группы у разных видов используют различные счетные единицы. Счетной единицей могут быть отдельные особи, если в течение всего онтогенеза они остаются пространственно обособленными (у однолетников, стержнекорневых моно- и поликарпических трав, многих деревьев и кустарников) или являются четко разграниченными частями клона. У длиннокорневищных и корнеотпрысковых растений счетной единицей могут быть парциальные побеги или парциальные кусты, так как при физической целостности подземной сферы они оказываются нередко физиологически разобщенными, что установлено, например, для ландыша майского при использовании радиоактивных изотопов фосфора. У плотнoderновинных злаков (щучка, типчак, ковыли, змеевка и др.)

счетной единицей наряду с молодыми особями может быть компактный клон, который в отношениях со средой выступает как единое целое.

Число семян в почвенном запасе, хотя этот показатель и очень важен, при построении возрастного спектра ценопопуляции обычно не учитывается, так как подсчет их очень трудоемок и получить статистически надежные величины практически невозможно.

Если в возрастном спектре ценопопуляции в момент ее наблюдения представлены только семена или молодые особи, ее называют **инвазионной**. Такая ценопопуляция не способна к самоподдержанию, и существование ее зависит от поступления зачатков извне. Часто это молодая ценопопуляция, только что внедрившаяся в биоценоз. Если ценопопуляция представлена всеми или почти всеми возрастными группами (некоторые возрастные состояния у конкретных видов могут быть не выражены, например, имматурное, субсенильное, ювенильное), то она называется **нормальной**. Такая популяция независима и способна к самоподдержанию семенным или вегетативным путем. В ней могут преобладать те или иные возрастные группы. В связи с этим различают молодые, средневозрастные и старые нормальные ценопопуляции.

Нормальная ценопопуляция, состоящая из особей всех возрастных групп, называется **полночленной**, а если особи каких-либо возрастных состояний отсутствуют (в неблагоприятные годы временно могут выпадать отдельные возрастные группы), то популяция называется **нормальной неполночленной**.

Регрессивная ценопопуляция представлена только сенильными и субсенильными или также генеративными, но старыми, не образующими всхожих семян. Такая ценопопуляция не способна к самоподдержанию и зависит от заноса зачатков извне.

Инвазионная ценопопуляция может перейти в нормальную, а нормальная – в регрессивную.

Возрастная структура ценопопуляции во многом 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, способностью образовывать клоны и др. Типичный возрастной спектр называется **базовым** (рис. 99). Проявление всех этих биологических особенностей, в свою очередь, зависит от условий внешней среды. Меняется и ход онтогенеза, который может протекать у одного вида во многих вариантах (поливариантность онтогенеза), что сказывается на структуре возрастного спектра ценопопуляции (рис. 100).

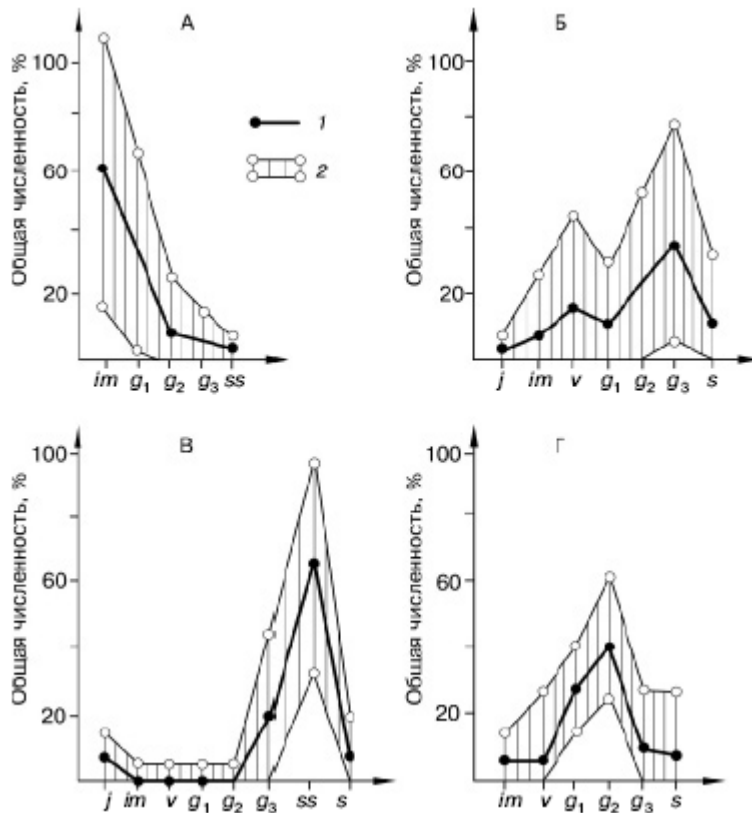


Рис. 99. Базовый тип спектра ценопопуляций (по Л. Б. Заугольевой, 1976) А – бурячок ленский; Б – анабазис безлистный; В – овсяница луговая; Г – типчак.

1 – базовый спектр; 2 – пределы изменения базового спектра

Разные размеры растений отражают различную *жизненность* особей в пределах каждой возрастной группы. Жизненность особи проявляется в мощности ее вегетативных и генеративных органов, что соответствует количеству накопленной энергии, и в устойчивости к неблагоприятным воздействиям, что определяется способностью к регенерации. Жизненность каждой особи меняется в онтогенезе по одновершинной кривой, возрастая на восходящей ветви онтогенеза и уменьшаясь на нисходящей. У многих видов особи одного возрастного состояния в одной ценопопуляции могут иметь разную жизненность. Эта дифференциация особей по жизненности может вызываться разнокачественностью семян, разными сроками их прорастания, микроусловиями среды, воздействием животных и человека, конкурентными отношениями. Высокая жизненность может сохраняться до смерти особи во всех возрастных состояниях или снизиться в ходе онтогенеза. Растения высокого уровня жизненности нередко проходят все возрастные состояния ускоренными темпами. В ценопопуляциях часто преобладают растения среднего уровня жизненности. Одни из них проходят онтогенез полностью, а другие пропускают часть возрастных состояний, переходя перед отмиранием на более низкий

уровень жизненности. Растения низшего уровня жизненности имеют сокращенный онтогенез и часто переходят в сенильное состояние, едва приступив к цветению.

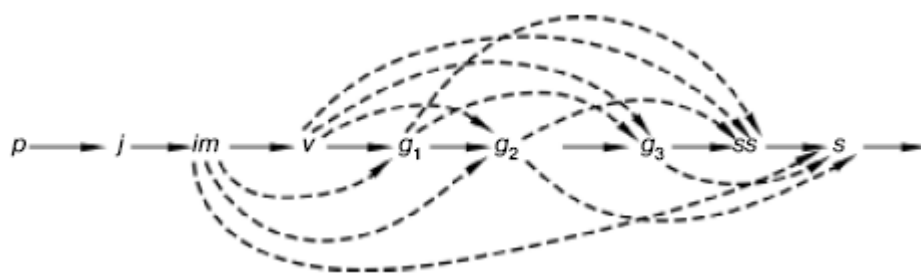


Рис. 100. Варианты развития ежи сборной в разных экологических условиях (по Л. А. Жуковой, 1985). Латинскими буквами обозначены возрастные состояния растений, а пунктирными линиями – их возможная последовательность

Особи одной ценопопуляции могут развиваться и переходить из одного возрастного состояния в другое с разной скоростью. По сравнению с нормальным развитием, когда возрастные состояния сменяют друг друга в обычной последовательности, может наблюдаться ускорение или задержка в развитии, выпадение отдельных возрастных состояний или целых периодов, наступление вторичного покоя, часть особей может омолаживаться или отмирать. Многие луговые, лесные, степные виды при выращивании их в питомниках или посевах, т. е. на лучшем агротехническом фоне, сокращают свой онтогенез, например овсяница луговая и ежа сборная – с 20–25 до 4 лет, горицвет весенний – со 100 до 10–15 лет, жабрица порезниковая – с 10–18 до 2 лет. У других растений при улучшении условий онтогенез может удлиняться, как, например, у тмина обыкновенного.

В засушливые годы и при усилении выпаса у степного вида овсеца Шелля отдельные возрастные состояния выпадают. Например, взрослые вегетативные особи могут сразу пополнять группу субсенильных, реже – старых генеративных. Клубнелуковичные растения безвременника великолепного в центральных частях компактных клонов, где условия менее благоприятные (хуже освещение, увлажнение, минеральное питание, проявляется токсическое действие отмерших остатков), быстрее переходят в сенильное состояние, чем периферические особи. У свербиги восточной при усиленной пастбищной нагрузке, когда повреждаются почки возобновления, молодые и зрелые генеративные особи могут иметь перерывы в цветении, тем самым как бы омолаживаясь и продлевая свой онтогенез.

У ежи сборной в разных условиях реализуется от 1–2 до 35 путей онтогенеза, а у подорожника большого от 2–4 до 100. Возможность менять путь онтогенеза обеспечивает адаптацию к меняющимся условиям среды и расширяет экологическую нишу вида.

У двух видов степного овсеца – Шелля и опушенного – в Пензенской области четко прослежено циклическое изменение возрастных спектров в многолетней динамике. В засушливые годы популяции овсецов стареют, а во влажные – молодеют. Флюктуации возрастного спектра ценопопуляций вслед за погодными условиями особенно характерны для растений поемных лугов.

Возрастной спектр может варьировать не только вследствие внешних условий, но и в зависимости от реактивности и устойчивости самих видов. К выпасу у растений разная сопротивляемость: у одних выпас вызывает омолаживание, так как растения отмирают, не достигнув старости (например, у полыни равнинной), у других – способствует старению ценопопуляции из-за снижения возобновления (например, у степного вида жабрицы Ледебера).

У некоторых видов на всем протяжении ареала в широком диапазоне условий нормальные ценопопуляции сохраняют основные черты возрастной структуры (ясень обыкновенный, типчак, овсяница луговая и др.). Такой возрастной спектр зависит преимущественно от биологических свойств вида. В нем сохраняются прежде всего соотношения во взрослой, наиболее стабильной части. Число вновь возникающих и отмирающих особей в каждой возрастной группе сбалансировано, и общий спектр оказывается постоянным до значительных изменений условий существования. Такие базовые спектры чаще всего имеют ценопопуляции видов-эдификаторов в устойчивых сообществах. Им противопоставляются ценопопуляции, относительно быстро меняющие возрастной спектр вследствие не установившихся отношений с окружающей средой.

Чем крупнее особь, тем значительнее сфера и степень ее воздействия на среду и на соседние растения («фитогенное поле», по А. А. Уранову). Если в возрастном спектре ценопопуляции преобладают особи взрослые вегетативные, молодые и средневозрастные генеративные, то вся популяция в целом будет занимать более прочное положение среди других.

Таким образом, не только численность, но и возрастной спектр ценопопуляции отражает состояние и приспособленность ее к меняющимся условиям внешней среды и определяет позиции вида в биоценозе.

Возрастная структура популяций у животных. В зависимости от особенностей размножения члены популяции могут принадлежать к одной генерации или к разным. В первом случае все особи близки по возрасту и примерно одновременно проходят

очередные этапы жизненного цикла. Примером может служить размножение многих видов нестадных саранчовых. Весной из яиц, перезимовавших в кубышках, отложенных в землю, появляются личинки первого возраста. Отрождение личинок несколько растягивается под влиянием микроклиматических и иных условий, но в целом протекает довольно дружно. В это время популяция состоит только из молодых насекомых. Через 2–3 недели в связи с неравномерностью развития отдельных особей в ней могут одновременно встречаться личинки смежных возрастов, но постепенно вся популяция переходит в имагинальное состояние и к концу лета состоит только из взрослых половозрелых форм. К зиме, отложив яйца, они погибают. Такова же возрастная структура популяций у дубовой листовертки, слизней рода *Deroceras* и других видов с однолетним циклом развития, размножающихся один раз в жизни. Сроки размножения и прохождения отдельных возрастных стадий обычно приурочены к определенному сезону года. Численность таких популяций, как правило, неустойчива: сильные отклонения условий от оптимума на любой стадии жизненного цикла действуют сразу на всю популяцию, вызывая значительную смертность.

Виды с одновременным существованием различных генераций можно разделить на две группы: размножающиеся один раз в жизни и размножающиеся многократно.

У майских жуков, например, самки вскоре после откладки яиц весной погибают. Личинки развиваются в почве и окукливаются на четвертый год жизни. Одновременно в популяции присутствуют представители четырех генераций, каждая из которых появляется через год после предыдущей. Ежегодно завершает свой жизненный цикл одна генерация и появляется новая. Возрастные группы в такой популяции разделяются четким интервалом. Соотношение их по численности зависит от того, насколько благоприятными оказались условия при появлении и развитии очередного поколения. Например, генерация может оказаться малочисленной, если поздние заморозки погубят часть яиц или холодная дождливая погода помешает лету и копуляции жуков.

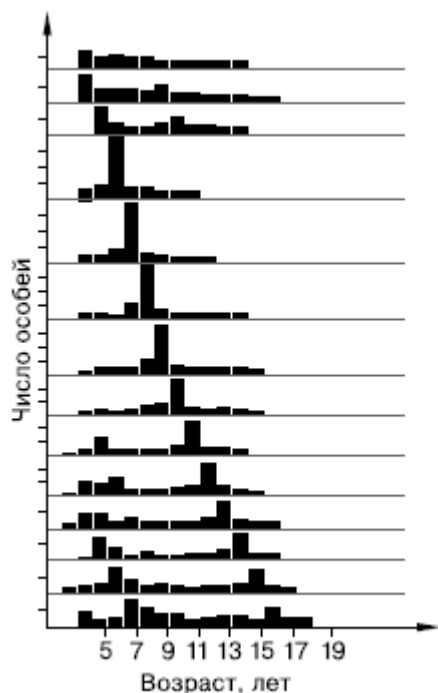


Рис. 101. Соотношение возрастных групп сельди за 14 лет. «Урожайные» поколения прослеживаются в течение нескольких лет (по Ф. Швердпфегеру, 1963)

У видов с однократным размножением и короткими жизненными циклами в течение года сменяется несколько поколений. Одновременное существование разных генераций обусловлено растянутостью откладки яиц, роста и полового созревания отдельных особей. Это происходит как в результате наследственной неоднородности членов популяции, так и под влиянием микроклиматических и других условий. Например, у свекловичной моли, вредящей сахарной свекле в южных районах СССР, зимуют гусеницы разных возрастов и куколки. За лето развивается 4–5 генераций. Одновременно встречаются представители двух и даже трех смежных поколений, но одно из них, очередное по срокам, всегда преобладает.

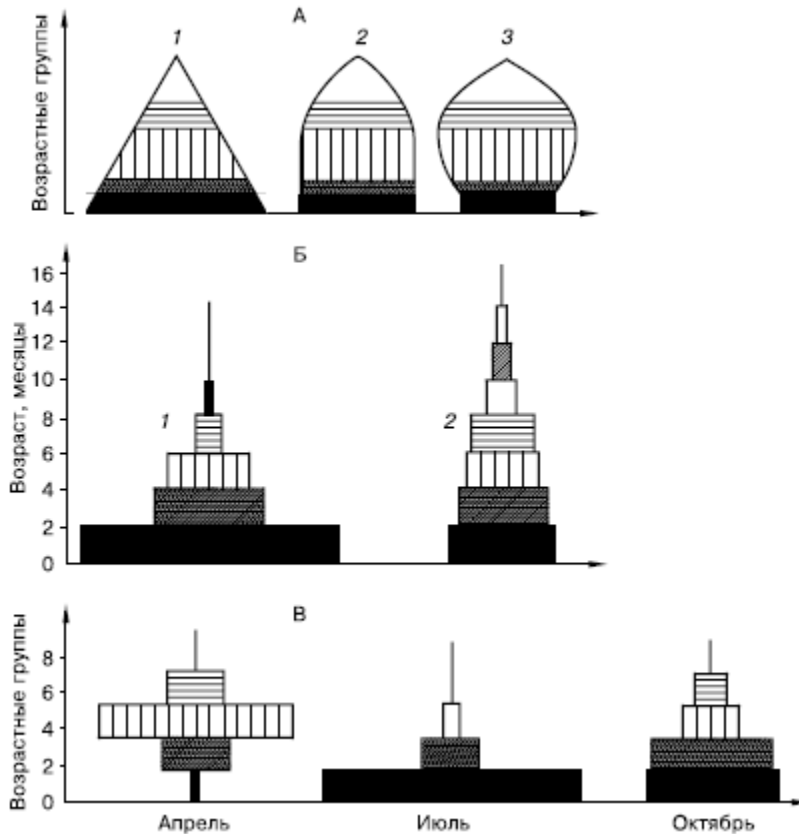


Рис. 102. Возрастная структура популяций у животных (по Ю. Одуму, 1975; В. Ф. Осадчих и Е. А. Яблонской, 1968):

А – общая схема, Б – лабораторные популяции полевки *Microtus agrestis*, В – сезонные изменения соотношения возрастных групп моллюска *Adaena vitrea* в Северном Каспии.

Различная штриховка – разные возрастные группы:

1 – растущая, 2 – стабильная, 3 – сокращающаяся популяции

Еще сложнее возрастная структура популяций у видов с повторным размножением (рис. 101, 102). При этом возможны две крайние ситуации: 1) продолжительность жизни во взрослом состоянии невелика и 2) взрослые живут долго и размножаются многократно. В первом случае ежегодно сменяется значительная часть популяции. Численность ее неустойчива и может резко изменяться в отдельные годы, благоприятные или неблагоприятные для очередного поколения. Возрастная структура популяции сильно варьирует.

У полевки-экономки возрастная структура популяции за летний сезон постепенно усложняется. Сначала население состоит лишь из особей прошлого года рождения, затем добавляются молодые первого и второго пометов. К периоду появления третьего и

четвертого приплодов наступает половая зрелость у представителей первых двух и в популяцию вливаются генерации внучатого поколения. Осенью популяция состоит преимущественно из разновозрастных особей текущего года рождения, так как старшие погибают.

Во втором случае возникает относительно устойчивая структура популяции, с длительным сосуществованием различных поколений. Так, индийские слоны достигают половой зрелости к 8-12 годам и живут до 60–70 лет. Самка рождает одного, реже двух слонят, примерно раз в четыре года. В стаде обычно взрослые животные разного возраста составляют около 80 %, молодняк – около 20 %. У видов с более высокой плодовитостью соотношение возрастных групп может быть иным, но общая структура популяции всегда остается достаточно сложной, включая представителей разных поколений и их разновозрастное потомство. Колебания численности таких видов происходят в небольших пределах.

Длительно размножающуюся часть популяции часто называют *запасом*. От размеров популяционного запаса зависят возможности восстановления численности. Та часть молодых, которые достигают половой зрелости и увеличивают запас, – это ежегодное *пополнение* популяции. У видов с одновременным существованием только одной генерации запас практически равен нулю и размножение осуществляется целиком за счет пополнения. Виды со сложной возрастной структурой характеризуются значительной величиной запаса и небольшой, но стабильной долей пополнения.

При эксплуатации человеком природных популяций животных учет их возрастной структуры имеет важнейшее значение (рис. 103). У видов с ежегодным большим пополнением можно изымать более значительную часть популяции без угрозы подорвать ее численность. Если же уничтожить много взрослых в популяции со сложной возрастной структурой, то это сильно замедлит ее восстановление. Например, у горбуши, созревающей на второй год жизни, возможен вылов до 50–60 % нерестящихся особей без угрозы дальнейшего снижения численности популяции. Для кеты, созревающей позднее и имеющей более сложную возрастную структуру, нормы изъятия из половозрелого стада должны быть меньше.

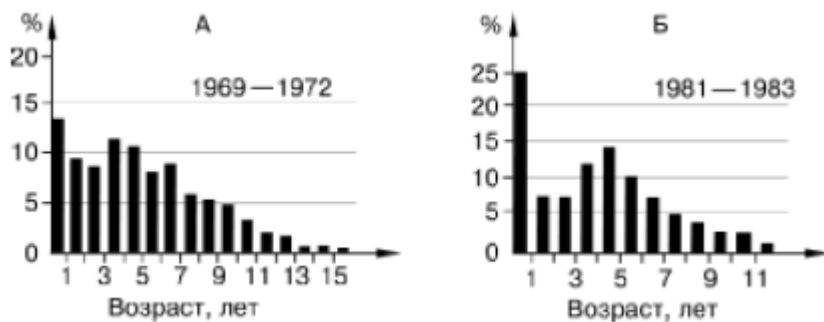


Рис. 103. Возрастная структура таймырской популяции дикого северного оленя в период умеренного (А) и чрезмерного (Б) охотничьего промысла (по А. А. Колпашикову, 2000)

Анализ возрастной структуры помогает прогнозировать численность популяции на протяжении жизни ряда ближайших поколений. Такие анализы широко применяют, например, в рыбном хозяйстве для предвидения динамики промысловых стад. Используют довольно сложные математические модели с количественным выражением воздействия на отдельные возрастные группы всех поддающихся учету факторов среды. Если выбранные показатели возрастной структуры совершенно правильно отражают реальное влияние среды на природную популяцию, получают высокодостоверные прогнозы, позволяющие планировать вылов на ряд лет вперед.

8.3.3. Пространственная структура популяций растений и животных

Типы распределения особей в пространстве. Занимаемое популяцией пространство предоставляет ей средства к жизни. Каждая территория может прокормить лишь определенное число особей. Естественно, что полнота использования имеющихся ресурсов зависит не только от общей численности популяции, но и от размещения особей в пространстве. Это наглядно проявляется у растений, площадь питания которых не может быть меньше некоторой предельной величины. Перехватывая корнями питательные вещества и воду, затеняя пространство, выделяя ряд активных веществ, каждое растение распространяет свое влияние на определенную площадь, поэтому оптимальным для популяции является такой интервал между соседними экземплярами, при котором они не влияют отрицательно друг на друга, но при этом не остается и недоиспользованного пространства.

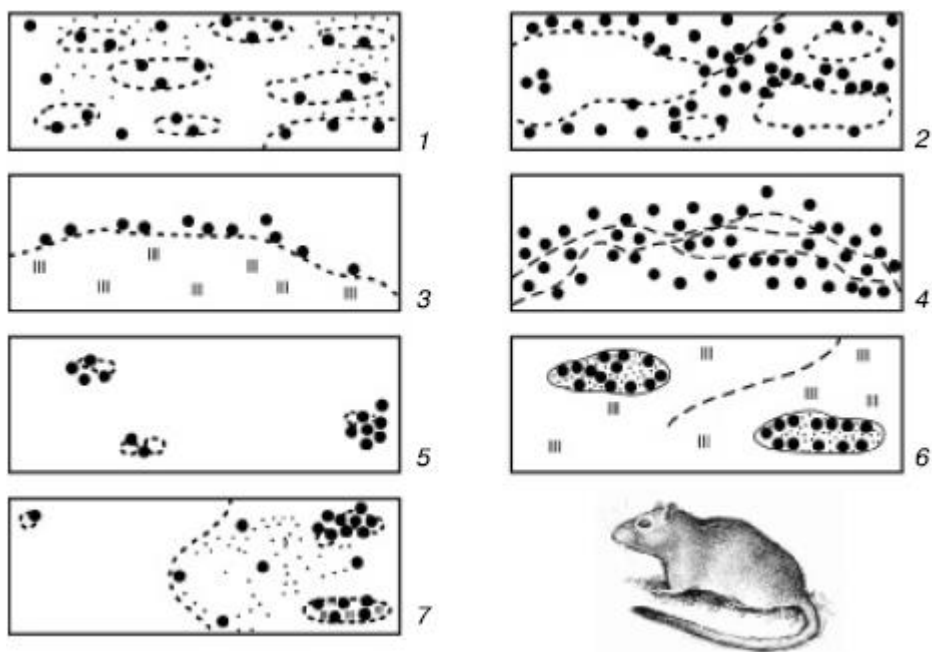


Рис. 104. Основные варианты размещения колоний больших песчанок (по Е. В. Ротшильду, 1966):

1 – сплошные равномерные поселения; 2 – сплошные кружевные поселения; 3 – узколенточные; 4 – широколенточные; 5 – мелкоостровные; 6 – крупноостровные; 7 – отдельные скопления колоний

В природе изредка встречается почти равномерное упорядоченное распределение особей на занимаемой территории, например в уплотненных популяциях сидячих морских полихет, в чистых зарослях некоторых растений. Однако чаще всего члены популяции распределяются в пространстве неравномерно (рис. 104), что обусловлено двумя причинами: во-первых, неоднородностью занимаемого пространства, а во-вторых, некоторыми особенностями биологии видов, которые способствуют возникновению скоплений индивидуумов. У растений такая агрегированность возникает, например, при вегетативном размножении, при слабом распространении семян и прорастании их вблизи материнской особи; у животных – при групповом образе жизни семьями, стадами, колониями, при концентрациях для размножения, перезимовки и т. п.

Неравномерное размещение членов популяции может проявляться в двух крайних вариантах со всевозможными переходами между ними: 1) в резко выраженной мозаичности с незанятым пространством между отдельными скоплениями особей и 2) в распределении случайного, диффузного типа. Примером первого могут служить гнездовья грачей, поселяющихся колониями в рощах или парках, к которым примыкают благоприятные кормовые угодья. Диффузное распределение встречается в природе, если

члены популяции относительно независимы друг от друга и обитают в однородной для них среде. Таково, например, размещение мучных хрущаков *Tribolium confusum* в муке, личинок-поденок в воде ручья, норок пауков-каракуртов на лугах и т. п.

В каждом конкретном случае тип распределения в занимаемом пространстве оказывается приспособительным, т. е. позволяет оптимально использовать имеющиеся ресурсы. Способы, которыми достигается рациональный характер размещения, определяются системой взаимоотношений между членами популяции.

Растения в ценопопуляции чаще всего распределены крайне неравномерно, образуя более или менее изолированные группы, скопления, так называемые *микроценопопуляции, субпопуляции* или *ценопопуляционные локусы*. Эти скопления отличаются друг от друга числом особей, плотностью, возрастной структурой, протяженностью. Часто более плотный центр скопления окружен особями, расположенными менее плотно.

Пространственная неоднородность ценопопуляции связана с характером развития скоплений во времени. У люцерны серповидной, например, семена обычно опадают в непосредственной близости от материнского растения, поэтому около обильно плодоносящих средневозрастных генеративных растений образуются скопления молодых (проростков, ювенильных и иматурных). Эти скопления характеризуются большой плотностью. По мере того как особи переходят в следующие возрастные состояния, скопления меняют возрастную структуру, изреживаются. Одновременно происходит приживание новых зачатков в пределах скопления, оно уплотняется, усложняется его структура, расширяется занятая им территория. Если приживание зачатков происходит за пределами скопления, то возникает новое. Скопления могут частично сливаться друг с другом, т. е. достигать более высокого уровня агрегированности.

Таким образом, жизнь ценопопуляции протекает в форме несинхронных возрастных изменений различных локусов, при этом меняется и ее пространственная структура, ибо изменяются конфигурация, протяженность локусов и их местоположение в фитоценозе.

У животных благодаря их подвижности способы упорядочивания территориальных отношений более разнообразны по сравнению с растениями. Даже у сидячих форм имеется ряд приспособлений к рациональному размещению в пространстве. У асцидий и мшанок растущий край колонии, наталкиваясь на колонию другого вида, растет поверх нее и в конечном счете подавляет ее. Но если встречаются колонии одного вида, каждая из них тормозит рост соседней и они начинают распространяться в другом направлении. При

полном окружении колониями своего вида вегетативное размножение прекращается, но усиливается образование половых продуктов и подвижных личинок.

Личинки устриц, морских желудей, сидячих полихет, руководствуясь химическими стимулами, оседают обычно в местах, где уже имеются особи того же вида. Для осевшей личинки перед окончательным прикреплением характерно специальное поисковое поведение, позволяющее ей занять определенное место в скоплении. По наблюдениям, ципривидные личинки морского желудя *Balanus balanoides* обычно прикрепляются на расстоянии не менее 2,5 мм от молодых и не менее 2 мм от старых особей своего вида. В то же время они свободно оседают в близком соседстве и даже на поверхности представителей других видов.

У высших животных внутривидовое распределение регулируется системой инстинктов. Им свойственно особое территориальное поведение – реакция на местонахождение других членов популяции. Инстинкты, поддерживающие размещение по территории отдельных особей или групп в популяциях, существуют у птиц, млекопитающих, пресмыкающихся, ряда рыб, в меньшей степени – у амфибий. Они выражены также у многих видов беспозвоночных со сложной нервной системой – ряда насекомых, пауков, крабов, осьминогов и др.

По типу использования пространства все подвижные животные делятся на две основные группы: *оседлых* и *кочевых*.

При оседлом существовании животное в течение всей или большей части жизни использует довольно ограниченный участок среды. Такие животные отличаются инстинктами привязанности к своему участку, а в случае вынужденного переселения – стремлением вернуться на хорошо знакомую территорию. Это «чувство дома» получило в экологии название «хоминг» (от англ. *home* – дом). Многие виды возвращаются к месту размножения даже после длительных и дальних миграций. Известно, например, что одна и та же пара скворцов из года в год может занимать «свой» скворечник. Хоминг голубей использовали даже в практических целях – для переноса почты.

Оседлый образ жизни имеет значительные биологические преимущества. На хорошо знакомой территории животное свободно ориентируется, тратит меньше времени на поиски корма, кратчайшим путем спасается в известные ему укрытия. Кроме того, многие оседлые виды создают систему запасов, прокладывают тропинки, строят дополнительные гнезда, норы, что помогает им выжить. Например, у белок есть основное гнездо, где выводится молодняк, и несколько дополнительных, в которые зверьки скрываются от непогоды или врагов. Белки создают также серии кладовых, запасая на

зиму орехи, семена, грибы. Длительное использование определенной территории помогает более полному ее освоению.

На чужом участке поведение животного меняется. Наблюдения за сусликами показали, например, что такие зверьки отличаются суетливостью, неуверенностью передвижения, часто осматриваются, убежища находят лишь случайно и поэтому чаще гибнут, чем хозяева территории.

Уменьшение вероятности гибели от хищников на знакомой территории доказано и в экспериментах. Например, при выпускании ушастой совы в комнату, где находились хомячки, оказалось, что зверьков, ранее ознакомившихся с обстановкой комнаты, сова ловила в пять раз реже, чем тех, которые попадали в нее впервые.

Однако оседлый образ жизни таит в себе угрозу быстрого истощения ресурсов, если плотность популяции окажется слишком высокой. У оседлых видов выработались такие приспособительные особенности поведения, которые обеспечивают разграничение мест обитания между отдельными особями, семьями или другими внутривидовыми группировками (рис. 105). Общая площадь, занимаемая популяцией, оказывается поделена на отдельные индивидуальные или групповые участки, чем достигается упорядоченное использование запасов пищи, естественных укрытий, мест для размножения и т. п.

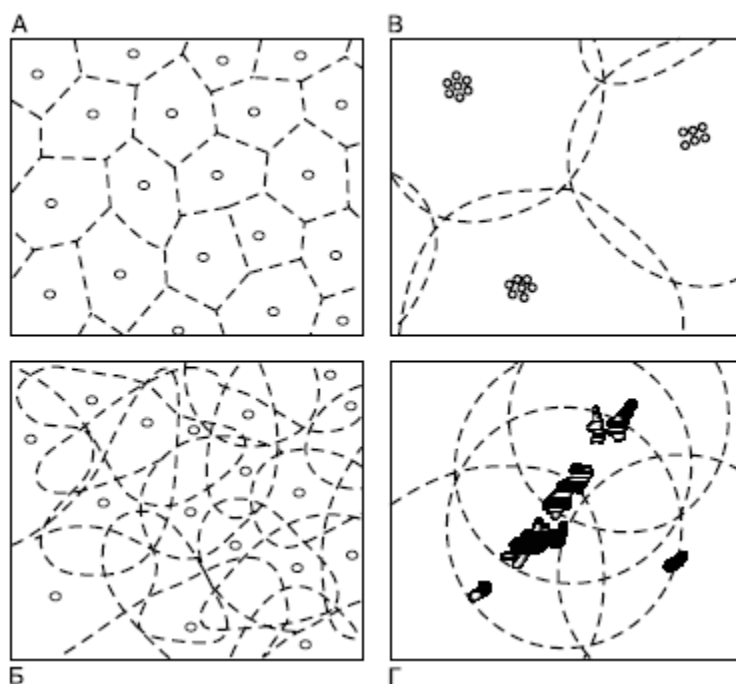


Рис. 105. Основные типы домовых участков у животных (по Н. П. Наумову, 1972):

А – одиночные разобщенные охраняемые;

Б – одиночные перекрывающиеся;

В – групповые разобщенные;

Г – групповые, перекрывающие друг друга (у колоний птиц на островах)

Территориальное поведение животных. Несмотря на территориальное обособление членов популяции, между ними поддерживается связь с помощью системы различных сигналов и непосредственных контактов на границах владений. Территориальное поведение животных включает два типа активности: 1) направленную на *обеспечение собственного существования* (поиск пищи, исследование территории, рытье нор и т. п.) и 2) на *установление отношений с соседними особями* (охрана участков, сигнализация, мечение и др.). Занимаемые участки не бывают больше тех пределов, при которых связь между соседними особями нарушается. Минимальные же размеры индивидуальной территории зависят от кормовых ресурсов среды. При такой системе размещения каждая оседлая особь не встречает конкуренции на своем участке, это повышает шансы на выживание и оставление потомства (рис. 106).

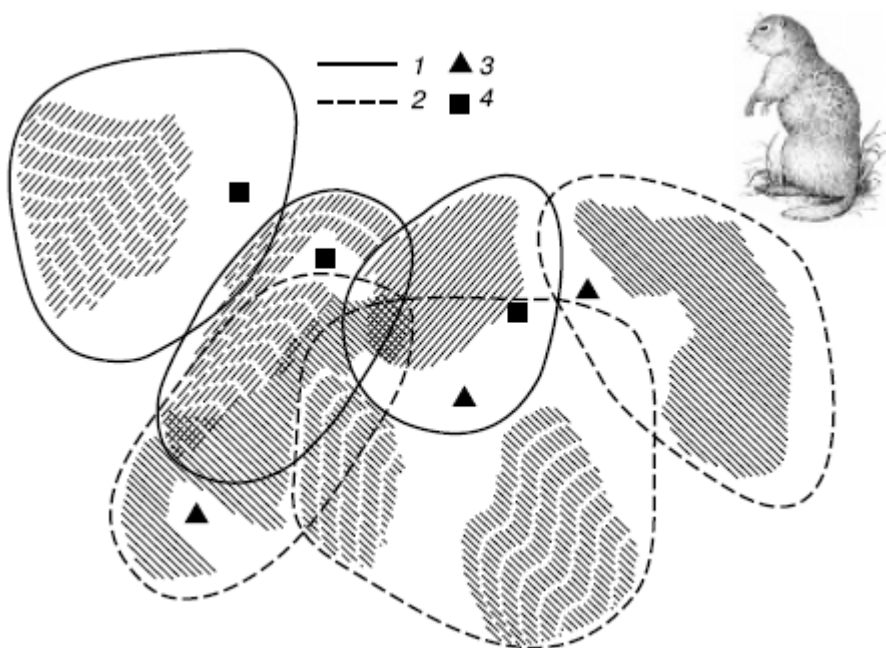


Рис. 106. Индивидуальные участки шести малых сусликов в Нижнем Поволжье (по А. Н. Солдатовой, 1955):

1 – границы индивидуальных участков у самок; 2 – то же у самцов; 3 – гнездовые норы самцов; 4 – выводковые норы самок. Заштрихованы предпочитаемые каждым зверьком места кормежки

«Закрепление участка» достигается разными способами: 1) охраной границ занимаемого пространства и прямой агрессией по отношению к чужаку (рис. 107); 2)

особым ритуальным поведением, демонстрирующим угрозу; 3) системой специальных сигналов и меток, свидетельствующих о занятости территории.

Прямая агрессия и нанесение конкуренту физических повреждений встречаются довольно редко. Перед нападением обычно демонстрируется поведение угрозы. Часто «схватка» представляет собой лишь систему ритуальных поз и заканчивается, как правило, изгнанием пришельца. В территориальных конфликтах в большинстве случаев побеждает хозяин участка, даже если ему противостоит более сильный соперник. В поведении животных на своей территории преобладает рефлекс активной обороны, на чужой – ориентировочный. Малый суслик немедленно бросается на другого, если тот забегает на его участок, и преследует нарушителя до границы своей территории. Если же, увлекшись погоней, он попадает на участок соседа, роли меняются и хозяин активно изгоняет зверька, от которого только что спасался сам.

Такое же право первого осуществляется и в территориальных притязаниях у большинства птиц. Гнезда мухоловок-пеструшек в эксперименте передвигали в переносных дуплянках на гнездовые участки соседних пар. При этом возникали драки, в которых всегда побеждали хозяева участка. Если гнездо победившей пары оказывалось на территории соседей, исход драки решался в пользу владельцев участка.

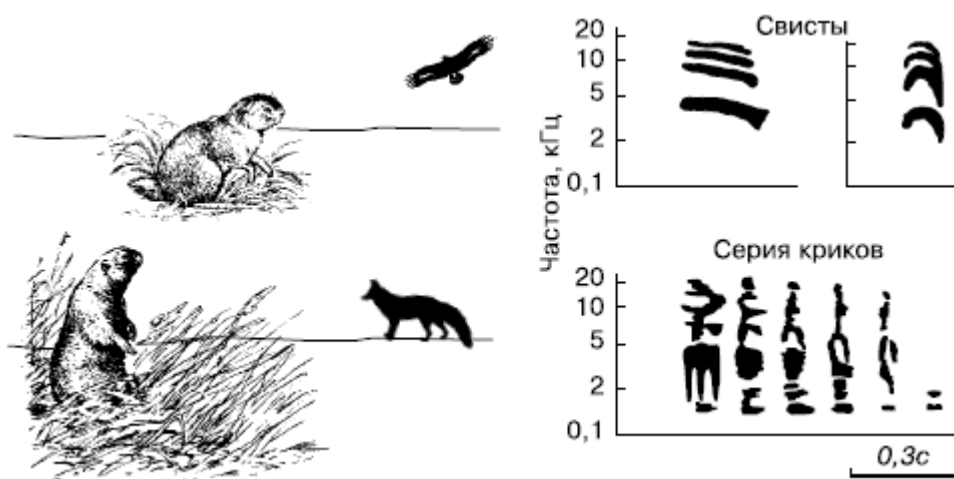


Рис. 107. Спектрограммы сигналов тревоги, издаваемых длиннохвостым арктическим сусликом. Сигналы слышны соседям (по А. И. Константинову, В. Н. Мовчану, 1985)

Многие животные вообще редко вступают в конфликты, активно избегая чужие участки. Широко развита система маркировки, предупредительных сигналов о занятости территории. У птиц это в основном сигнализация звуками. Поющий самец зарянки, например, все время передвигается по границам своего участка, задерживаясь в тех

местах, откуда грозит вторжение соседа. Млекопитающие часто оставляют запаховые метки: мочу, кал, выделения специальных желез. У сурков и многих других видов для мечения участка служат анальные железы. У соболей пахучий секрет выделяется на подошвах ног, у серн – позади рогов, у антилопы гарна – спереди от внутреннего края глаз. Серны и антилопы оставляют запаховые следы на кустарниках и нижних ветвях деревьев. Собачьи, кошачьи и лемуры метят территорию мочой. Лемуры для этой цели ладонями втирают капли мочи в подошвы ног.

Ряд крупных животных оставляют метки, воспринимаемые зрительно (рис. 108). Например, медведи и дикие коты оставляют глубокие царапины на деревьях.

Обычная реакция на территориальные метки – избегание – закреплена у животных наследственно. Биологическая выгода такого типа поведения очевидна. Если бы овладение территорией решалось только исходом физической борьбы, появление каждого более сильного пришельца грозило бы хозяину потерей участка и устранением от размножения. Большая часть энергии особей тратилась бы на постоянные стычки, что уменьшило бы шансы выведения потомства и увеличило смертность.



Рис. 108. Зубр, маркирующий дерево (по И. И. Барабаш-Никифорову, А. Н. Формозову, 1963)

Охрана участка может осуществляться не на всей его территории, а лишь вблизи биологического центра – норы, гнезда и т. п. В таких случаях владения отдельных особей или групп могут перекрываться, иногда широко, и часть пространства животные используют совместно. На нейтральной территории инстинкт агрессии угасает. Так, мухоловки-пеструшки, гнезда которых искусственно сближают на границе соседних участков, мирно живут рядом и выкармливают птенцов.

Частичное перекрытие индивидуальных территорий служит способом поддержания контактов между членами популяции. Соседние особи часто поддерживают устойчивую обоюдную систему связей: взаимное предупреждение об опасности, совместную защиту от врагов (рис. 109). Нормальное поведение животных включает активный поиск контактов с представителями своего вида, который часто усиливается в период падения численности.

Территориальное поведение животных особенно ярко выражено в период размножения. Оно тесно связано с их физиологическим состоянием и регулируется гормональным путем. Вне сезона размножения у многих видов распределение по индивидуальным участкам сменяется групповым образом жизни с иным типом поведения. Большинство воробьиных птиц после вылета птенцов объединяются в стаи, совершающие кочевки.

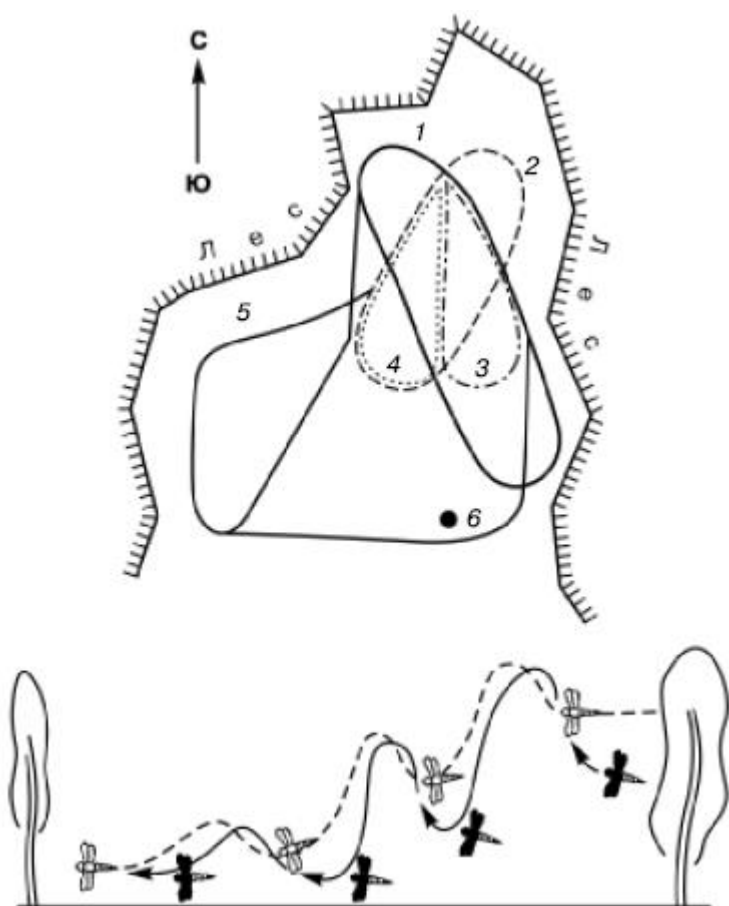


Рис. 109. Поведение стрекоты-коромысла на индивидуальном участке, ограниченном лесной поляной (по В. В. Заике, 1977):верху – охотничий участок, внизу – самец-хозяин (светлый) изгоняет самца-нарушителя (темный), стараясь прижать его к земле.

1–5– разные траектории полета; 6 – одиночное дерево, избираемое местом отдыха

У ряда перелетных птиц территориальное поведение проявляется и на местах зимовок. Хищные и мелкие мышевидные грызуны обладают участками на протяжении всей жизни. Появившийся молодняк сначала остается на территории родителей, но затем выселяется, либо занимая освободившиеся участки, либо проникая в соседние популяции, либо формируя новые на незанятой территории.

В устойчивых семейных группах территориальные отношения между членами семьи могут быть достаточно сложными. Тигры, которым присуща полигамия, живут семьями, состоящими из самца, двух-трех самок и молодых разного возраста. Площадь семейной территории определяется плотностью основных жертв и при 14–15 особей копытных на 1000 га составляет около 50 тыс. га на семью (Лазовский заповедник). Территория, посещаемая самками, значительно меньше – около 10 тыс. га. Самец периодически обходит всю семейную территорию по постоянному маршруту, оставляя пахучие метки, экскременты и мочу на выступах скал, выворотах деревьев, нагрбаемых кучах земли, снега и т. п. Участки молодых тигров частично перекрываются с территорией, посещаемой самками. Некоторые части семейных владений посещают лишь старые и молодые самцы. У каждого члена семьи есть излюбленные места для охоты. Через 3–5 лет молодые покидают семейную территорию родителей.

У оседлых видов все варианты общей пространственной структуры популяций можно свести к четырем основным типам: диффузному, мозаичному, пульсирующему и циклическому.

В популяциях *диффузного типа* животные распределены в пространстве дисперсно, не образуя обособленных поселений. Это возможно лишь при относительно равномерном размещении по территории кормов, мест, пригодных для размножения, и укрытий. Диффузный тип пространственной структуры популяций преобладает, например, у мелких млекопитающих сухих открытых пространств – большой песчанки и мохноногого тушканчика в монотонных песчаных ландшафтах, даурской пищухи в полынной и карагановой степи, малого суслика в различных растительных ассоциациях сухих степей и полупустынь.

Мозаичный тип размещения оседлых животных возникает в том случае, если пригодные для заселения биотопы распределены в пространстве резко неравномерно. Например, поселения малого суслика в волго-уральской полупустыне приурочены только к пятнам степной растительности, встречающимся среди сплошных песков. Обыкновенный хомяк в полупустыне обитает только в тростниковом поясе озер и на склонах озерных котловин.

Пульсирующий тип пространственной структуры характерен для популяций с резкими колебаниями численности. В годы депрессии популяция состоит из обособленных поселений, а в годы подъема численности занимает всю пригодную территорию, меняя мозаичный тип распределения на диффузный. В период резкого падения численности животные собираются на наиболее благоприятных участках, которые получили название «стаций переживания». Например, полевки-экономки в лесостепи в засушливые годы заселяют только березово-осиновые колки и заболоченные берега озер. Во влажные годы возникает обширная сеть временных поселений практически во всех биотопах, включая посевы. Эти временные поселения сохраняются обычно лишь до следующей засухи.

Пульсирующий тип структуры популяций можно отметить и у многих видов панцирных клещей и коллембол, заселяющих лесную подстилку (рис. 110). В сухое время эти членистоногие концентрируются лишь возле комлей деревьев, где режим влажности стабильнее, а во влажные периоды их популяции занимают весь покров растительных остатков на поверхности лесной почвы.

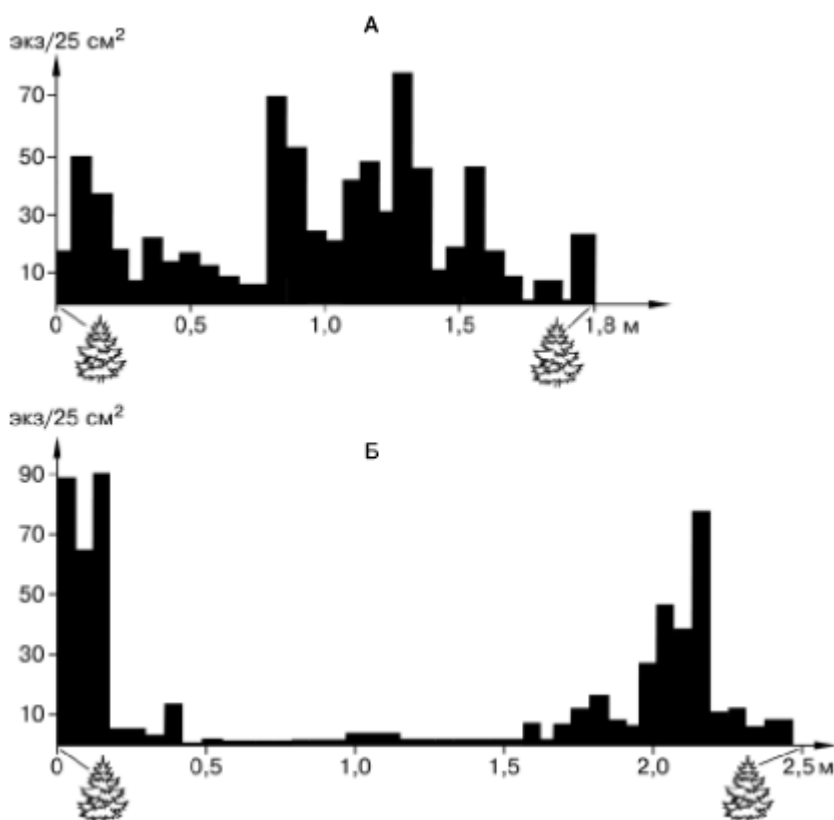


Рис. 110. Распределение панцирных клещей *Nothrus silvestris* в лесной подстилке между комлями двух елей в дождливый (А) и засушливый (Б) периоды. У комлей деревьев увлажнение более устойчиво

Циклический, или **переложный**, тип пространственной структуры популяций оседлых животных характеризуется закономерным попеременным использованием территории в течение года. Обский и копытный лемминги на острове Врангеля зимуют на сухих прибрежных возвышенностях. Летом зверьки переселяются на кочкарные и разнотравно-злаково-лишайниковые участки тундр, где и располагаются их летние норы. Лемминги отличаются высокой динамичностью пространственного распределения, отсутствием постоянных поселений, сменой мест зимнего и летнего обитания. Такой переложный характер использования территории в условиях тундр имеет большое приспособительное значение. Восстановление нарушенной растительности в тундрах происходит чрезвычайно медленно, длительное существование на одном месте за счет растительных кормов практически невозможно и грозило бы не только голодом зверькам, но и необратимыми изменениями растительного покрова. При переложном типе использования пространства сохраняется баланс между потреблением кормов и их ежегодным возобновлением, а тем самым и возможность существования дальнейших поколений.

Циклический тип освоения территории оседлыми животными, по существу, сходен с использованием ресурсов кочевыми популяциями.

Преимущества кочевого образа жизни заключаются в том, что животные не зависят от запасов корма на конкретной территории. Постоянные передвижения одиночных особей, однако, увеличивают вероятность гибели от хищников. Поэтому кочевой образ жизни практически несвойствен одиночным животным, кочуют группы: стада, стаи. Индивидуальные участки отдельных особей в таких группах не обособляются, но широко развита ориентация на соседей. В пасущихся стадах копытных между отдельными животными поддерживается определенное среднее расстояние, при котором они не мешают друг другу, обладая свободой передвижения. У птиц и рыб расположение в стае улучшает аэро- и гидродинамические условия полета и плавания: обеспечивается такое взаимодействие вихревых следов движения каждой особи, которое уменьшает общую величину сопротивления среды. У рыб, плывущих в середине стаи, частота движения хвостового плавника меньше, чем у тех, которые находятся впереди. С изменением скорости дистанция между членами движущейся стаи меняется.

Некоторые виды образуют широко кочующие группы, не привязанные к определенной территории. Таково поведение многих видов рыб во время нагульных миграций. Масштабы и длительность таких миграций зависят от обилия корма и численности стада. Чем крупнее стадо, тем длиннее его миграционный путь, так как быстрее потребляются встреченные корма. Норвежская сельдь *Clupea harengus* после

нереста у берегов Норвегии кочует на тысячи километров на север и восток, держась в местах скопления планктона, который служит ей пищей.

В некоторых случаях, при резких нерегулярных изменениях запасов корма, возможны столь же нерегулярные перемещения популяции и временное «оседание» ее в тех местах, где запасы пищи еще не исчерпаны. Типичные примеры таких популяций без постоянных территорий можно обнаружить у клестов, всецело зависящих от неустойчивого урожая семян хвойных. У клестов постоянно меняются места гнездования и сроки размножения. В кормных лесах птицы выводят птенцов не только летом, но и зимой. Во внегнездовое время они широко кочуют в поисках лесов с богатым урожаем семян.

Перемещения многих других видов ограничены определенной территорией, которая может быть очень большой. Табуны зебр в Серенгети кочуют в сухой сезон на участке в 400–600 км², во влажный общая площадь их перемещения занимает 300–400 км². На этой территории у них есть определенные места отдыха, пастбы и водопоев, которые они используют регулярно в определенные сроки. Периферические части таких территорий могут широко перекрываться с участками других стад. Регулярное перемещение по площади обычно происходит за сроки, достаточные для восстановления кормов на пастбищных участках. Сходным образом используют территорию стада других копытных, слонов, обезьян. Таким образом, при кочевом образе жизни животные совершают более или менее закономерные циклические перемещения по обширной территории с повторным использованием одних и тех же участков через определенные сроки.

У кочующих видов возможно также обособление оседлых популяций или временный переход к оседлому существованию. Северные олени на островах Северного Ледовитого океана зимуют там же, не делая попыток перехода на материк. Таймырские стада совершают обширные миграции более чем на 1000 км, но отдельные мелкие группы остаются на местах летнего нагула на северном Таймыре, как и на местах зимовок в лесотундре и северной части тайги.

Между разными способами использования территории нет абсолютных разграничений. Пространственная структура популяции очень динамична. Она подвержена сезонным и другим адаптивным перестройкам в соответствии с местом и временем. Однако масштабы возможных изменений и общий тип использования территории определяются биологическими особенностями вида, в первую очередь характером внутривидовых связей. Особенно большую роль в поддержании структуры

популяций играет поведение особей по отношению друг к другу, система взаимных контактов.

Многочисленные конкретные формы проявления территориальных взаимоотношений животных можно расположить в постепенно усложняющийся ряд. Самая простая пространственная структура популяций – система неперекрывающихся охраняемых участков оседлых особей; более сложная – система перекрывающихся территорий, при которой усиливаются внутривидовые контакты. Наконец, групповое использование участков возможно только на основе строго упорядоченных отношений внутри группы.

8.4. Этологическая структура популяций животных

Закономерности поведения животных составляют предмет особой науки – этологии. Систему взаимоотношений между членами одной популяции называют поэтому этологической или поведенческой структурой популяции.

Поведение животных по отношению к другим членам популяции зависит прежде всего от того, одиночный или групповой образ жизни свойствен виду. Формы совместного существования особей в популяции чрезвычайно различны.

Одиночный образ жизни, при котором особи популяции независимы и обособлены друг от друга, характерен для многих видов, но лишь на определенных стадиях жизненного цикла. Полностью одиночное существование организмов в природе не встречается, так как при этом было бы невозможным осуществление их основной жизненной функции – размножения. Однако для некоторых видов характерны очень слабые контакты между совместно живущими особями. Таковы, в частности, отдельные водные обитатели с наружным способом оплодотворения, при котором нет необходимости в непосредственной встрече партнеров, например одиночные актинии. У видов с внутренним оплодотворением встречи самцов и самок также могут быть очень кратковременными, лишь для осуществления копуляции, в остальное время животные живут независимо друг от друга. Таков образ жизни многих насекомых, например божьей коровки, хищных жуков-жужелиц и др. (рис. 111).

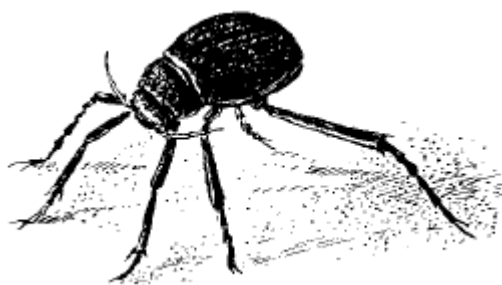


Рис. 111. Жук-чернотелка в пустыне. Одиночный образ жизни

У видов с одиночным образом жизни часто образуются временные скопления особей – в местах зимовок, в период, предшествующий размножению, и т. п. Так, бабочки-крапивницы поздней осенью целыми гроздьями собираются в чердачных помещениях или других укрытиях, жужелицы и божьи коровки – в сухой подстилке возле пней и комлей деревьев, сомы и щуки – в зимовальных ямах на дне водоема. У бентосных животных такие скопления могут быть постоянными, например устричные или мидиевые банки, агрегации полихет или поселения морских желудей. В этих поселениях увеличиваются шансы на возможность оплодотворения половыми продуктами, выбрасываемыми в воду. Однако подобные агрегации не сопровождаются установлением более или менее закономерного поведения животных по отношению друг к другу, и каждое из них относительно независимо от остальных.

Дальнейшее усложнение отношений внутри популяции осуществляется по двум направлениям: усилению связи между половыми партнерами и возникновению контактов между родительским и дочерним поколениями. На этой основе в популяциях формируются семьи, которые очень разнообразны по составу и длительности существования.

Родительские пары могут создаваться как на короткий, так и на длительный срок, а у некоторых видов – на всю жизнь взрослых особей. Например, среди птиц полигамные тетерева, глухари спариваются со многими самками, не образуя устойчивых семейных пар. У ряда уток – кряквы, шилохвости и др. – пары подбираются еще на местах зимовок или во время пролета, но, после того как самка садится на гнездо, самец ее покидает. У большинства воробьиных самец и самка держатся вместе в течение всего периода гнездования (рис. 112). Семейные пары лебедей, журавлей, голубей сохраняются на долгие годы.

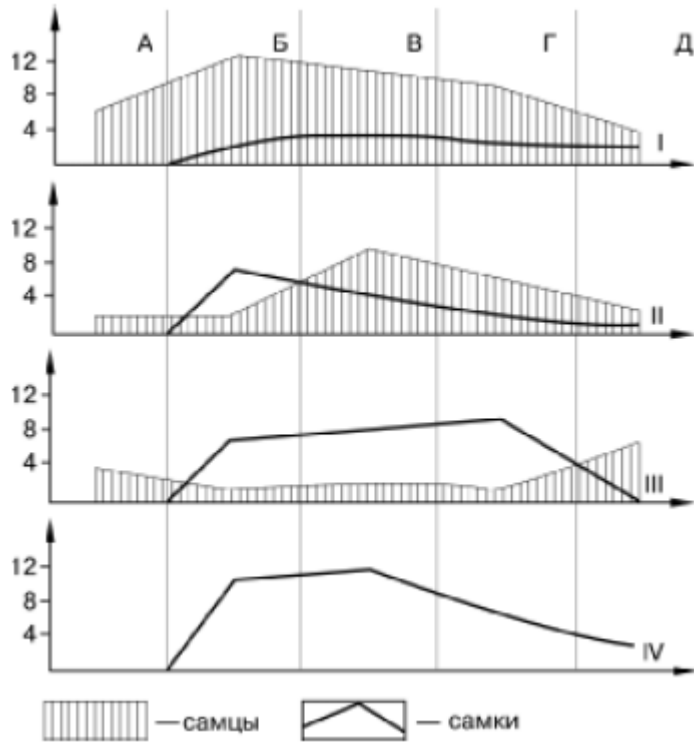


Рис. 112. Участие самцов и самок в постройке гнезда в семейных парах воробьев (по В. В. Иваницкому, 1977).

Виды воробьев: I – испанский; II – индийский; III – саксаульный; IV – каменный.

По горизонтальной оси – стадии репродуктивного цикла: А – холостой самец; Б, В, Г – время от образования пар до насиживания; Д – насиживание.

По вертикальной оси – средняя частота приноса материала в час

Выбор партнеров сопровождается у животных особым брачным поведением, часто достигающим большой сложности. У пауков-скакунчиков самцы добиваются спаривания с самкой после своеобразного танца, в продолжение которого они описывают возле нее суживающиеся полукруги, принимая особые позы, а приблизившись, начинают быстро вертеться, увлекая самку. Считают, что предкопуляционное поведение самцов пауков тормозит инстинкт агрессии у самок, которые иначе реагируют на них как на добычу. Дальнейшее поведение пауков различно: у многих всеядных видов самец после введения им спермы в половые пути самки становится ее жертвой, у бегающих *Lycosidae* – поспешно спасается бегством, у большинства скакунчиков *Salticidae* самец и самка расходятся спокойно, а у ряда видов семейства *Dictinidae* некоторое время мирно уживаются в одном гнезде.

Широко известное «ухаживание» у птиц и млекопитающих также предотвращает агрессивные и оборонительные реакции особей противоположного пола, приводит к

синхронизации процессов полового созревания и стимулирует у партнеров готовность к спариванию (рис. 113). Это имеет большое значение для осуществления размножения, к которому самец и самка должны быть готовы в одно и то же время.



Рис. 113. Элементы брачного поведения обыкновенной чайки (по Н. Тинбергену, 1970)

Выбор половых партнеров часто сопровождается усилением конкурентных отношений в популяциях животных. В период, предшествующий размножению, у многих видов возникают драки самцов, ритуальные демонстрации и другие типы специализированного поведения, направленного на устранение конкурентов. Эти столкновения, несмотря на частую ожесточенность, редко приводят к серьезным ранениям соперников, обычно ограничиваясь изгнанием одного из них с территории, где находятся самки. У рыб, например, в таких сражениях преобладает ритуал угрозы или противники кусают друг друга в пасть – наименее уязвимую часть тела, но никогда не наносят более опасных укусов в бок. Токующие турухтаны стремительно бросаются друг на друга, но затем внезапно замирают с взъерошенным «воротником», после чего вновь повторяют броски.

Таким образом, период, предшествующий размножению в популяциях животных, характеризуется активным поиском и резким усилением контактов между особями.

Семейный образ жизни. При семейном образе жизни усиливаются также связи между родителями и их потомством. Простейший вид такой связи – забота одного из родителей об отложенных яйцах: охрана кладки, инкубация, дополнительное аэрирование и т. п. Так, среди земноводных мраморная амбистома откладывает яйца в ямки во влажной лесной подстилке и остается их сторожить. Самка темной саламандры обвивает кладку своим телом и не покидает ее до выклева личинок. Самец трехиглой колюшки после охраны кладки и заботы о ней некоторое время оберегает и мальков. У птиц сложные заботы о птенцах продолжают до поднятия их на крыло, а у ряда крупных млекопитающих, например у медведей, тигров, детеныши воспитываются в семейных группах в течение нескольких лет, до наступления их половой зрелости.

Различают семьи отцовского, материнского и смешанного типа, в зависимости от того, кто из родителей берет на себя уход за потомством. В семьях с устойчивым образованием пар в охране и выкармливании молодняка принимают обычно участие и самец и самка.

При семейном образе жизни территориальное поведение животных выражено наиболее ярко: различные сигналы, маркировка, ритуальные формы угрозы и прямая агрессия обеспечивают владение участком, достаточным для выкармливания потомства.

Более крупные объединения животных – стаи, стада и колонии. В основе их формирования лежит дальнейшее усложнение поведенческих связей в популяциях.

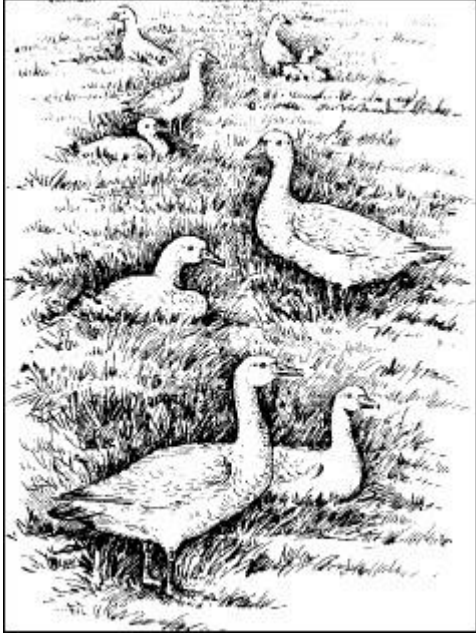
Колонии. Это групповые поселения оседлых животных. Они могут существовать длительно или возникать лишь на период размножения, как, например, у многих птиц – грачей, чаек, гагар, тупиков и т. п. По сложности взаимосвязей между особями колонии животных чрезвычайно разнообразны – от простых территориальных скоплений одиночных форм до объединений, где отдельные члены выполняют, как органы в целостном организме, разные функции видовой жизни.

Поселения морских желудей, например, можно рассматривать и как агрегации одиночных особей, и как элементарную форму колонии, так как одновидовые скопления возникают у них не случайно, а на основе хемотаксиса, свойственного личинкам. Взаимоотношения между особями в таких примитивных объединениях сводятся к стимуляции синхронного полового созревания химическими выделениями членов колонии, а конкуренция за облавливаемое пространство в известной мере предотвращается ориентировочной реакцией личинок перед прикреплением.

Более сложная форма колонии – такие поселения животных, в которых некоторые функции их жизни выполняются сообща, что увеличивает вероятность выживания отдельных особей. Чаще всего такими общими функциями становятся защита от врагов и предупредительная сигнализация. Чайки, кайры, некоторые гуси, ласточки и другие птицы обычно с шумом набрасываются на хищника, угрожающего птенцам или кладкам. Тревога, поднятая любой заметившей опасность птицей, мобилизует остальных. Сообща птицам удается изгонять даже крупных хищников, с которыми они не справились бы поодиночке, – песцов, ястребов, сов и др.

В колониальных поселениях птиц часто сохраняются индивидуальные гнездовые участки (рис. 114). У серебристых чаек, например, колонии рыхлые – между гнездами сохраняется расстояние в 3–5 м. При выборе участков затеваются драки. В поселениях некоторых других птиц подобные территориальные инстинкты не проявляются совсем. Например, городские ласточки лепят свои гнезда часто вплотную одно к другому.

A



Б



В



Г

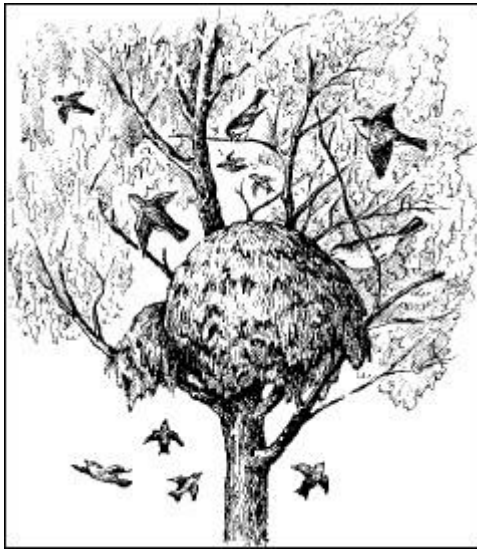


Рис. 114. Разные варианты колониальных гнездовий у птиц:

А – колония белых гусей в тундре (с фотографии А. В. Кречмара);

Б – гнездовье альбатросов на Сандвичевых островах (по А. Э. Брему, 1911);

В – колония грачей (по А. В. Михееву, 1960);

Г – общее гнездовое сооружение африканского общественного воробья (по Н. Н. Карташову, 1974)

Общественные ткачики (*Philacterus socius*) строят на деревьях большое общее гнездо из травы с многочисленными отверстиями, ведущими в индивидуальные гнездовые полости. Южноамериканские кукушки-личинкоеды ани строят совместные гнезда, в которые откладывают яйца около десятка самок. Эту общую кладку насиживают одновременно несколько птиц, периодически сменяемые другими.

Среди млекопитающих колониальны сурки, вискачи, пищухи, пеструшки. Колонии млекопитающих чаще возникают не как территориальные объединения разных семей, а на

основе разрастания семейных групп, с сохранением связей между отпочковывающимися семьями. Зверьков из других колоний при полной занятости территории изгоняют, но в период низкой численности популяции они могут вливаться в состав поселения, которое, таким образом, приобретает смешанный характер.

Наиболее сложные колонии у общественных насекомых – термитов, муравьев, пчел. Они возникают на основе сильно разрастающейся семьи. В таких колониях-семьях насекомые выполняют сообща большинство основных функций: размножения, защиты, обеспечения кормом себя и потомства, строительства и т. п. При этом существует обязательное разделение труда и специализация отдельных особей или возрастных групп на выполнении определенных операций. Члены колонии действуют на основе постоянного обмена информацией друг с другом.

У рыжих лесных муравьев *Formica rufa* колонии могут занимать одно или несколько гнезд, связанных между собой системой дорог. Самцы выполняют только функцию оплодотворения самок, после чего погибают. Самки сначала осуществляют расселение, затем основывают новую семью, выполняя все операции, связанные с воспитанием первого потомства. После этого они специализируются только на производстве яиц, а остальную работу в муравейнике выполняют рабочие – особая каста, представленная бесплодными измененными самками. Среди них также существует разделение труда. Определенные группы обеспечивают сбор строительного материала, уход за тлями и сбор пади, охоту и разведку, транспортировку добычи, обмен молодью между гнездами и т. п. Кроме того, у рабочих муравьев существует и возрастная смена функций. В течение 1–1,5 месяца жизни они работают внутри гнезда, ухаживают за молодью, а позднее становятся строителями, разведчиками, фуражирами.

Среди муравьев одной колонии постоянно осуществляется обмен пищей. Муравьи кормят друг друга содержимым зобика, желудка, слизывают выделения различных желез. Это явление получило название *трофаллаксиса*. На основе трофаллаксиса объединение семьи поддерживается не только общим пищевым потоком, но и действием различных биологически активных веществ, содержащихся в выделениях.

В организации совместной деятельности у муравьев большую роль играет достаточно разнообразная система сигнализации: позами, движениями усиков, прикосновениями разного характера, пахучими выделениями и т. п.

Таким образом, по мере усложнения колониального объединения поведение, а иногда также физиология и строение отдельной особи все больше подчиняются интересам всей колонии.

Особые формы колониальности развиваются у животных с вегетативным размножением, в частности у кишечнорастворимых и некоторых других водных обитателей. Разделение функций у полипов, связанных между собой системой распределительных каналов, заходит у некоторых видов настолько далеко, что вся колония выглядит и ведет себя как единая особь. Наиболее наглядный пример – сифонофоры, в строении которых практически стираются границы между колонией и цельным организмом, имеющим систему дифференцированных органов. Образование таких колоний-организмов происходит на основе единого метаболизма.

Стаи. Это временные объединения животных, которые проявляют биологически полезную организованность действий. Стаи облегчают выполнение каких-либо функций в жизни вида: защиты от врагов, добычи пищи, миграции. Наиболее широко стайность распространена среди птиц и рыб, у млекопитающих характерна для многих собачьих. В стаях сильно развиты подражательные реакции и ориентация на соседей.

По способам координации действий стаи делятся на две категории: 1) *эквипотенциальные*, без выраженного доминирования отдельных членов и 2) *стаи с лидерами*, в которых животные ориентируются на поведение одной или нескольких, обычно наиболее опытных, особей. Объединения первого типа характерны в основном для рыб, но известны также у мелких птиц, перелетной саранчи и некоторых других форм. Второй тип стай встречается обычно у крупных птиц и млекопитающих.



Рис. 115. Основные типы структуры стаи пелагических рыб (по Д. В. Радакову, 1972):

1 – ходовая; 2, 2а – оборонительная; 3 – кругового обзора; 4 – при питании рыб-планктонофагов; 5 – при питании пелагических хищников

Стаи рыб очень изменчивы по величине, форме, плотности. Они часто переформируются, иногда по несколько раз в сутки (рис. 115). Обычно рыбы группируются в стаи лишь в светлое время суток, при зрительном контакте с другими особями, и рассредоточиваются на ночь. Защитная роль стайных объединений рыб очень велика. В опытах одиночные рыбки вылавливаются хищником в несколько раз быстрее, чем члены стаи. В группе осуществляется «круговой обзор», благодаря которому хищнику труднее приблизиться незамеченным. Кроме того, многочисленностьдвигающихся особей дезориентирует врага. Тела рыб, непрерывно меняющих направление движения, создают мерцание, затрудняющее фиксацию взгляда на отдельных особях, и делают невозможными целенаправленные броски. Стая быстро маневрирует при опасности, обтекая хищника, который, бросившись в ее середину, оказывается в пустоте (рис. 116). Для поведения рыб в стае характерен *имитационный рефлекс* – подражание действиям соседей.

У птиц стаи формируются при сезонных перелетах или, у оседлых и кочующих форм, при зимних кормежках. Стаи при перелетах образуют те виды, которым свойственно колониальное гнездование или коллективное кормление. Одиночно гнездящиеся и кормящиеся виды стай в полете не образуют.



Рис. 116. Маневр стаи верховки при броске щуки (по Д. В. Радакову, 1972)

В стаях оседлых птиц существует постоянная сигнализация, звуковая и зрительная связь между особями. Благодаря внутростайной, а часто и межстайной сигнализации птицы используют и опыт, и случайное обнаружение отдельными особями благоприятных мест ночевки и отдыха, источников корма, восходящих потоков воздуха и т. п.

Волчьи стаи возникают для групповой охоты зимой. В группе зверям удается справиться с крупными копытными, охота на которых в одиночку безрезультатна. При групповой охоте волков часто практикуется преследование с выходом на перехват жертвы, нагон жертвы на засаду или захват ее в кольцо, что требует согласованности и координации действий всех особей (рис. 117). Стайность известна для гиен, гиеновых собак, койотов и др. В стаях млекопитающих велика роль вожаков и специфичны отношения между отдельными особями, что сближает эти групповые образования со стадами.

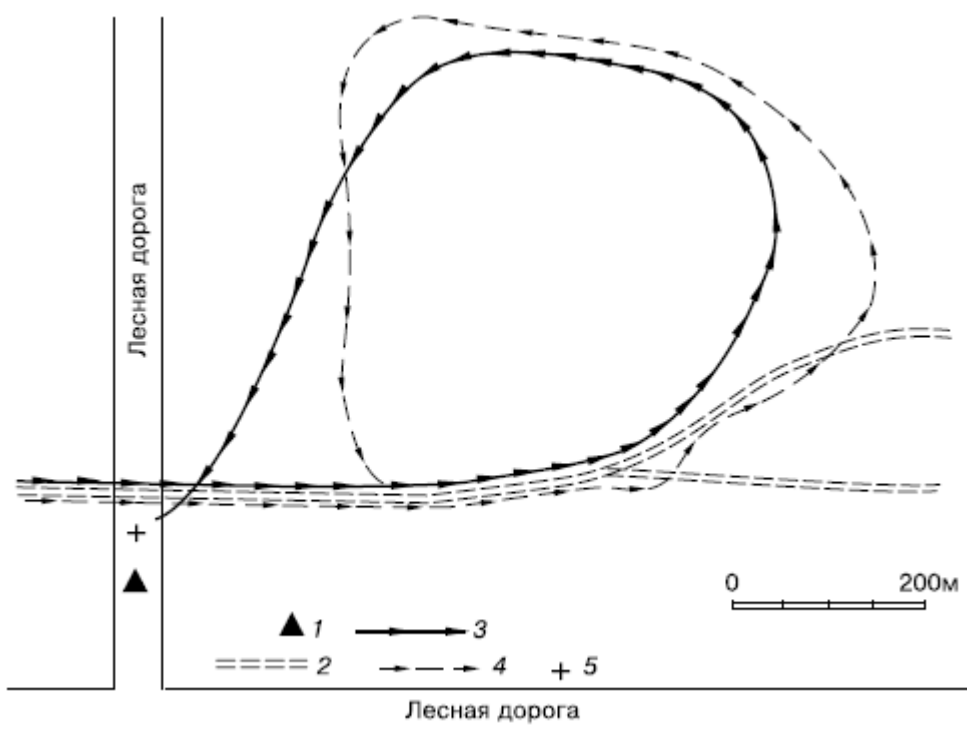


Рис. 117. Схема охоты стаи волков на белохвостого оленя (из Г. А. Новикова, 1981):

1 – место засады 3–4 волков; 2 – оленья тропа; 3 – направление движения оленя; 4 – то же волка-загонщика; 5 – место гибели оленя

Стада. Это более длительные и постоянные объединения животных по сравнению со стаями. В стадных группах, как правило, осуществляются все основные функции жизни вида: добывание корма, защита от хищников, миграции, размножение, воспитание молодняка и т. п. Основу группового поведения животных в стадах составляют взаимоотношения *доминирования-подчинения*, основанные на индивидуальных различиях между особями.

Один из вариантов организации стад – это группы с временными либо относительно постоянными лидерами – особями, на которых концентрируется внимание других и которые своим поведением определяют направление перемещения, места кормежки, реакцию на хищников и другие свойства стада (рис. 118). Стадо действует как единое целое, подражая лидеру. Деятельность лидера не направлена непосредственно на подчинение других особей. Лидером становится более опытный член стада. Например, стада северных оленей обычно ведут старые важенки. Они лучше других ориентируются при миграциях и нападении хищников, так как периодически им приходится делать это в одиночку. Перед рождением олененка самка обычно удаляется и несколько дней, пока не окрепнет малыш, вынуждена одна оберегать и защищать его, а затем вместе с ним догоняет стадо. При переменном лидерстве одни животные становятся во главе стада чаще других. Большое значение имеют при этом также особенности высшей нервной деятельности. В стадах северных оленей около 18–20 % животных являются потенциальными лидерами. У других животных лидеры могут быть более постоянны.

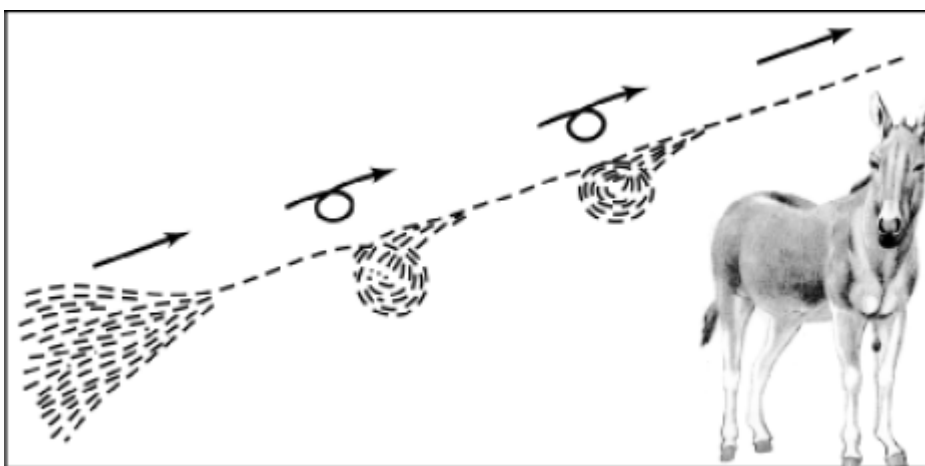


Рис. 118. Следы стада куланов, убежавших от опасности (по Л. М. Баскину, 1976). Куланы дважды останавливались и смотрели на человека

Биологическое значение лидерства в том, что индивидуальный опыт отдельных особей может быть использован всей группой.

В крупных стадах выделяются также объединения, представляющие семейные или возрастные группы, внутри которых контакты более дружелюбны, чем с членами других аналогичных групп. Во внутростадных группировках, независимо от общего лидерства, могут складываться отношения доминирования-подчинения.

Наиболее сложна поведенческая организация стад с вожаками и иерархическим соподчинением особей. Вожак, в отличие от лидеров, характеризуется поведением,

непосредственно направленным на активное руководство стадом: специальными сигналами, угрозами и прямым нападением. В подобных стадах часто возникают разделение «прав» и «обязанностей» и более сложные формы общественного поведения, выгодные для групп в целом.

Ранг каждой особи в стаде определяется многими причинами. Имеют значение возраст, физическая сила, опыт и наследственные качества животного. Более сильные и опытные, с устойчивым типом нервной системы, как правило, доминируют над более слабыми. Доминирование проявляется в преимуществе при поедании пищи, праве на самку, передвижении в группе и т. п.

Системы доминирования-подчинения очень различны у разных видов. При *линейной иерархии* в ряду рангов А-В-С и т. д. особи, принадлежащие к каждому рангу, подчинены предыдущим, но главенствуют над последующими. Последние в таком ряду животные – самые бесправные в группе. Подобные отношения возникают, например, в стаях ездовых собак, где вожаки активно подчиняют себе стаю, угрожая и задавая трепку непослушным. Животные низшего ранга проявляют признаки покорности перед всеми остальными, подходят к пище в последнюю очередь, их не подпускают к самкам, изгоняют с лучших мест отдыха и т. д. Иерархия в группах часто бывает более сложной. Например, могут возникать *параллельные ряды подчинения*: один среди самцов, другой – среди самок, как, например, у некоторых игрунковых обезьян. У павианов, помимо того, самцы доминируют над самками, а те в свою очередь над детенышами. У некоторых видов обнаружено *иерархическое соподчинение по типу «треугольника»*: А нападает на В, В – на С, а С подчиняет себе А. Такое соотношение может сохраняться в группе довольно долго. Одним из вариантов иерархии может быть *деспотия*– доминирование одного животного над всеми остальными членами группы.

Ранг животного в группе определяется столкновениями между особями, которые могут иметь характер 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. п. Так, при передвижении семейного стада зебр впереди всегда идет старая кобыла, за ней следуют сначала самые молодые, а затем старшие жеребята, за которыми двигаются взрослые зебры. Шествие завершает жеребец-вожак. В стаде павианов в центре, в наибольшей безопасности, находятся самки с детенышами или готовящиеся к размножению, по краям – вожаки, молодые самцы и неразмножающиеся самки (рис. 119).

Впереди и позади стада шествуют крупные самцы, готовые отразить нападение. Описаны случаи, когда при преследовании стада хищниками самец-доминант возвращался за отставшим детенышем, несмотря на грозившую ему большую опасность.



Рис. 119. Походный порядок стада павианов (по Ф. Р. Фуэнте, 1972):
вверху – в пути; внизу – при нападении леопарда.
С – самки; М – молодняк; В – вожаки; Н – самцы низшего ранга

Вожак-доминант выполняет разнообразные общественные функции. В табуне лошадей, например, вожак управляет движением, уводит косяк от опасности, защищает от хищников, прекращает драки, проявляет заботу о жеребятках и больных животных и т. п. В сложной обстановке вожаки ряда видов (лошади Пржевальского, павианы) могут проводить разведку, отделяясь от стада, а затем возвращаясь к нему и определяя безопасное направление движения.

Конфликты в группах, имеющих вожака, обычно решаются с его участием или в его присутствии, у разных видов с разной степенью агрессивности. В стадах павианов доминанты могут прибегать к преследованию и укусам, тогда как у горилл вожак нередко восстанавливает порядок лишь взглядом или движением головы.

Биологический смысл иерархической системы доминирования-подчинения заключается в создании согласованного поведения группы, выгодного для всех ее членов. После «расстановки сил» животные не тратят лишней энергии на индивидуальные конфликты, а группа в целом получает преимущества, подчиняясь наиболее сильному и опытному индивидуумам (рис. 120). Согласованность поведения имеет большое значение в обеспечении защиты от хищников, предупреждении опасности, выращивании молодняка, миграциях и т. п. (рис. 121). В сложных условиях, например при голодовках, гибнут в первую очередь более слабые, подчиненные особи, но под защитой группы они все же имеют больше шансов выжить, чем в одиночку.

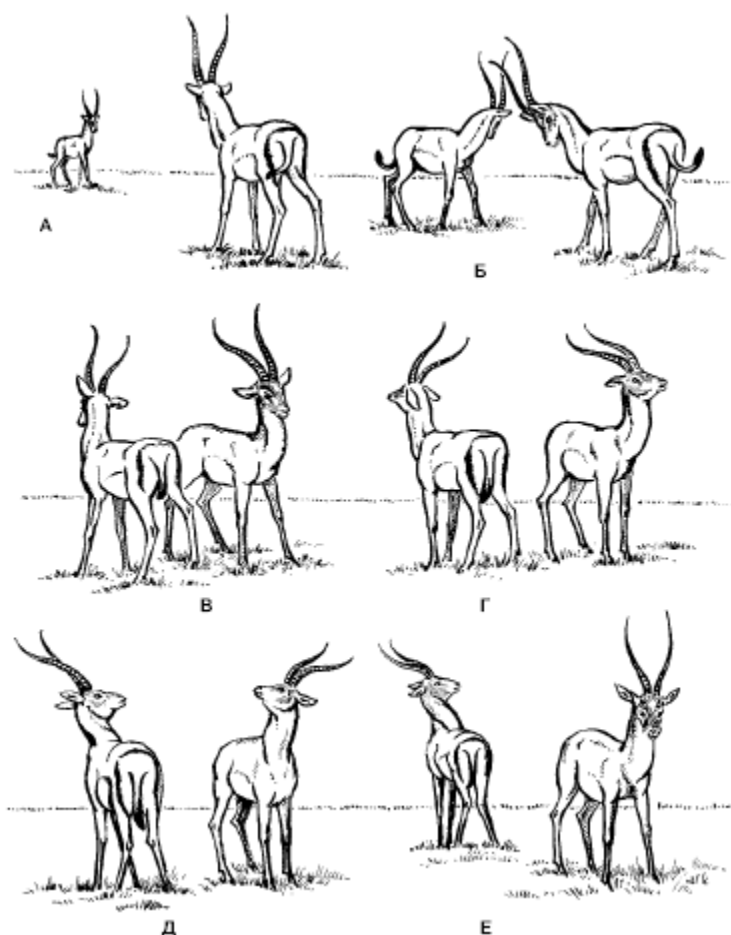


Рис. 120. Встреча двух самцов газели Гранта (по Р. Шовену, 1972):

А-Д – позы, соответствующие разным фазам ритуала противостояния;

Е – самец, повернувший голову, – победитель

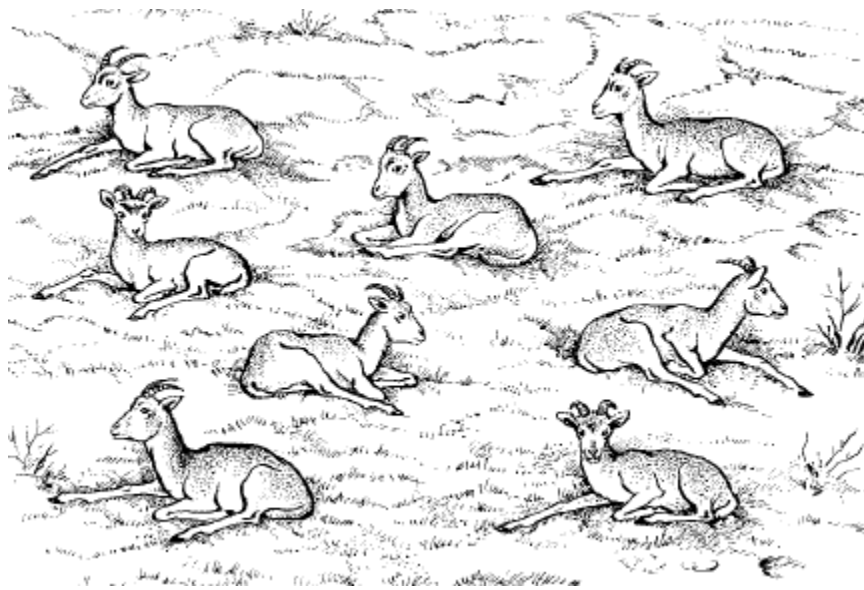


Рис. 121. Индивидуальные дистанции и направления осматривания у архаров во время отдыха (по Л. М. Баскину, 1976)

Иерархия в групповых отношениях адаптивна прежде всего потому, что она динамична. В жизни стада идет непрерывная проверка соответствия его структуры меняющимся условиям. Состав группы также не остается постоянным: взрослеет молодняк, появляются новые пришельцы, старые животные теряют силы, часть особей погибает. Эти изменения сопровождаются перестройкой рангов. Переходу особи в новый ранг обычно предшествуют прямые или ритуальные схватки и демонстрации, «пересмотр сил», после чего закрепляется новое положение. На роль вожака-доминанта всегда претендуют более молодые, набирающие силу и опыт животные. Они занимают его место после первого же проявления вожаком неспособности отстоять свои права.

Иерархия наиболее ярко выражена в стадах, но она характерна и для многих групп оседлых животных – семей, колоний. Иерархия может проявляться также в распределении территориальных участков у одиночных форм. Среди сусликов, охраняющих свои индивидуальные территории, доминирующие особи занимают наиболее благоприятные места в поселениях. Среди колониальных птиц (чаек, гусей, цапель и др.) наиболее крупные и опытные гнездятся в центре колонии, тогда как периферию занимают физиологически менее полноценные особи, проявляющие реакцию подчинения по отношению к доминантам.

Система доминирования-подчинения выявлена и у ряда беспозвоночных: насекомых (сверчков, жуков-чернотелок и др.), некоторых ракообразных и пр.

Установление иерархии сопровождается изменениями в гормональной системе организмов. У млекопитающих, например, возникает гипертрофия коры надпочечников. Эти изменения оказываются наибольшими у животных, находящихся в самом низу иерархической лестницы, и не проявляются у до-минантов. Стероидные гормоны, выделяемые корой надпочечников, оказывают большое влияние на процессы обмена веществ, которые, в свою очередь, лежат в основе изменения поведения.

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

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

Затраты организмом энергии на основную жизнедеятельность учитывают, измеряя скорость потребления кислорода животными в покое. Эти показатели возрастают у всех животных, приспособленных к групповой жизни и оказавшихся вне стада, семьи или колонии. Напротив, даже простое скучивание сокращает газообмен порой до 50 %. Возможно, что это явление лежит в основе агрегации на зимовку рыб, лягушек, моллюсков, насекомых, у которых также обнаружена экономия энергетических затрат в скоплениях.

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

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

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

8.5. Динамика популяций

8.5.1. Биотический потенциал

Любая популяция теоретически способна к неограниченному росту численности, если ее не лимитируют факторы внешней среды. В таком гипотетическом случае скорость роста популяции будет зависеть только от величины *биотического потенциала*, свойственного виду. Понятие биотического потенциала введено в экологию в 1928 г. Р.Чепменом. Этот показатель отражает теоретический максимум потомков от одной пары (или одной особи) за единицу времени, например за год или за весь жизненный цикл.

При расчетах его чаще всего выражают коэффициентом r и вычисляют как максимально возможный прирост популяции ΔN за отрезок времени Δt , отнесенный к одной особи, при начальной численности популяции N_0 :

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN_0,$$

откуда

$$r = \frac{\Delta N}{N_0 \Delta t}.$$

Величина биотического потенциала чрезвычайно различна у разных видов. Например, самка косули способна произвести за жизнь 10–15 козлят, трихина (*Trichinella*

spiralis) – отложить 1,8 тыс. личинок, самка медоносной пчелы – 50 тыс. яиц, а луна-рыба – до 3 млрд икринок. Если бы все зародыши сохранялись, а все потомство выживало, численность любой популяции через определенные интервалы увеличивалась бы в геометрической прогрессии.

Кривая, отражающая на графике подобный рост популяции, быстро увеличивает крутизну и уходит в бесконечность (рис. 122). Такая кривая носит название *экспоненциальной*. На логарифмической шкале подобная зависимость численности популяции от времени будет представлена прямой, а биотический потенциал r отразится ее наклоном по отношению к горизонтальной оси, который тем круче, чем больше величина r .

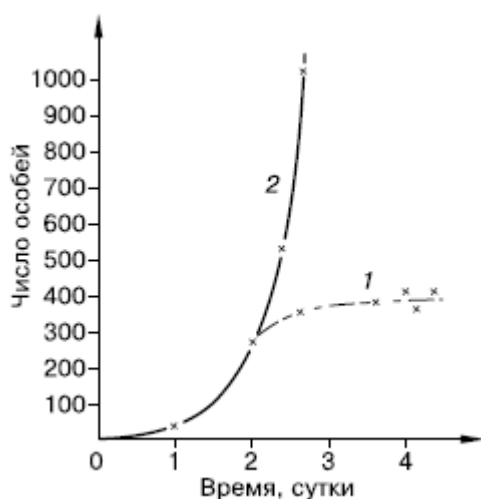


Рис. 122. Реальная (1) и теоретическая (2) кривая роста популяции парамеций

В природе биотический потенциал популяции никогда не реализуется полностью. Его величина обычно складывается как разность между рождаемостью и смертностью в популяциях: $r = b - d$, где b – число родившихся, а d – число погибших особей в популяции за один и тот же период времени.

Общие изменения численности популяции складываются за счет четырех явлений: рождаемости, смертности, вселения и выселения особей (иммиграция и эмиграция).

8.5.2. Рождаемость

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

Различают *абсолютную* и *удельную рождаемость*. Первая характеризуется общим числом родившихся особей. Например, если в популяции северных оленей,

насчитывающей 16 тыс. голов, за год появилось 2 тыс. оленят, то это число и выражает абсолютную рождаемость. Удельную вычисляют как среднее изменение численности на особь за определенный интервал времени, и в данном случае она составит 0,125, т. е. один новорожденный на 8 членов популяции за год.

Величина рождаемости зависит от многих причин. Большое значение имеет доля особей, способных в данный период к размножению, что определяется соотношением полов и возрастных групп. Важна также частота последовательности генераций. Так, среди насекомых различают *моновольтинные* и *поливольтинные* виды. Первые дают одну, вторые – несколько генераций за год. Например, у тлей за сезон насчитывается до 15 партеногенетических поколений. По числу периодов размножения в течение жизни различают *моноциклические* и *полициклические* виды. *Моноцикличность*, или однократное размножение, свойственна обычно видам с короткой продолжительностью жизни в половозрелом состоянии (лососевые рыбы, поденки, майские жуки и многие другие насекомые). *Полицикличность* характеризуется повторным размножением особей и присуща большинству позвоночных животных и ряду беспозвоночных, например ракообразным.

У растений выделяют *монокарпические* и *поликarpические* виды, т. е. с однократным и многократным размножением в течение жизни. Для величины рождаемости имеет значение также соотношение периода размножения и общей продолжительности жизни. Этот период для самок дрозофил составляет около 65 %, для стадной саранчи шистоцерки – 15 %, а для поденок – всего от 0,5 до 1 % длительности их существования. Большую роль играет плодовитость особей. Однако размножаемость популяции, как правило, не бывает прямо пропорциональна плодовитости. Плодовитость сильно зависит от степени развития заботы о потомстве или обеспеченности яиц питательными материалами. Среди рыб наибольшее количество икринок выметывают виды с пелагической икрой – сельди, тресковые, камбаловые и др. Например, сахалинская сельдь продуцирует 38–46 тыс. мелких, в доли миллиметра, икринок. У лососевых, зарывающих икру в грунт, развивается меньшее число яиц, но более крупных размеров. Средняя плодовитость амурской горбуши 1300–1500 икринок диаметром 4–6 мм. Наиболее крупная икра у акул и химер, до 6–8 см. Яйца этих рыб имеют к тому же плотную защитную оболочку. Количество их очень невелико – несколько штук на одну самку.

У видов, оберегающих и выкармливающих свой молодняк, плодовитость резко понижена. Размер кладки у птиц разных видов варьирует уже не в тысячи раз, как у рыб, а

в пределах от одного яйца (у некоторых хищников, пингвинов, чистиков и др.) до 20–25 (максимальное количество яиц у куриных, например, у серой куропатки).

Д. Лэ к установил на примере птиц, что у них отбор благоприятствует не *максимальной плодовитости*, а наиболее эффективной, т. е. тому количеству яиц, при котором потомство оказывается наиболее жизнеспособным. На выкармливание птенцов птицы тратят огромное количество энергии. Мелкие птицы приносят пищу в гнездо сотни раз в сутки: горихвостка – более 200, большая синица – около 400, а крапивник – до 600 раз. Если величина кладки больше обычного предела, птенцы оказываются недокормленными и их жизнеспособность снижена.

Большая плодовитость вырабатывается у видов также в условиях более высокой смертности, особенно при сильном давлении со стороны хищников. Отбор на плодовитость компенсирует высокую норму гибели в популяциях. Поэтому при высокой плодовитости рост численности популяции может быть весьма низким. В различных популяциях одного вида плодовитость обычно тем выше, чем более неблагоприятны занимаемые ими места обитания. Так, у многих млекопитающих – зайцев, мышей, полевок – число детенышей в помете на границах ареала больше, чем в его центре.

8.5.3. Смертность

Смертность в популяциях также зависит от многих причин: генетически запрограммированной длительности жизни особей, их генетической и физиологической полноценности, влияния неблагоприятных физических условий среды, воздействия хищников, паразитов, болезней и т. п. На разных стадиях жизненного цикла каждого поколения эти факторы действуют с разной силой. На практике, когда необходимо проанализировать ход смертности в популяциях, составляют таблицы выживания (см. далее), где для каждой возрастной группы указываются эмпирически полученные данные, характеризующие гибель особей данного возраста. На основе таких таблиц составляют кривые выживания, позволяющие прогнозировать в сходных условиях состояние очередных генераций.

Таблица 1

Таблица выживания куропатки (по Швердпфегеру, 1968)

Возраст, годы	Количество особей		Смертность, %	Доля самок в популяции
	живых к началу возраста	погибших в данном возрасте		
0	1000	850	85	0,50
1	150	38	25	0,47
2	112	31	28	0,46
3	81	24	30	0,41
4	57	18	32	0,32
5	39	13	34	0,26
6	26	9	35	0,23
7	17	6	35	0,29
8	11	4	35	0,27
9	7	2	35	0,28
10	5	2	35	0,20
11	3	1	35	0
12	2	1	50	0
13	1	1	100	0



Рис. 123. Различные типы кривых выживаемости

Идеальный случай, если все особи одной генерации доживают до биологически предельного возраста, а затем в течение короткого срока отмирают. Кривая, описывающая такую зависимость численности поколений от времени, сначала идет параллельно горизонтальной оси, а затем круто загибается вниз (рис. 123). В природе подобный ход смертности не свойствен ни одному виду, но встречается приближение к нему, например, у таких насекомых с хорошо защищенными личинками, как жуки-златки, у крупных млекопитающих с высокой степенью выживаемости молодняка. К этому же типу близка кривая, описывающая смертность в современных популяциях человека. Средняя

продолжительность жизни особи в таких популяциях высока и приближается к максимальной.

Наиболее часто встречающийся в природе вариант – повышенная гибель особей в ранний период жизни. Взрослые формы более защищены или выносливы. Кривая смертности в таких популяциях резко падает к горизонтальной оси в самом начале. Ее наклон отражает скорость убыли поколения. Так, у большинства рыб значительная часть популяции гибнет еще на стадии икры, очень велик также отсев мальков и лишь среди взрослых особей смертность становится ниже. У мышей и полевок, выкармливаемых матерью, гибель учащается после выхода молодых из гнезда, когда они приступают к самостоятельной жизни. Средняя продолжительность жизни особи намного меньше максимальной. Такая же картина характерна для многих воробьиных птиц (рис. 124). У людей также на протяжении почти всей истории была высокой детская смертность, которая резко снизилась с успешным развитием медицины. Это привело к изменению типа кривой выживаемости в поколениях и стремительному увеличению численности населения Земли, получившему название «демографического взрыва».

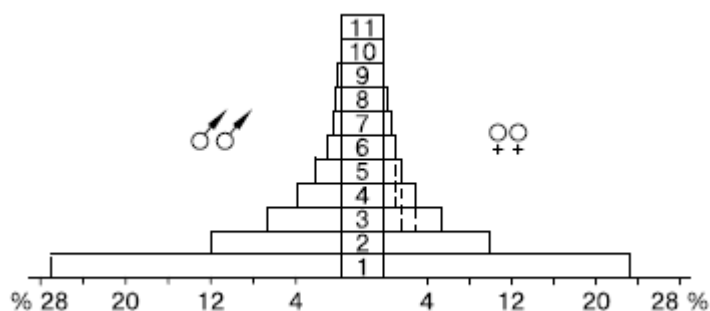


Рис. 124. Возрастная пирамида популяции зяблика *Fringilla coelebs* на Куршской косе: 1-11 – возраст птиц, годы (из В. А. Паевского, 1985)

Сравнительно редко наблюдается третий вариант изменения выживаемости поколений – относительно равномерный отсев из-за случайных причин на протяжении всего жизненного цикла, без резко выраженных критических периодов повышенной смертности. На графике это выражается прямой линией между начальной и нулевой численностью генерации. Такой ход смертности отмечен, например, у пресноводных гидр, содержащихся в аквариуме.

8.5.4. Стратегии выживания популяций

Различия в биотическом потенциале видов зависят от их размеров, систематической принадлежности и других причин, но при прочих равных условиях связаны зависимостью со смертностью в популяциях. Эта закономерность, подмеченная еще Ч. Дарвином, была обоснована в трудах академика И. И. Шмальгаузена в 40-е годы прошлого столетия. Если вид подвергается в природе массовой *неизбирательной элиминации*, т. е. гибели от многочисленных врагов, избежать которых он бессилен, или подавляется другими экстремальными обстоятельствами, то единственным направлением отбора становится повышение размножаемости. В этом случае увеличивается вероятность случайного сохранения потомства и вид избегает вымирания. При *неизбирательной элиминации* различия между особями не имеют значения для их выживания, поскольку мощность воздействия губительных факторов слишком высока. При *избирательной элиминации*, когда смертность во многом определяется различиями между особями, отбор совершенствует разные формы морфофизиологических адаптаций, повышающих сопротивляемость вида влиянию неблагоприятных условий. Таким образом, высокий биотический потенциал – эволюционный ответ вида на пресс неблагоприятных для него воздействий среды, вызывающих высокую смертность.

В конце 60-х годов эта идея возродилась в концепции *K*- и *r*-отбора, выдвинутой американскими экологами Р. Макартуром и Э. Уилсоном. Они предложили различать две основные стратегии размножения организмов, обеспечивающие выживание в разных условиях, обозначив их через коэффициенты, входящие в уравнение роста популяций. При *r-стратегии* отбор идет на высокую плодовитость, оборачиваемость поколений, способность к быстрому расселению, что позволяет видам быстро восстанавливать численность после резкого ее снижения. При *K-стратегии* отбор совершенствует разные формы заботы о потомстве, что позволяет снизить плодовитость. Одновременно увеличивается продолжительность жизненных циклов и совершенствуются механизмы устойчивого поддержания численности в биоценозах. Естественно, что между крайними формами имеются все промежуточные варианты. Элементы *K*- и *r*-стратегий выживания прослеживаются во всех систематических группах организмов. Даже в пределах вида в популяциях, обитающих в разных условиях, усиливаются те или иные направления отбора.

8.5.5. Расселение

Выселение особей из популяции или пополнение ее пришельцами – закономерное явление, основанное на одной из важнейших биологических черт вида – его расселительной способности. В каждой популяции часть особей регулярно покидает ее,

пополняя соседние или заселяя новые, еще не занятые видом территории. Этот процесс называют часто *дисперсией популяции*. Расселение приводит к занятию новых биотопов, расширению общего ареала вида, его успеху в борьбе за существование.

Расселительные функции выполняются в определенный период жизненного цикла: у насекомых в основном на стадии имаго, у тироглифоидных клещей – специальными дейтонимфами-гипопусами, у большинства птиц и млекопитающих – подрастающим молодняком. У растений рассеиваются или разносятся семена и споры, сидячие животные распространяются посредством плавающих личинок или специальных поколений при метагенезе.

Каждый вид характеризуется своим темпом дисперсии. По подсчетам, у зайцево-беляков регулярно покидает места рождения примерно 1 % молодняка, тогда как в популяциях большой синицы в среднем лишь треть молодых остается в той местности, где они вывелись из яиц.

Дисперсия обычно не направлена, расселение особей происходит в самых разных направлениях от мест отрождения.

Расселительная дисперсия служит средством связи между популяциями. Она повышается при увеличении плотности населения.

В период депрессии численности, наоборот, усиливается поток вселенцев в популяцию. У оседлых животных с хорошо выраженными территориальными инстинктами агрессивное поведение по отношению к пришельцам в период низкой численности популяции ослабевает, и вселенцы занимают свободные участки.

Ряд популяций, занимающих малопригодные места обитания, часто не в состоянии поддерживать свою численность за счет размножения и могут сохраняться преимущественно за счет иммиграции. Такие популяции В. Н. Беклемишев называл *зависимыми*.

Расселительные перемещения, по Н. П. Наумову, приводят к обмену особей между популяциями, увеличивают единство и общую устойчивость вида, так как те адаптации, которые возникли в местных условиях, но имеют общее значение, могут постепенно распространяться в пределах всего видového ареала. Проникновение расселяющихся особей на не занятые еще видом территории, заселение их и образование новых популяций называют *инвазией*.

8.5.6. Темпы роста популяции

Графики роста числа членов любой природной популяции в новых для нее условиях сильно отличаются от экспоненты. Кривая после подъема разной степени

крутизны поворачивает параллельно горизонтальной оси, чем знаменует установление некоторой предельной численности популяции, которая затем поддерживается в течение более или менее длительного времени (рис. 122, 125). Такой ход кривой показывает, что в природе какие-то причины сдерживают чрезмерный рост популяции, не давая ей реализовать свой биотический потенциал, и ограничивают ее численность определенными пределами.

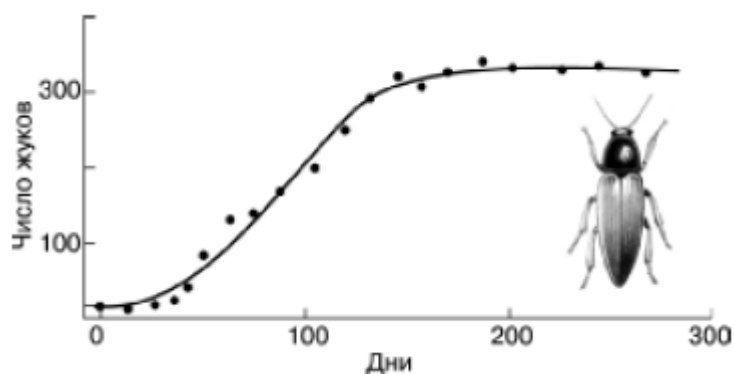


Рис. 125. Численность жуков в культуре, начатой с одной пары *Rhizopertha dominica*, в 10 г пшеницы (по Дж. Варли, 1978)

Пшеницу каждую неделю просеивали и дополняли до 10 г

Изменения темпов роста популяции могут быть различными.

В одном случае темп роста с самого начала высок и постоянен независимо от нарастающей плотности, что соответствует лавинообразному, по экспоненте, увеличению численности популяции. При достижении же определенной плотности населения темп роста падает сразу до нуля. Это означает, что популяция резко прекращает воспроизводство. В природе такой тип захвата среды встречается у видов, для которых жизненно важна скорость овладения ресурсами, например у нематод, клещей, некоторых насекомых, обитающих в быстро меняющемся качестве гниющих растительных остатках, кучках навоза копытных и т. п. Мелкие нематоды, населяющие конский и коровий навоз, могут осуществить свой жизненный цикл за несколько часов, тогда как близкие им виды, но обитающие в других, более постоянных условиях, развиваются от двух до трех недель. Скорость овладения средой имеет значение и для предупреждения конкуренции со стороны других претендентов. После массового размножения и быстрого потребления доступных ресурсов в популяциях подобных видов размножение прекращается и особи расселяются путем перелета на насекомых.

В другом случае изменения темпов роста популяций находятся в обратной зависимости от плотности. Разреженная популяция в благоприятных условиях быстро

наращивает свою численность, но чем больше становится в ней особей, тем меньше доля очередного приплода, пока скорость воспроизводства не сравняется со смертностью (рис. 126). Тогда темп роста популяции снижается до нуля, а общая численность стабилизируется в соответствии с доступными для популяции ресурсами. Такой характер становления новых популяций свойствен в основном видам, у которых успех в размножении при низком уровне численности не лимитируется обязательностью группового образа жизни, необходимостью встречи полов и другими причинами (например, у мелких партеногенетических ракообразных, растений с апомиксисом и т. д.). Однако у большинства видов наиболее высокий темп роста популяций отмечается лишь при определенной оптимальной плотности. Если популяция сильно разрежена, это затрудняет встречу полов, защиту молодняка, проявление эффекта группы у животных, опыление у растений, поэтому население растет вначале очень медленно.

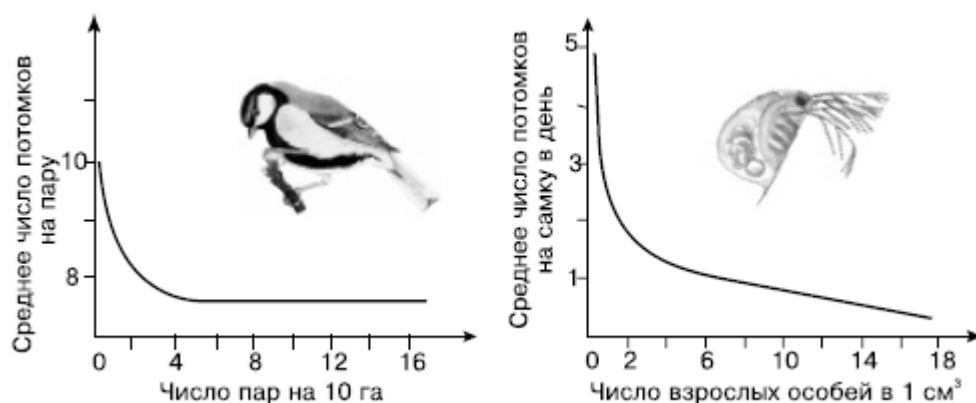


Рис. 126. Зависимость рождаемости от плотности в лабораторной популяции дафний и в дикой популяции большой синицы (по Ю. Одуму, 1975)

Как известно, появление потомства прежде всего зависит от числа производителей – особей, находящихся в генеративном возрастном состоянии. Вначале рост числа производителей сопровождается медленным ростом численности популяции, затем, в некотором интервале плотностей, зависимость выражена чрезвычайно резко, и даже небольшое увеличение доли производителей вызывает стремительный рост популяции, пока она не достигнет определенного уровня, который в последующем уже не меняется, сколько бы ни увеличивалась репродуктивная часть населения.

Такая зависимость была впервые предсказана французским математиком Верхюльстом в середине XIX века для населения людей, а позднее доказана англичанином Перлом (1925) для популяций животных в среде, где пищевые ресурсы имеют определенный предел восполнимости.

Установление определенного уровня плотности популяций после некоторого периода роста вовсе не означает, что в популяциях больше не происходит количественных изменений. Напротив, любое население всегда динамично и постоянно подвержено колебаниям численности, однако размах всех суточных, сезонных и годовых изменений популяций все же намного меньше теоретически возможного, соответствующего реализации всего биотического потенциала. Колебания численности совершаются с разным размахом вокруг некоторой средней величины, которая и соответствует горизонтальной части кривой на графике роста и стабилизации численности популяции.

Высокий потенциал размножения играет большую роль в выживании видов. Популяции, сведенные к низкому уровню численности, могут быстро восстановиться при благоприятной перемене условий. Некоторые виды только массовым размножением могут противостоять выеданию их различными потребителями или угрозе вытеснения конкурентами. Высокая размножаемость способствует быстрому освоению видом новых пространств.

Однако безграничное размножение таит в себе и большую опасность для любой популяции, так как может привести к быстрому подрыву ресурсов среды, нехватке пищи, убежищ, пространства и т. п., что неминуемо повлечет за собой общее ослабление популяции. Перенаселенность настолько неблагоприятна для любого вида, что в ходе эволюции у разных форм выработались в результате естественного отбора самые разнообразные механизмы, способствующие предотвращению избытка особей и поддержанию определенного уровня плотности популяций.

8.5.7. Динамика ценопопуляций растений

Все размерные и количественные характеристики растений в ценопопуляциях меняются в широком диапазоне.

Меняются такие показатели, как общая численность и плотность, фитомасса, площадь, занятая популяцией, проективное покрытие, возрастной спектр.

У большинства луговых растений колебания численности всходов как в течение сезона, так и по годам составляют от 1–2 до 100–1000 на м². В степных ценозах в отдельные годы всходы могут не появиться совсем. Массовое их отмирание происходит, например, при наступлении засухи, поедании фитофагами, угнетении взрослыми растениями. Возрастные спектры ценопопуляций разных видов обладают разной степенью динамичности: 1) популяционные волны, (т. е. волны численности) перемещаются постепенно, при этом тип возрастного спектра не меняется и он остается полночленным. Это происходит при регулярном, но относительно небольшом пополнении

молодыми особями; 2) популяционные волны перемещаются быстро, возрастной спектр может быть разорванным и неполночленным (рис. 127). Между этими двумя типами динамики различаются всевозможные переходы.

Большая лабильность всех популяционных показателей свойственна видам реактивным, эксплерентам способным очень быстро захватывать освободившиеся площади, но и освобождать их при вытеснении конкурентными видами.

Нередко наблюдается однонаправленное необратимое изменение ценопопуляции или ее отдельных локусов от зарождения до зрелости и старения. В конечном счете ценопопуляция или локус на данной площади исчезает. Такой тип динамики называется **сукцессивным**. Например, при интенсивной пастбищной нагрузке в ценопопуляциях мятлика однолетнего на залежах уменьшается плотность ценопопуляции, из нее выпадают молодые группы, происходит быстрое общее старение и ценопопуляция исчезает. В некоторых случаях сукцессивным типом динамики характеризуются отдельные локусы в пределах ценопопуляции, а сама она в целом сохраняет стабильность.

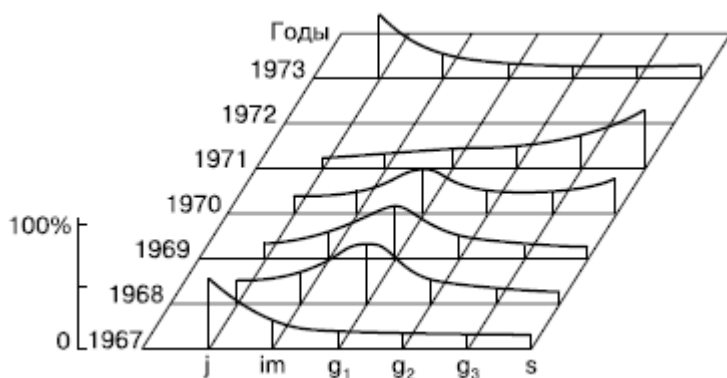


Рис. 127. Погодичные изменения популяционного потока у полевицы тонкой (по Е. И. Курченко, 1975)

В широколиственных лесах ценопопуляции луковичного растения гусиного лука желтого существуют в виде разобщенных локусов. Этот вид относится к группе эксплерентов, т. е. способен очень быстро захватывать освободившуюся территорию вследствие высокой скорости роста и большой энергии вегетативного размножения. Часто локус занят одним клоном, начало которому дает одна ювенильная особь. Перейдя в имматурное состояние, она начинает размножаться, образуя новые ювенильные особи. Значительная часть ювенильных растений переходит затем в покоящееся состояние, а нормально развивающиеся последовательно проходят все возрастные состояния вплоть до генеративного. В итоге все или почти все особи клона могут перейти в покоящееся состояние. Так завершается развитие локуса. Этот процесс длится 10–25 лет. Но в природе

подобное происходит редко, так как даже незначительные нарушения почвы и лесной подстилки роющими животными приводят к пробуждению покоящихся луковичек. Развитие локуса опять начинается с ювенильного возрастного состояния растений, и процесс развития клонов приобретает циклический характер. Так как разные локусы развиваются асинхронно во времени и пространстве, вся ценопопуляция претерпевает флюктуационные изменения. **Флюктуации** – это обратимые, разнонаправленные изменения, когда чередуются периоды старения и омоложения ценопопуляции и поколения непрерывно сменяют друг друга. Таким образом популяция сохраняет за собой занятую площадь.

У некоторых луговых растений временное прекращение инспермации и одновременное взросление и старение особей может привести к тому, что возрастной спектр утратит молодую часть, станет разорванным, неполночленным (рис. 128). Когда возобновление восстановится, молодые особи при дальнейшем развитии популяции образуют новую популяционную волну, которая со временем сменит затухающую волну старой части ценопопуляций. Такие волнообразно-флюктуационные колебания численности и возрастной структуры прослежены, например, у луговика дернистого. Высокий динамизм наблюдается и в посевах луговых трав, особенно при действии различных антропогенных факторов, таких, как высокие дозы удобрений, полив, многократное отчуждение.

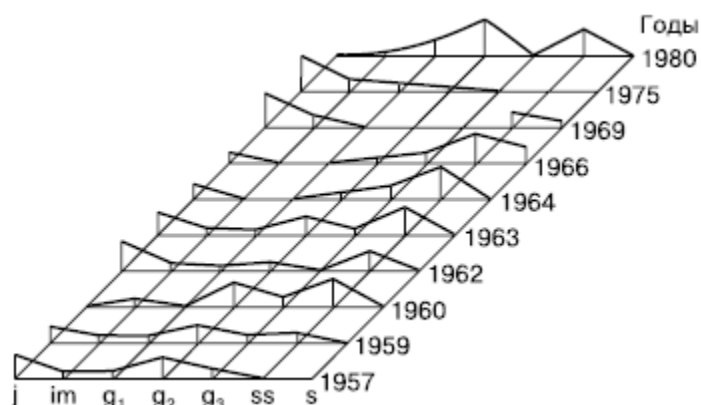


Рис. 128. Динамика ценопопуляций луговика дернистого на окских лугах (по Л. А. Жуковой, 1986)

8.5.8. Гомеостаз популяций

Поддержание определенной плотности получило название **гомеостаза популяций**. В основе способностей популяций к гомеостазу лежат изменения физиологических

особенностей, роста, поведения каждой особи в ответ на увеличение или уменьшение числа членов популяции, к которой она принадлежит.

Механизмы популяционного гомеостаза зависят от экологической специфики вида, его подвижности, степени воздействия хищников и паразитов и др. У одних видов они могут проявляться в жесткой форме, приводя к гибели избытка особей, у других – в смягченной, например в понижении плодовитости на основе условных рефлексов.

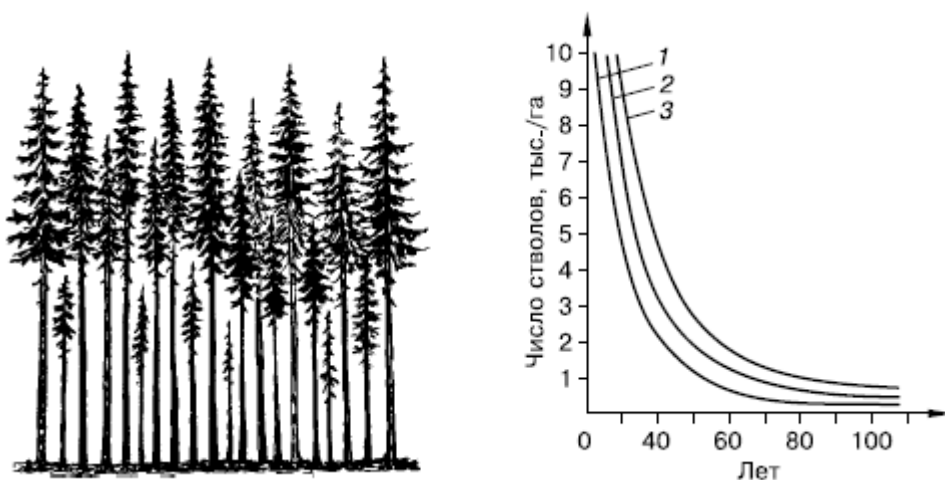


Рис. 129. Самоизреживание в древесных насаждениях (по Г. Ф. Морозову, 1928):

слева – господствующие и угнетенные деревья в ельнике; справа – ход изреживания стволов с возрастом у сосны (1), березы (2) и ели (3)

К жестким формам внутривидовой конкуренции следует отнести, например, явление *самоизреживания* у растений (рис. 129). При большой густоте всходов часть растений неминуемо погибает в результате угнетения физиологически более сильными соседями. Уменьшение числа растений происходит, даже если высеянные семена генетически однородны. В этом случае, по-видимому, имеют значение разница в размерах семян, во времени появления всходов, детали микроокружения. В одном из опытов с клевером *Trifolium subterraneum* через 84 дня после появления всходов на участке в 1 м² из 1250 растений осталось 650, причем влияние вредителей было исключено.

У райграса многолетнего основной экологической единицей становится не особь, а побег. Обнаружено, что при разных нормах высева семян, от 6 до 180 кг/га, сначала густота побегов варьирует от 30 до 1070 на 100 см², но затем во всех случаях становится равной примерно 500, т. е. в более редких посевах появляются новые побеги, а в более густых часть отмирает.

Регуляция плотности популяции у растений ввиду особенностей их роста происходит обычно не только путем изменения численности особей на единице площади,

но и путем изменения вегетативной мощности каждого. В загущенных посевах растения менее облиственны, с меньшим количеством побегов. Общая их масса при увеличении плотности посевов сначала возрастает пропорционально количеству высеянных семян, а затем остается на постоянном уровне, тогда как средняя масса отдельных особей соответственно уменьшается. В данном случае стабилизируется не число особей в популяции, а общая листовая фотосинтезирующая поверхность растений.

У животных жесткие формы регуляции плотности популяций проявляются обычно лишь в тех случаях, когда запасы пищи, воды или других ресурсов резко ограничены, а животные либо не способны в данный период к поискам ресурсов на другой территории, либо эти поиски неэффективны. Например, в небольших пресноводных водоемах, где нет других видов рыб, популяции окуня могут поддерживать свое существование и регулировать плотность за счет питания взрослых собственной молодью. Мальки же растут за счет мелкого планктона, к питанию которым крупные окуни не приспособлены.

Каннибализм – не частое явление в популяциях животных.

Особый интерес представляют некоторые, сравнительно редкие виды, у которых способность к умерщвлению конкурентов внутри популяции закрепляется эволюционно в их поведении и даже морфологии. Подобные примеры встречаются среди насекомых.

Для паразитоидных перепончатокрылых, откладывающих свои яйца в яйца или личинки других насекомых, запас пищи в хозяине весьма ограничен и дает возможность развиваться чаще всего лишь одной особи паразита. У ряда видов личинки первого возраста имеют челюсти, ненужные при питании содержимым яйца, но приспособленные для схваток с конкурентами. Нападение личинок друг на друга обычно происходит до того, как они начинают кормиться. После уничтожения конкурента личинка линяет и ее острые челюсти сменяются мягкими и бугорковидными (рис. 130). У тех видов, самки которых способны распознать уже зараженных хозяев и не откладывать яйца в них повторно, личинкам не приходится конкурировать между собой, и они лишены острых челюстей.

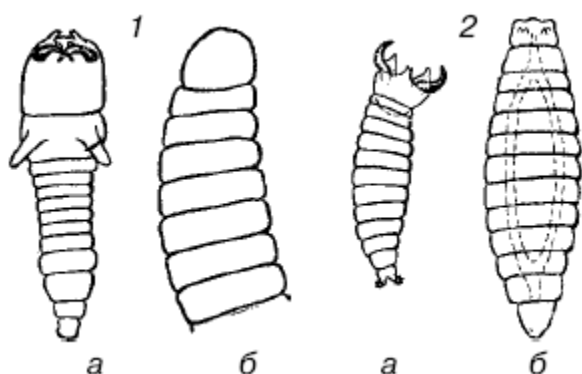


Рис. 130. Личинки паразитоидных перепончатокрылых:

1 – *Opius fletcheri*; 2 – *Galesus sylvestrii* (*a* – первый возраст, *b* – второй возраст)

Групповые паразиты, откладывающие по несколько яиц в одно насекомое, нередко обладают способностью соразмерять число яиц с величиной жертвы. Однако при недостатке хозяев возможно перезаражение обнаруженных паразитами, при этом обеспеченность потомства кормом снижается. В таких случаях наблюдается уменьшение размеров личинок. Вышедшие из них имаго откладывают вдвое-втрое меньше яиц при сокращенных сроках жизни. Например, у самых мелких наездников-браконид происходит полная редукция яичников.

Плотность популяции у паразитических перепончатокрылых может регулироваться также через *изменения в соотношении полов*, что влияет на численность следующего поколения. У многих видов сильно различается смертность самцов и самок при перенаселении. Например, у некоторых браконид доля самок составляет около 70 % при слабом заражении насекомых-хозяев и падает ниже 10 % – при сильном. Кроме того, соотношение полов регулируется поведением самок. Для многих видов наездников установлено, что в мелких хозяевах, представляющих малый запас корма, самки откладывают преимущественно неоплодотворенные яйца, из которых у перепончатокрылых развиваются самцы. При учащении контактов самок друг с другом или при восприятии следовых запахов, оставляемых другими самками, среди откладываемых яиц также увеличивается доля неоплодотворенных.

Среди механизмов, задерживающих рост популяций, у многих видов большую роль играют *химические взаимодействия особей*. Так, вода аквариума, в котором содержались дафнии, способна задерживать рост представителей того же вида и сохраняет эту способность в течение нескольких дней. Головастики выделяют в воду частицы белковой природы, которые задерживают рост других головастиков. Чем крупнее особь, тем сильнее она воздействует на более мелких, так как устойчивость к одной и той же концентрации ингибитора находится в прямой зависимости от размеров. Один крупный головастик *Rana ripiens* может задержать рост всех других в 75-литровом аквариуме. Поколение, вышедшее в близкие сроки из икры, отложенной в одном водоеме, вскоре разделяется на две размерные группы: более крупные, продолжающие расти головастики и мелкие, затормозившие свой рост из-за неблагоприятной для них концентрации метаболита. Экологическая выгода такого разделения популяции в том, что особи с наследственно более быстрым темпом роста, используя в полной мере кормовые ресурсы водоема, получают возможность быстро завершить метаморфоз и в популяцию вливается полноценное пополнение. Оставшиеся мелкие головастики, после того как первая партия

покинет водоем и в нем снизится концентрация ингибитора, также имеют шансы увеличиться в размерах и достичь стадии метаморфоза, но значительно позже. Эту вторую часть пополнения можно рассматривать как своего рода резерв, который вливается в популяцию лишь при достаточно благоприятных условиях (если не пересохнет временный водоем, если в нем продолжится воспроизводство водорослей – основной пищи головастиков и т. п.).

Выделение в окружающую среду продуктов, задерживающих рост, обнаружено у многих растений и водных животных, особенно у рыб.

Другой механизм ограничения численности популяций – такие **изменения физиологии и поведения** при увеличении плотности, которые в конечном счете приводят к проявлению инстинктов *массовой миграции*. В результате происходит выселение большей части популяции за пределы территории, занимаемой в оседлый период. Особенно ярко это проявляется у насекомых, которым свойственна **фазовость** – резкое изменение морфологии и физиологии особей в зависимости от плотности популяции (рис. 131). У перелетной саранчи-шистоцерки в постоянных очагах ее обитания в Индии, Пакистане, Восточной Африке и Аравии при низкой численности личинки одиночной фазы имеют ярко-зеленую, а взрослые – серовато-зеленую или бурую окраску. В годы массового размножения, которое наступает при благоприятном сочетании погодных условий, саранча переходит в стадную фазу. Личинки приобретают ярко-желтую, с черными пятнами окраску, взрослая неполовозрелая шистоцерка интенсивно розово-лиловая, половозрелая – лимонно-желтая. Изменяется и морфология особей: удлиняются надкрылья, меняются формы переднеспинки, киля, пропорции конечностей и т. п. Переход из одной фазы в другую занимает около трех поколений. Процесс стимулируется зрительным восприятием особей своего вида и контактами при помощи усиков. Это вызывает в организме насекомых целую серию реакций, приводящих к гормональным перестройкам, в которых участвуют эндокринные железы.

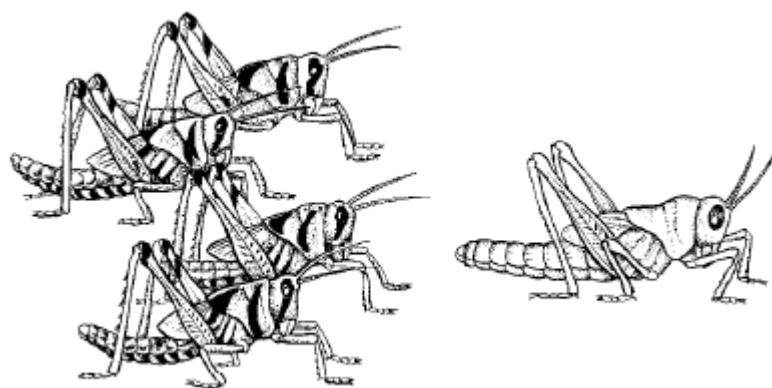


Рис. 131. Нимфы V возраста саранчи-шистоцерки (по Н. С. Щербиновскому, 1952): слева – стадная форма; справа – одиночная форма

Стадная фаза отличается повышенной возбудимостью и чрезвычайной прожорливостью. Плодовитость самок снижается, но они откладывают яйца с большим содержанием питательных веществ. Стадная саранча все время находится в состоянии миграционной активности. Личинки двигаются скоплениями – кулигами, а взрослые гигантскими стаями разлетаются на сотни и тысячи километров от мест постоянного обитания (рис. 132). Так, в конце прошлого столетия масса одной из стай шистоцерки, перелетевшей через Красное море, была определена не менее чем в 44 млн т.

На границах своего временного ареала перелетная саранча не может размножаться, и эти очаги вскоре затухают. Стаи или погибают, или, постепенно разреживаясь, начинают откочевку к зоне постоянных очагов. В изреженных популяциях вновь происходит переход к одиночной фазе, через 2–3 промежуточных поколения. Таким образом, разлет стай саранчи не обеспечивает формирования новых постоянных популяций, а практически служит лишь механизмом снятия перенаселенности в местах, благоприятных для размножения. При этом гибнет гигантское количество насекомых. Стаи, несущие на своем пути неисчислимы бедствия, сами оказываются обреченными.



Рис. 132. Нашествие перелетной саранчи

Явление фазовости обнаружено не только у стадных саранчовых, но и у других беспозвоночных. У тлей увеличение плотности населения вызывает появление крылатой фазы и разлет насекомых с образованием новых поселений. Обычно тли дают несколько поколений бескрылых самок, но в условиях постоянного перенаселения крылатые самки развиваются в каждом поколении. У ряда амеб химические изменения состава водной среды, вызванные переуплотнением популяции, стимулируют переход в подвижную жгутиковую стадию. В результате происходит быстрое рассредоточение особей в пространстве.

Территориальное поведение животных, выработавшееся в ходе эволюции как система инстинктов, – наиболее эффективный механизм сдерживания роста численности популяции на данной площади. Мечение и охрана участков, не допускающие размножения на них «чужих» особей, приводят к рациональному использованию территории. Избыточная часть популяции при этом не размножается или вынуждена выселяться за пределы занятого пространства. Это же относится и к выведенному потомству, среди которого лишь некоторая часть вследствие естественной смертности взрослых занимает освобождающиеся участки.

Выселения как ответная реакция на растущую плотность популяции свойственны многим видам птиц и млекопитающих. Кроме обычной расселительной дисперсии молодняка, для ряда видов с резкими колебаниями численности характерны массовые перемещения – *нашествия*. Они возникают нерегулярно, лишь в годы всплеск размножения, и не имеют постоянного направления. Такие нашествия описаны, например, у тундровых леммингов, белок Сибири и Северной Америки и др. При нашествиях часть особей остается на месте, а среди эмигрантов преобладают молодые.

Повышение плотности популяции может сопровождаться такими изменениями в физиологии особей, которые ведут к снижению рождаемости и увеличению смертности. У млекопитающих известно явление *стресса*, которое впервые было описано в 1936 г. физиологом Г. Селье для человека. В ответ на отрицательное воздействие каких-либо факторов в организме возникают реакции двух типов: 1) *специфические*, зависящие от природы повреждающего агента (например, усиление теплопродукции при действии холода), и 2) *неспецифическая реакция* напряжения как общее усилие организма приспособиться к изменившимся условиям. Эта общая реакция складывается из ряда физиологических и морфологических изменений, которые постепенно развертываются как единый процесс. Реакция напряжения, или стресс, возникает в ответ на любые отрицательные воздействия среды, в том числе и на отклонение плотности популяции от оптимума.

Большую роль в развитии стресса играют сигналы коры головного мозга, меняющие активность гипоталамуса – центрального звена вегетативной нервной системы. В свою очередь, деятельность гипоталамуса вызывает изменения в функционировании гипофизарно-надпочечниковой гормональной системы. В состоянии стресса у животных сильно увеличивается кора надпочечников и повышается концентрация кортикостероидных гормонов, выделяемых этим органом, а также происходит целый ряд других изменений в гормональном равновесии организма. У самок в популяции учащаются нарушения овуляции, резорбция эмбрионов, рано прекращается лактация, угасают инстинкты заботы о потомстве и т. п., уменьшается число выводков и количество в них молодых. В конечном счете все это приводит к торможению роста популяции. У мышевидных грызунов, содержащихся в клетках одинаковых размеров, четко проявляется обратно пропорциональная зависимость между численностью зверьков в клетке и массой их репродуктивных органов. В состоянии стресса у животных даже при достаточном снабжении кормом понижается устойчивость к вредным воздействиям среды, что увеличивает смертность.

От плотности населения зависит в первую очередь поведение животных. У многих видов в условиях скученности повышается уровень агрессивности, меняется реакция на особей противоположного пола, молодняк и т. д.

Стресс-реакция как механизм, регулирующий рождаемость, особенно отчетливо проявляется у животных с хорошо выраженной системой иерархического подчинения в группах.

Реакция напряжения свойственна подчиненным животным; у них также тормозится воспроизводительная функция. Доминирующие особи стресс-реакции не проявляют. В переуплотненных популяциях стресс распространяется на большую часть особей и, по-видимому, тормозит размножение.

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

Закономерности стресса, вызываемого перенаселением, изучают в основном на лабораторных животных. Однако многочисленные факты, зарегистрированные в природных популяциях, позволяют предполагать, что в естественных условиях стресс играет немалую роль в регуляции численности и структуры популяций и поведения млекопитающих (рис. 133).

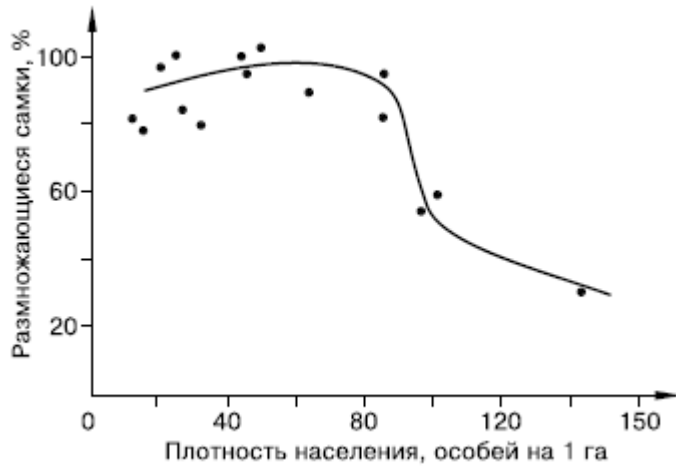


Рис. 133. Зависимость интенсивности размножения от плотности населения в популяции малого суслика (по М. Р. Магомедову, 1995)

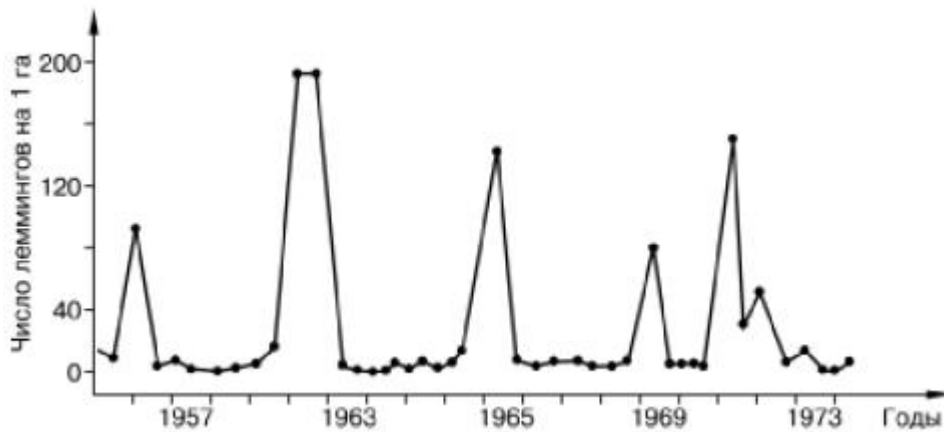


Рис. 134. Динамика численности сибирского лемминга на Аляске (по Bunnell et al., 1975)

Например, в динамике популяций ряда тундровых леммингов зарегистрированы правильные циклы трех-четырёхлетней периодичности с амплитудой колебания до 600 крат (рис. 134). Фаза пика в таких колебаниях ограничена обычно одним сезоном, затем следуют резкий спад, фаза депрессии численности и последующего нарастания. При нарастании численности регистрируется увеличение плодовитости, повышение скорости созревания молодняка, усложнение возрастной структуры популяции, снижение смертности новорожденных. В период пика отмечается резкое снижение воспроизводства и одновременно увеличивается смертность во всех возрастных группах. В яичниках самок всех возрастов обнаруживаются серьезные деструктивные изменения, наблюдается массовая гибель фолликулов на ранних стадиях развития. Год-два после спада численности общая интенсивность размножения остается средней, а смертность высокой,

а затем вновь все показатели размножаемости начинают расти. У зверьков, родившихся при низкой численности популяции, восстанавливается нормальное функционирование яичников.

На разных этапах этого цикла сильно меняется гормональное состояние зверьков, относящихся к разным генерациям. В пик численности отмечается избыточная активность адrenaловой и щитовидной желез, что резко тормозит воспроизводительные функции организма. В ходе цикла у сменяющихся поколений меняется не только функционирование отдельных желез, но и всей эндокринной системы животных. Через несколько поколений, в период минимума численности, состояние эндокринной системы нормализуется и обеспечивает восстановление эффективности процесса размножения. Конкретные причины таких гормональных различий у разных поколений связаны с тем, что жизнеспособность и эндокринные особенности организма формируются в эмбриональный период и во многом определяются физиологическим состоянием родителей.

Таким образом, динамику численности леммингов можно представить как авторегулируемый процесс, в котором большую роль играют эндокринные механизмы.

Все рассмотренные выше примеры взаимодействия между членами популяции, от «жестких» форм – прямого уничтожения одной особью другой – до снижения воспроизводительных способностей как условного рефлекса на повышение частоты контактов, представляют собой разные формы ограничения роста популяций. Эти тормозящие механизмы включаются до полного истощения ресурсов среды в ответ на сигналы, свидетельствующие об угрозе перенаселения.

Степень развития механизмов популяционного гомеостаза находится также в тесной связи с тем, насколько влияют на популяцию другие виды: конкуренты, хищники, паразиты. Общая регуляция численности популяций в природных сообществах происходит в результате сложных межвидовых и внутривидовых взаимоотношений.

8.6. Регуляция численности популяций в биоценозах

8.6.1. Модификация и регуляция популяций

Современная теория рассматривает динамику численности популяций как авторегулируемый процесс. Любой популяции организмов в конкретных условиях свойствен определенный средний уровень численности, вокруг которого происходят колебания. Отклонения от этого среднего уровня имеют разный размах, но в норме после каждого отклонения численность популяции начинает изменяться с обратным знаком.

Теория динамики численности разрабатывается в основном на примере животных, хотя целый ряд ее положений применим и к растениям, грибам, простейшим и прокариотам.

Выделяют две принципиально разные стороны популяционной динамики: *модификацию* и *регуляцию*. **Модификация** – это случайное отклонение численности, возникающее в результате воздействия самых разнообразных факторов, не связанных с плотностью популяции. **Регуляция** – это возврат популяции после отклонения к исходному состоянию, совершающийся под влиянием факторов, сила действия которых определяется плотностью популяции.

Модифицирующие факторы, вызывая изменение численности популяций, сами не испытывают влияния этих изменений. Действие их, таким образом, одностороннее. К ним относятся все абиотические влияния среды на организмы, на качество и количество их корма и т. п. Благоприятная погодная обстановка может послужить причиной массовой вспышки размножения вида и перенаселения занимаемой им территории, как, например, в случае стадных саранчовых. Отрицательное воздействие модифицирующих факторов, наоборот, снижает численность популяции иногда до полного ее исчезновения.

Климатические и погодные изменения оказывают и прямое, и опосредованное влияние на живые организмы. На популяциях это влияние проявляется через усиление или ослабление смертности. Так, в нераспаханных степях большим бедствием для копытных был «джут» – сочетание многоснежья с гололедицей. В такие зимы наблюдался массовый падеж скота, сайгаков, дроф, стрепетов, не способных добывать корм из-под снега. В малоснежные холодные зимы в лесной зоне из-за промерзания грунта в массе гибнут кроты, полевки, мыши. Заморозки в начале лета могут повлиять на выживаемость птиц. У тетеревов и глухарей, например, замерзают в гнездах яйца, когда самки отлучаются для кормежки. Насекомоядные птицы в это время гибнут от голода. Засухи и наводнения губят многих насекомых, их личинок и кладки. В выжженной солнцем степи после миграции по ней сайгаков остается множество трупов этих животных, преимущественно молодняка.

Влияние модифицирующих факторов, не зависящих от плотности популяции, может вызывать резкий спад ее численности. В сельском хозяйстве чрезвычайно важно прогнозирование погодных условий для возможностей защиты урожая.

Численность многих видов проявляет прямую корреляцию с ходом температурных условий, что особенно наглядно для пойкилотермных. Из-за выраженного сильного и разнонаправленного действия на популяции погодных условий ряд экологов поддерживал в прошлом так называемую «климатическую» теорию динамики численности. По этой теории именно вариации погодных факторов определяют пределы колебания численности

видов. Однако дальнейшие исследования показали, что никакие комбинации случайных, односторонне действующих факторов не могут удерживать популяции в тех определенных границах, которые характерны для них в конкретных биоценозах. Факторы, действие которых проявляется на уровне организмов и не зависит от плотности популяций, не могут быть регуляторами их численности.

Регулирующие факторы не просто изменяют численность популяции, а сглаживают ее колебания, приводя после очередного отклонения от оптимума к прежнему уровню. Это происходит потому, что эффект их воздействия тем сильнее, чем выше плотность популяции. В качестве регулирующих сил выступают межвидовые и внутривидовые отношения организмов.

Межвидовые связи осуществляются в биоценозах, поэтому относятся к группе *биоценологических механизмов* регуляции численности популяции. Наиболее эффективные из них – трофические отношения организмов: хищничество, паразитизм, собирательство, пастьба и другие, как прямые, так и косвенные. Прямые связи хищник – жертва – наиболее изученные регуляторные механизмы в сообществах.

Общее число жертв, которых может уничтожить один хищник, сначала растет почти пропорционально росту численности потребляемого вида. Это так называемая *функциональная реакция хищников на жертвы*. Однако она имеет предел, обусловленный физическими возможностями потребителя (рис. 135). После полного насыщения хищники обычно слабо реагируют на жертву. Новые возможности влиять на популяции жертв возникают при росте численности хищников за счет успешного размножения на хорошей кормовой базе. Это явление получило название *численной* или *количественной реакции хищников на рост численности жертв*. Количественная реакция хищников всегда запаздывает по сравнению с ходом размножения жертвы, так как является ответом на изменение кормовой базы.

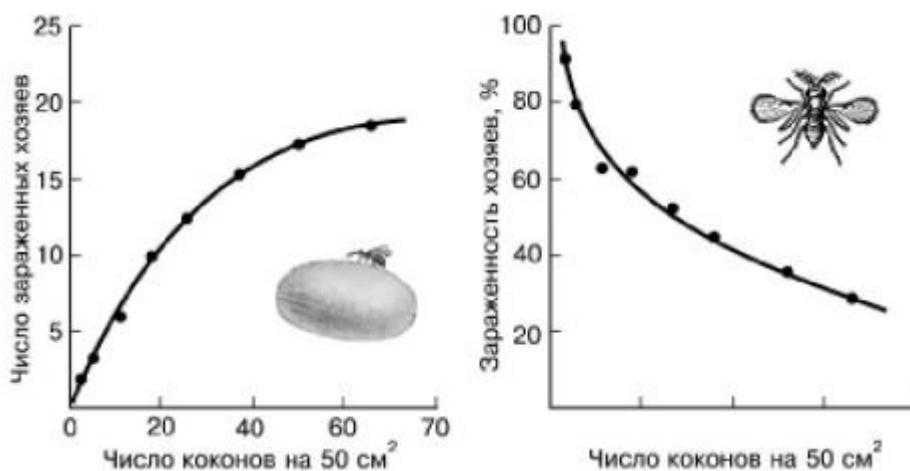


Рис. 135. Функциональная реакция одиночной самки хальциды *Dahlbomi-nus*, заражающей коконы пилильщика *Neodiprion sertifer* (по Дж. Варли и др., 1978): слева – число коконов, пораженных одной самкой паразита, при разной их плотности; справа – зависимость процента пораженных коконов от их плотности при постоянной численности паразита

В лабораторных условиях при совместном содержании хищника и его жертвы отмечаются периодические изменения численности обоих видов, имеющие довольно закономерный характер. В опытах, проведенных нашим отечественным биологом Г. Ф. Гаузе в 30-х годах с пробирочными культурами простейших, было обнаружено следующее. Усиленное размножение хищной инфузории *Didinium nasutum* закономерно следовало всякий раз за размножением ее жертвы – туфельки *Paramecium caudatum*. Когда хищник достигал высокой численности, он полностью уничтожал парамеций, после чего наступала гибель самих *Didinium*, лишенных пищевой базы. Однако, когда в пробирки помещали некоторое количество песчинок, под которыми часть туфелек могла найти недоступные для хищников убежища, после гибели *Didinium* наступало новое массовое размножение парамеций (рис. 136). В другой серии опытов, когда культивировали разные виды парамеций, а в качестве их пищи – дрожжевые клетки рода *Sacharomyces*, было получено при дополнительных условиях несколько закономерных циклов колебаний численности дрожжей и туфелек. Механизмы подобных колебаний можно представить следующим образом.

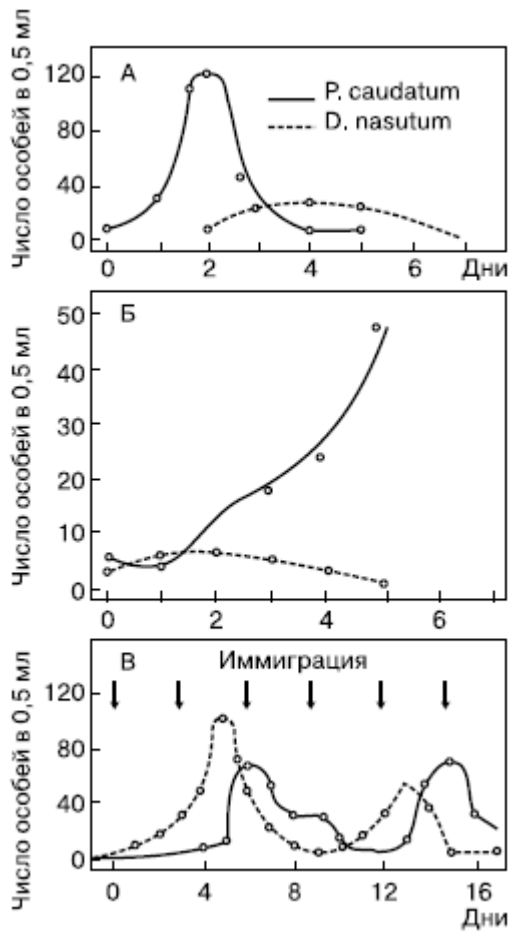


Рис. 136. Изменение численности инфузорий *Paramecium caudatum* (жертва) и *Didinium nasutum* (хищник) при культивировании в общем сосуде (по Г. Ф. Гаузе, 1934): А – нет убежищ для парамеций; Б – парамеции имеют убежища от хищников; В – с повторным добавлением обоих видов, или иммиграцией

Увеличение численности жертв происходит до тех пор, пока темп выедания их нарастающим количеством хищников превысит скорости размножения. После этого дальнейшая деятельность хищников только подрывает кормовую базу, что ведет к снижению их собственной численности. Это позволяет немногим оставшимся в живых жертвам вновь размножиться и, следовательно, улучшить кормовые условия для хищников. Если последние еще присутствуют в системе, новое увеличение количества жертв способствует новому подъему численности хищников и цикл повторяется снова.

В природных условиях такие закономерные циклические изменения численности двух видов, связанных пищевыми отношениями, выявить трудно, так как на их размножение и гибель влияют взаимодействия со множеством других видов, а также абиотические изменения среды. Однако в ряде случаев и в природной обстановке удается заметить регулярные периодические изменения обилия хищников и их жертв.

Особенно наглядно такие колебания обнаруживаются в обедненных сообществах, где межвидовые связи не столь разнообразны: в тундрах и полярных пустынях, лесах с господством одной породы деревьев, культурных садах и т. п. Циклические изменения численности выявлены, например, у леммингов и их основных потребителей – песцов, массово размножающихся хвое- и листогрызущих насекомых и их паразитов, вредителей яблонь – паутиных клещиков и питающихся ими хищных клещей и у многих других сопряженных пищевыми связями видов. Более детальные исследования показывают, что циклические колебания численности жертв чаще связаны с проявлением внутривидовых механизмов гомеостаза, но и взаимоотношения с хищниками вносят свой вклад в размах этих колебаний.

Таким образом, истребление жертв и поражаемость хозяев зависят от численности врагов, но и обилие последних также определяется численностью объектов их питания.

Паразиты – также мощный фактор сдерживания численности хозяев. Они, как правило, редко вызывают массовую гибель пораженных особей. Но поскольку зараженность паразитами ослабляет организм хозяина, она приводит, как правило, к падению плодовитости или даже полной стерилизации, что имеет следствием снижение численности следующих поколений.

Некоторые паразиты, однако, обязательно приводят хозяина к гибели, что сокращает численность заражаемого ими поколения. Эту группу паразитов называют часто *паразитоидами*. К ним относятся, например, насекомые, откладывающие яйца в яйца и личинок других насекомых.

Возбудители инфекционных заболеваний также сильно зависят от плотности популяций поражаемых ими видов, так как при достижении последними определенного порога численности становится возможной легкая передача инвазионного начала. Поэтому инфекционные болезни (тоже основанные на трофических связях) распространяются, как правило, внезапно и взрывообразно.

Конкуренты также являются регуляторами плотности популяций в биоценозах, так как взаимно обуславливают численность друг друга, вынуждая ограничивать масштабы использования ресурсов.

Биоценотические механизмы являются *внешними* по отношению к популяции регуляторами, сдерживающими рост ее численности.

Внутренние механизмы – это все те качественные изменения популяции в ответ на повышение плотности, которые рассматривались как *механизмы ее гомеостаза*. Многообразие этих механизмов (самоизреживание, каннибализм, территориальное поведение, расселительные инстинкты, фазовость насекомых, стресс-реакция

млекопитающих, изменения плодовитости, агрессивности и т. п.) свидетельствует о том, что любой способ снятия угрозы перенаселения поддерживается естественным отбором как важная адаптация в жизни вида.

8.6.2. Инерционная и безынерционная регуляция

Разные типы отношений определяют быстроту ответных реакций на изменения численности популяций. В связи с этим среди факторов популяционной динамики выделяют инерционные и безынерционные регуляторные механизмы.

Инерционные механизмы зависят главным образом от плотности предыдущих поколений, *безынерционные* – от плотности текущих генераций. Например, функциональная реакция хищников – безынерционный механизм воздействия на популяцию жертв, так как количество пойманных жертв увеличивается сразу вслед за ростом их численности. Количественная же реакция, связанная с увеличением численности самих хищников, всегда запаздывает, так как для миграции или размножения их нужно обычно значительное время. Часто поэтому естественные враги сильно размножаются уже тогда, когда численность жертв по каким-то причинам пошла на убыль. В динамике численности насекомых, например, наибольшую инерционность имеет деятельность энтомофагов, особенно тех, у кого время генерации больше, чем у жертвы. Менее инерционны болезнетворные микроорганизмы. При высокой плотности популяций насекомых эпизоотии могут «вспыхивать» очень быстро. При этом играет роль и скученность насекомых, и их ослабленность в результате начинающегося недостатка корма.

Внутрипопуляционные регуляторные механизмы тоже отличаются по степени инерционности. Конкуренция, каннибализм, миграции достигают эффекта в одном поколении и мало зависят от плотности предыдущих. Такие же явления, как диапауза, изменение возрастного состава и соотношения полов, усиление полиморфизма, сказываются на численности не текущего, а следующих поколений. Здесь также проявляется эффект запаздывания. К этой же группе относятся механизмы сигнального действия роста плотности популяции, которое влечет за собой изменения физиологического состояния и поведения животных еще до проявления острых конкурентных отношений, такие, как фазовость насекомых, стресс у млекопитающих и др.

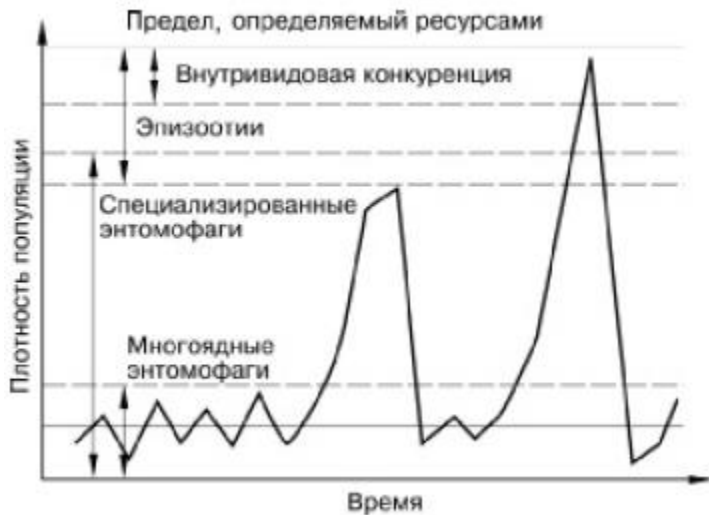


Рис. 137. Пороги и зоны активности основных механизмов регуляции численности насекомых (по Г. А. Викторову, 1976)

Ограничение возможных колебаний численности популяций имеет большое значение не только для их собственного процветания, но и для устойчивого существования сообществ. Успешное сожительство организмов разных видов возможно только при их определенных количественных отношениях. Естественным отбором закреплены поэтому самые разнообразные заслоны на пути катастрофического увеличения численности популяций, регуляторные механизмы имеют множественный характер. Г. А. Викторов дал схему для иллюстрации действия регулирующих факторов на насекомых (рис. 137). Если темпы роста популяции не очень высоки, то для сдерживания ее численности достаточно деятельности многоядных (т. е. неспециализированных) хищников, у которых данный вид составляет лишь часть рациона. При более быстром увеличении численности насекомых хищники, не успевая выесть весь прирост, теряют регулируемую роль. Однако высокая плотность популяции благоприятна для массового размножения специализированных паразитов, которым становится легче находить хозяев. При еще более быстром темпе роста популяции паразиты также теряют регулируемую роль, но повышается вероятность вспышки инфекционных заболеваний, так как возбудители болезней быстро распространяются при частых контактах особей. Наряду с этим приходят в действие внутривидовые способы поддержания гомеостаза, различные у разных видов. Предельно возможный рост популяции – до полного истощения ресурсов среды и подрыва своего дальнейшего существования. В природных популяциях такие катастрофические события не происходят из-за множественности регулирующих воздействий межвидового и внутривидового

характера, включающихся в разных интервалах плотности. Сложная система связей как бы страхует популяцию от превышения границ оптимальной численности в данном сообществе. В технике системы с множественным обеспечением называют ультрастабильными. Регуляция их осуществляется по принципу отрицательной обратной связи: отклонения от исходного режима работы вызывают в системе такие изменения, которые вновь возвращают ее к исходному состоянию.

Динамика численности популяций в естественной обстановке – это также автоматически регулируемый процесс, механизмы стабилизации которого отработаны длительной историей совместного развития видов (рис. 138). В сообществах, искусственно создаваемых человеком или упрощенных в результате антропогенных воздействий, регуляторные связи ослаблены, и поэтому в них возможны катастрофические для биоценоза размножения отдельных видов – вредителей сельскохозяйственных растений и лесных насаждений, грызунов, паразитов, возбудителей болезней и т. п.

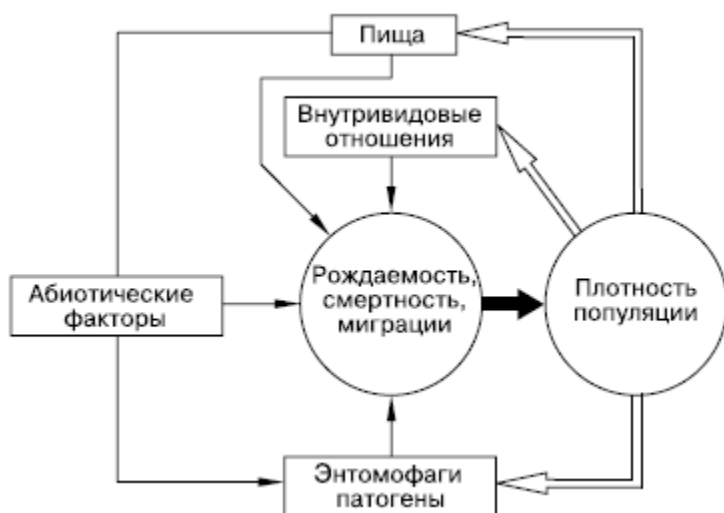


Рис. 138. Общая схема динамики численности насекомых (по Г. А. Викторову, 1976)

Природная регуляция численности имеет две особенности. Во-первых, большинство регуляторных механизмов действует в ответ на уже происшедшее изменение численности популяции и регуляторный эффект достигается с некоторым замедлением. Это значит, что полной стабилизации достигнуто быть не может, численность популяции всегда совершает колебания, синхронные с воздействием модифицирующих факторов, а регулирующие лишь уменьшают размах возможных колебаний. Таким образом,

популяциям свойствен *тип регуляции, управляемой ошибкой*: механизмы регуляции срабатывают лишь при выходе численности за определенные пределы.

Во-вторых, регуляция способствует преимущественно лишь активному *ограничению роста* популяции, тогда как подъем численности после сильного снижения возможен в результате уменьшения силы действия регуляторов.

Разграничение факторов динамики численности организмов на модифицирующие и регулирующие имеет большое практическое значение из-за принципиальных различий их влияния на популяцию.

Изучение модифицирующих факторов важно для выяснения причин колебания численности и их прогнозирования, изучение регуляторных механизмов – для ограничения амплитуды колебания численности и ее максимально возможной стабилизации.

Таким образом, как масштабы, так и ход колебания численности любого вида в природных сообществах исторически обусловлены естественным отбором в зависимости от особенностей биологии, характера внутривидовых связей и межвидовых отношений.

Как правило, численность видов, имеющих много врагов и конкурентов, ограничивается в биоценозах именно внешними регуляторами, их функциональными и количественными реакциями. Собственные механизмы гомеостаза выявляются лишь при очень высокой плотности популяций, когда возникают сбои в активности потребителей. Виды, которых «все едят», отзываются лишь на чрезмерное увеличение собственной численности, грозящей подрывом ресурсов. Наоборот, крупные хищники и другие виды, испытывающие слабый пресс естественных врагов, обладают очень эффективными внутривидовыми способами регуляции плотности популяции.

8.6.3. Типы динамики численности популяций

Можно выделить три основных типа популяционной динамики численности (рис. 139).

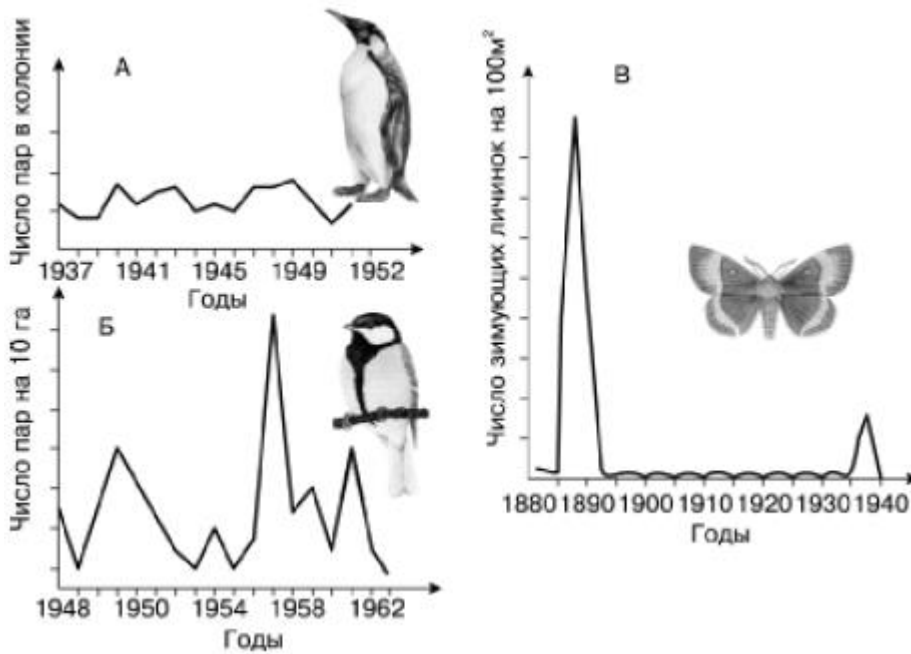


Рис. 139. Основные типы динамики численности популяций (по М. Уильямсону, 1975): А – пингвина великолепного; Б – большой синицы; В – зимующих гусениц соснового шелкопряда

I. Стабильный тип – отличается небольшим размахом колебаний (в несколько раз, однако не на несколько порядков величин). Свойствен видам с хорошо выраженными механизмами популяционного гомеостаза, высокой выживаемостью, низкой плодовитостью, большой продолжительностью жизни, сложной возрастной структурой, развитой заботой о потомстве. Целый комплекс эффективно работающих регуляторных механизмов держит такие популяции в определенных пределах плотности. Такова, например, динамика численности крупных млекопитающих и птиц, а также ряда беспозвоночных.

II. Флюктуирующий тип – колебания происходят в значительном интервале плотностей, различающихся на один-два порядка величин. При этом различают три фазы колебательного цикла: *нарастания, максимума, разрежения численности*. Возврат к стабильному состоянию происходит быстро. Регуляторные механизмы не теряют контроля за численностью популяций, увеличивая свою эффективность вслед за увеличением плотности. Преобладают слабоинерционные меж- и внутривидовые взаимодействия. Такой ход численности широко распространен в разных группах животных.

III. Взрывной тип с вспышками массового размножения – прекращение действия модифицирующих факторов не вызывает быстрого возврата популяции в стабильное

состояние. Динамика численности складывается из циклов, в которых различают пять обязательных фаз: *нарастания численности, максимума, разреживания, депрессии, восстановления*. Для популяций периодически характерны предельно высокий и необычайно низкий уровень численности. По фазам цикла также сильно меняются показатели размножения, возрастной и половой структуры популяции, физиологического состояния, поведения, а иногда и морфологических особенностей составляющих ее особей. Такой ход численности обнаруживается чаще всего у видов с малой продолжительностью жизни, высокой плодовитостью, быстрым оборотом генераций. Он свойствен, например, некоторым насекомым (саранчовые, вредители леса – усачи, короеды, ряд чешуекрылых и пилильщиков и др.), среди млекопитающих отмечен у многих видов мышевидных грызунов.

Тип динамики численности – скорее популяционная, но не видовая характеристика. Популяции одних и тех же видов в различных условиях могут характеризоваться разным ходом динамики численности. Это объясняется преимущественно тем, что среди регуляторных механизмов большую роль играют межвидовые взаимосвязи, которые в пределах ареала вида могут быть разной степени напряженности. Так, многие виды, которые в природных условиях сдерживались врагами, проявляют склонность к вспышкам массового размножения в садах и на полях, где ослаблен биологический контроль.

8.6.4. Механизмы динамики численности

Типы популяционной динамики численности наиболее хорошо изучены у лесных насекомых, на примере которых выявляется большое многообразие конкретных связей и особенностей видов, влияющих на плотность их популяций.

В лесных сообществах преобладают виды со *стабильным ходом популяционной динамики*. Они питаются практически за счет всех частей деревьев (стволы, корни, побеги, листья, почки, плоды, семена), однако при этом не оказывают губительного воздействия на растения. Как правило, такие индифферентные виды отличаются низкой миграционной активностью, ведут оседлый образ жизни. Комплекс их паразитов включает обычно несколько сильно специализированных видов, эффективно поражающих популяцию хозяина.

Флюктуирующий тип динамики численности свойствен многим ксилофагам (потребителям коры и древесины): усачам, златкам, короедам. Для них характерно совместное заселение кормовых объектов – ослабление деревьев. Это позволяет быстро снизить устойчивость дерева, но в то же время совместное обитание ксилофагов обостряет

конкурентные отношения между ними, что действует как безынерционный механизм регуляции численности.

Для короедов, поселяющихся первыми на ослабленных деревьях, при избыточном запасе питательных веществ (растворимых углеводов и крахмала) развитие лимитируется воздействием защитных реакций дерева, таких, например, как смолывыделение у хвойных. Кроме того, еще отсутствуют симбиотические микроорганизмы. Соппротивление еще жизнеспособных деревьев может быть сломлено при концентрированном нападении и избыточно высокой плотности вредителя. Другой предел пригодности дерева для короедов – полное отмирание и разрушение луба. Между двумя указанными состояниями дерева для короедов создается оптимум кормовых условий, отмечается максимальная выживаемость всех фаз развития и наиболее высокие коэффициенты размножения.

Относительную роль различных регуляторных механизмов, определяющих флюктуирующий ход численности лесных насекомых, можно проследить на примере большого листовного короеда – *Ips subelongatus*. Этот вредитель лиственницы и частично других пород широко распространен по всей таежной зоне.

Жуки нападают на физиологически ослабленные живые лиственницы, у которых отсутствует активное защитное смолывыделение. Внедряясь под кору, самцы продуцируют запаховые вещества – феромоны, привлекающие других особей, чем обеспечивается массовость заселения подходящего дерева и его дальнейшее ослабление. Феромоны играют также роль химических регуляторов внутривидовых отношений – распределения короедов по стволу, своего рода меткой территории отдельных гнезд. Жуки, не нашедшие места на данном дереве, переселяются на другие. В дальнейшем внутривидовая конкуренция регулируется самками, которые в зависимости от плотности поселения изменяют длину маточных ходов и количество откладываемых яиц. При возрастающем недостатке площади часть самцов и самок мигрирует на другие объекты. Личинка короеда за период развития потребляет 0,78 см⁶ луба. Если «кормовые площадки» личинок при высокой плотности поселения становятся меньше этого предела, среди них увеличивается смертность. Таким образом, внутривидовая конкуренция регулирует заселенность дерева на всех фазах жизни вредителя: на стадии взрослых жуков она ведет к усилению миграций, на стадии личинок – к гибели части популяции. Показатели размножения остаются высокими на всех этапах флюктуации численности популяции.

Естественных врагов данного вредителя можно разделить на пять групп, по особенностям их взаимодействия с короедом. 1. Враги, действующие в период лёта короедов, – птицы (синицы, дятлы и др.), ктыри, муравьи. Они уничтожают часть

популяции, но одновременно и энтомофагов короеда, т. е. других его естественных врагов. Их регуляторная деятельность поэтому слабо эффективна. 2. Хищные насекомые, уничтожающие короеда на всех фазах развития под корой (ряд пестрянок, чернотелок, карапузиков, хищных мух и клопов). При низкой и средней плотности вредителя хищники сдерживают рост его численности, при высокой же плотности короедов – способствуют повышению выживаемости их вследствие ослабления внутривидовой конкуренции. 3. Паразиты, заражающие только личинок короедов, – бракониды, хальциды. На регуляцию численности воздействуют слабо, так как пораженные личинки погибают лишь в конце жизни и общая смертность их от паразитов составляет несколько процентов. 4. Паразиты, заражающие взрослых жуков, – нематоды, некоторые перепончатокрылые. Их влияние проявляется в снижении плодовитости и сокращении продолжительности жизни жуков, регулирующий эффект в целом невысок. 5. Бактериальные и грибные заболевания. Эпизоотии среди короедов возникают лишь при резком ухудшении условий, когда действуют более мощные механизмы снижения численности.

Таким образом, в межвидовых отношениях короедов более или менее значительную роль в регуляции их численности имеют лишь хищные насекомые при относительно невысокой численности вредителя.

Способность к вспышкам массового размножения свойственна относительно немногим видам лесных насекомых. В сибирской тайге у скрытоживущих видов *взрывной тип динамики численности* характерен для алтайского лиственничного усача, большого черного хвойного усача, лиственничной почковой галлицы и некоторых других. Среди открытоживущих листогрызущих насекомых способность давать вспышки массового размножения свойственна лишь некоторым видам чешуекрылых и перепончатокрылых (пилильщикам, ткачам). Отличительные черты экологии таких видов: высокая выживаемость в сильно изменчивой среде благодаря специальным адаптациям, высокой миграционной активности, высокой и изменчивой плодовитости. У открытоживущих видов часто выявляется эффект группы и фазовая изменчивость.

Один из опаснейших вредителей хвойных пород – сибирский шелкопряд *Dendrolimus sibiricus*, распространенный от Урала до Тихого океана. Этот вид обладает следующими внутривидовыми механизмами регуляции численности.

В очагах сибирского шелкопряда по фазам вспышки существенно изменяется *соотношение полов*. Доля самок варьирует от 32 до 76 %. При нарастании вспышки доминируют самки, при затухании – самцы. В переуплотненных популяциях повышается смертность самок на всех фазах развития, а также отмечается их более высокая

миграционная активность из очагов размножения. В фазе максимума численности на периферии очага доля самок составляет до 73 %, а в центре – 44 %.

У сибирского шелкопряда, как и у других видов с вспышками массового размножения, *плодовитость* изменяется в широких пределах. Этот показатель сильно зависит от плотности популяции (рис. 140). При низкой и сверхвысокой численности плодовитость самок снижается почти втрое. Наиболее высокая плодовитость наблюдается в фазе нарастания численности (свыше 300 яиц на самку), а затем закономерно снижается под влиянием конкуренции и недостатка корма в переуплотненных очагах. Изменение соотношения полов и плодовитости можно рассматривать как безынерционные или слабоинерционные механизмы регуляции численности. Их действие проявляется в течение жизни одного поколения.

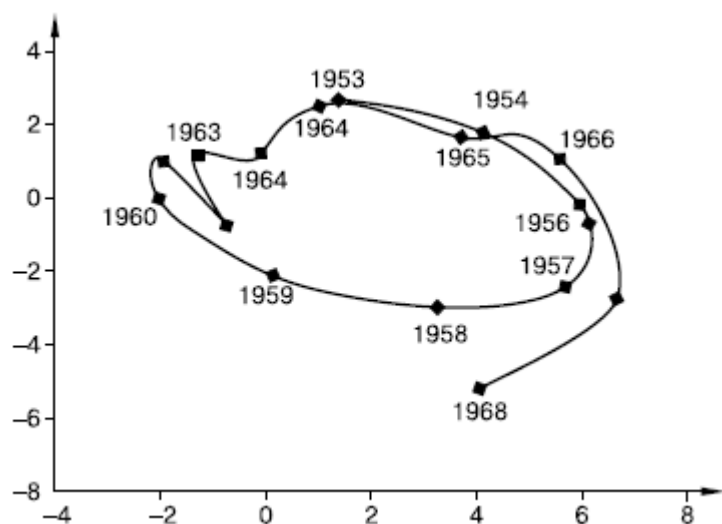


Рис. 140. Фазовый портрет динамики численности сибирского шелкопряда в Красноярском крае (из А. С. Исаева и др., 2001):

по вертикали – логарифм коэффициента размножения;

по горизонтали – логарифм плотности популяции гусениц на одно дерево. Схема иллюстрирует цикличность вспышек и зависимость показателей размножения от плотности популяции

Миграционная активность сибирского шелкопряда – также эффективный внутривидовой механизм регуляции численности. У этого вида отмечены разные типы массовых перемещений. В период низкой численности пульсирующие миграции перераспределяют вредителя на площади лесных массивов, в результате чего формируются резервации – места сохранения вида. В основном это перестойные пихтовые леса на плакорах или склонах южной экспозиции. В начальной фазе вспышки происходит

стягивание вредителя с больших территорий на ограниченный участок леса с наиболее благоприятными условиями (конденсирующие миграции). К концу фазы нарастания численности начинается вылет бабочек из первичных очагов, где к этому времени плотность популяции достигает критических величин. На фазе максимума численности происходят массовые выселения бабочек и их перемещение воздушными потоками на расстояния до 100 км. Среди мигрантов преобладают самки с запасом зрелых яиц. В редких случаях отмечаются активные массовые миграции бабочек. При затухании очагов сибирского шелкопряда развиваются дисперсионные миграции – рассеивание популяции из очагов размножения в окружающие лесные массивы.

Для сибирского шелкопряда известен также *эффект группы* – положительное влияние оптимальной плотности, которое проявляется в основном у гусениц I–III возрастов и выражается в ускорении их развития более чем в 2 раза. В регуляцию хода численности вредителя вносит вклад также гетероцикличность – наличие особей с одно- и двухлетним циклом в зависимости от плотности популяции.

Повышение плотности очага сильно ускоряет *метаболические процессы* у членов популяции, что выражается как в ускорении сроков развития, так и в изменении поведения и внешнего вида бабочек и гусениц – появляются особи с темной окраской. В разных фазах цикла массового размножения количество темных бабочек в лесах Средней Сибири изменяется от 10 до 80 %.

Среди *естественных врагов* сибирского шелкопряда отмечено более 60 видов. Однако, несмотря на разнообразие, энтомофаги не могут постоянно держать под контролем численность вредителя из-за высокой инерционности их количественной реакции. Усложняющий фактор – высокая активность сверхпаразитов. Многие энтомофаги сибирского шелкопряда гораздо менее устойчивы к факторам абиотической среды. Например, один из эффективных паразитов яйцеед-теленормус в массе гибнет в холодные зимы. Вот почему вспышки размножения сибирского шелкопряда часто возникают после холодных малоснежных зим.

При низкой численности сибирского шелкопряда в резервациях за счет естественных врагов-энтомофагов гибнет до 95 % яиц, 40 % гусениц и 70 % куколок. Основными регуляторами при этом являются яйцеед-теленормус и тахина-мазицера. Общие показатели смертности в популяциях достигают более 99 %. Это свидетельствует о высоких возможностях вредителя переходить к вспышке. Быстрый рост численности может быть обеспечен даже небольшим (5-10 %) увеличением выживаемости. На фазе нарастания численности поражаемость от энтомофагов падает (яйца – до 50 %, гусеницы – до 11 %, куколки – до 23 %). Энтомофаги «не успевают» сдерживать растущую

популяцию вредителя. В период кульминации вспышки пресс энтомофагов на популяцию шелкопряда усиливается и достигает наибольшего выражения в период разреживания и депрессии численности, когда естественные враги полностью уничтожают избыток особей.

Таким образом, при массовых вспышках размножения лесные насекомые-вредители выходят из-под межвидового контроля и их возврат к стабильной численности происходит в основном в результате внутривидовых регулирующих механизмов, которые наиболее эффективно действуют лишь при очень высоких уровнях плотности, губительной для лесного насаждения.

Понимание и учет всех этих факторов, определяющих динамику численности лесных вредителей, совершенно необходимы для принятия действенной системы мер борьбы с ними и профилактики вспышек, для определения необходимости, сроков, доз и форм применения средств, сдерживающих массовое размножение. С экологической точки зрения задача заключается в удержании популяции в зоне депрессии численности.

Понимание механизмов, определяющих движение численности популяций, дает в руки ключ управления ими. Однако эта задача не может решаться трафаретно для разных видов. Во всех случаях необходимо детальное знание экологических особенностей конкретного вида и условий его биотического окружения, а также характер взаимодействия модифицирующих факторов среды.

8.6.5. Влияние ослабления или усиления пресса хищников на динамику популяций и структуру сообществ

Ярким примером того, к чему приводит снятие пресса потребителей на популяции жертв, являются масштабные «нашествия» чужеродных видов, попадающих в подходящие для размножения условия на других материках. На родине такие виды испытывают влияние активных регуляторов, занимают соответственные экологические ниши в биоценозах и, как правило, не считаются вредителями в хозяйственной практике человека. В новой среде, не имея специализированных врагов, эти виды за короткие сроки дают взрывы численности, нарушая структуру сложившихся сообществ. С экологических позиций впервые обзор и анализ таких событий был сделан английским зоологом Ч. Элтоном, одним из основоположников популяционной экологии. Вводя понятие «взрыв» применительно к непомерному увеличению численности какого-либо вида, Ч. Элтон объяснял, что он намеренно употребляет это слово, так как оно обозначает «внезапное освобождение сил, проявление которых сдерживалось ранее другими силами».

«Нашествия» иноземных видов, занос которых преднамеренно или случайно осуществляется человеком, широко распространены в современном мире и часто вызывают большие осложнения в хозяйственной деятельности. Относительно немногие примеры успешной борьбы с ними связаны, как правило, с интродукцией естественных врагов, т. е. воссозданием системы биоценотической регуляции. Если на «захваченной» видом территории постепенно складывается новый комплекс регуляторов, тогда его численность идет на убыль. Однако для некоторых вселенцев этот процесс происходит достаточно медленно. Таким примером является опасный вредитель картофеля колорадский жук *Leptinotarsa septemlineata*, распространение которого в Европе началось после заноса из Америки в 20-х годах прошлого века с западных берегов Франции. Постепенно распространяясь на восток, колорадский жук занял в настоящее время всю европейскую территорию, картофелеводческие районы Сибири, обнаружен на Дальнем Востоке и острове Сахалин (рис. 141). Жук и его личинки имеют ядовитую гемолимфу, спасающую их от насекомоядных птиц и других позвоночных. У колорадского жука на евроазиатской территории до сих пор не сформировался эффективный комплекс потребителей. Потери урожая картофеля от колорадского жука составляют в среднем до 40 %.

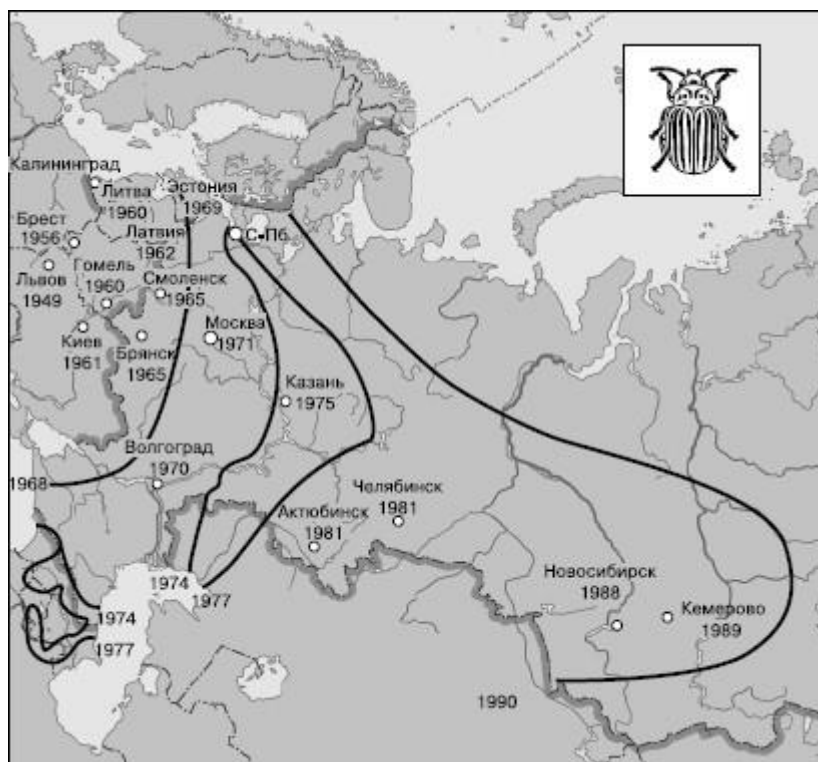


Рис. 141. Распространение колорадского жука по территории России (на 1990 г.)

Другим примером современного «нашествия» вида, изменившего всю структуру сообщества, является размножение в Черном море гребневика *Mnemiopsis leidyi*, занесенного с балластными водами судов от побережья Северной Америки (рис. 142). Этот гребневик обладает гигантским репродуктивным потенциалом, производя ежедневно до 10 000 яиц. Личинки тоже могут продуцировать яйца, из которых развиваются взрослые гребневики. При наличии пищи общая масса мнемииопсиса может удваиваться за 2–3 суток. Гребневик питается ветвистоусыми и веслоногими рачками, другим мелким зоопланктоном, икрой и личинками рыб. Впервые мнемииопсис был отмечен в Черном море в 1987 г. Уже через три года его масса составила 3–4 кг, а местами до 12 кг под каждым квадратным метром воды. Одновременно резко упала численность медуз *Aurelia aurita*, господствовавших до этого в планктоне (рис. 143). Выедая кормовой планктон, икру и личинок рыб, гребневик вызвал резкое падение общего их улова. Например, вылов ставриды сократился, со 110–115 тыс. т всего до 3 тыс. т. В Азовском море запасы тюльки – корма для хищных рыб – сократились в 400 раз, а ее добыча упала с 50–70 тыс. т до 100 т. В последующие годы численность гребневика понизилась, но он по-прежнему выедал основную массу зоопланктона (рис. 144). С 1997 г. в Черном море стал встречаться другой гребневик – *Beroe ovata*, распространенный на севере Атлантики и в Баренцевом море. Для него мнемииопсис явился хорошей кормовой базой, и численность последнего упала на порядок величин. В некоторых местах акватории он вообще не встречался. Снова стала размножаться медуза аурелия. Однако обилие *Beroe* в Черном море неустойчиво, этот гребневик адаптирован к более высокой солености воды. Появление и размножение его происходит волнами, а в период спада снова размножается *Mnemiopsis*.



Рис. 142. Гребневик мнемииопсис – внешний вид (из И. Е. Виноградова и Э. А. Шукшиной, 1993)

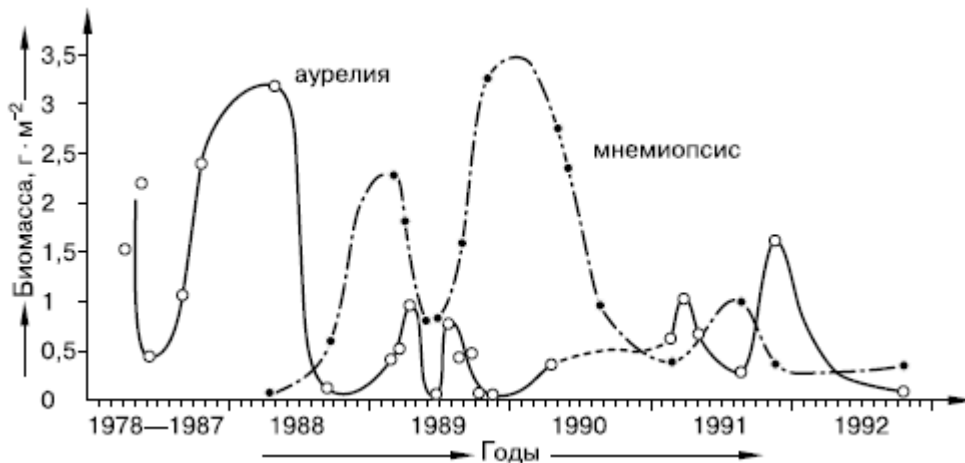


Рис. 143. Колебания биомассы аурелии и мнемиопсиса в глубоководной части Черного моря (в пересчете на углерод, по И. Е. Виноградову и Э. А. Шукшиной, 1993)

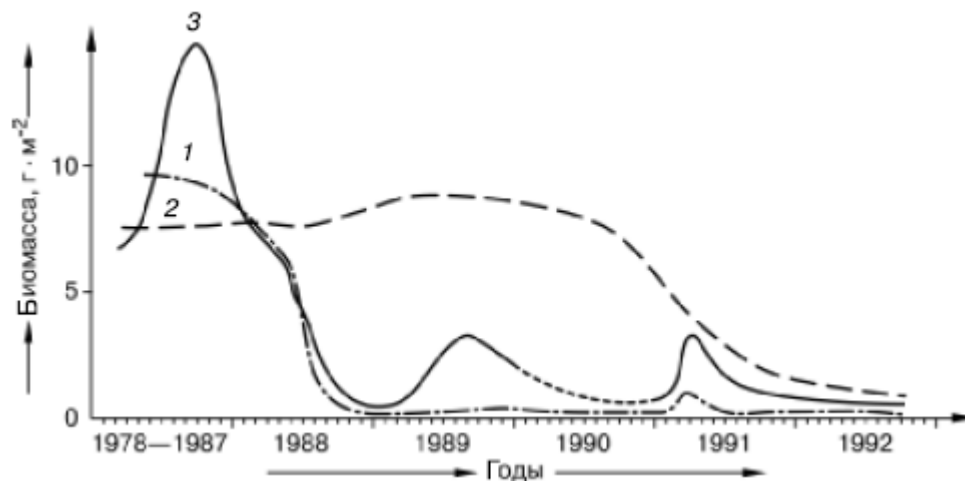


Рис. 144. Колебание биомассы в открытых районах Черного моря некоторых групп планктонных организмов, которыми питается мнемиопсис (по И. Е. Виноградову и Э. А. Шукшиной, 1993): 1 – саггиты; 2 – веслоногий рачок *Calanus luxinus*; 3 – мелкие рачки и личинки донных животных

Чрезмерное усиление пресса хищников на популяцию какого-либо вида в сообществе может отозваться через сеть трофических зависимостей на довольно далеких уровнях. Например, можно выстроить цепь причинных связей между усилением промысла минтая и других рыб в районе Берингова моря и исчезновением зарослей прибрежных водорослей – ламинарий. Усиленный рыбный промысел (при котором человек выступает в роли мощного хищника) стал одной из причин падения численности питающихся рыбой сивучей и нерпы – основной добычи крупных хищных дельфинов – косаток. С 1991 г. косатки стали охотиться в прибрежных водах на каланов, на которых не

нападали раньше, добывая пищу в открытом океане. С начала 90-х годов на Алеутских островах исчезло 40 тыс. каланов, являющихся заповедным видом. Численность этих зверей за 7 лет сократилась почти в 10 раз. Каланы питаются в основном морскими ежами, обилие которых в результате возросло тоже на порядок величин. Морские ежи – главные враги бурых водорослей, заросли которых у побережья сократились за 10 лет в 12 раз.

8.6.6. Математическое моделирование в экологии

Надорганизменные системы, которые изучает экология – популяции, биоценозы, экосистемы, – чрезвычайно сложны. В них возникает множество взаимосвязей, сила и постоянство которых непрерывно меняются. Одни и те же внешние воздействия могут привести к различным, иногда прямо противоположным результатам, в зависимости от того, в каком состоянии находилась система в момент воздействия.

Предвидеть ответные реакции системы на действие конкретных факторов можно лишь через сложный анализ существующих в ней количественных взаимоотношений и закономерностей. В экологии поэтому широкое распространение получил метод *математического моделирования* как средство изучения и прогнозирования природных процессов.

Суть метода заключается в том, что с помощью математических символов строится абстрактное упрощенное подобие изучаемой системы. Затем, меняя значение отдельных параметров, исследуют, как поведет себя данная искусственная система, т. е. как изменится конечный результат.

Модели строят на основании сведений, накопленных в полевых наблюдениях и экспериментах. Чтобы построить математическую модель, которая была бы адекватной, т. е. правильно отражала реальные процессы, требуются существенные эмпирические знания. Отразить все бесконечное множество связей популяции или биоценоза в единой математической схеме нереально. Однако, руководствуясь пониманием, что в надорганизменных системах имеется внутренняя структура и, следовательно, действует принцип «не все связи существенны», можно выделить главные связи и получить более или менее верное приближение к действительности.

В построении математических моделей сложных процессов выделяются следующие этапы.

1. Прежде всего, те реальные явления, которые хотят смоделировать, должны быть тщательно изучены: выявлены главные компоненты и установлены законы, определяющие характер взаимодействия между ними. Если неясно, как связаны между собой реальные объекты, построение адекватной модели невозможно. На этом этапе

должны быть сформулированы те вопросы, ответ на которые должна дать модель. Прежде чем строить математическую модель природного явления, надо иметь гипотезу о его течении.

2. Разрабатывается математическая теория, описывающая изучаемые процессы с необходимой детальностью. На ее основе строится модель в виде системы абстрактных взаимодействий. Установленные законы должны быть облечены в точную математическую форму. Конкретные модели могут быть представлены в аналитической форме (системой аналитических уравнений) или в виде логической схемы машинной программы. Модель природного явления есть строгое математическое выражение сформулированной гипотезы.

3. Проверка модели – расчет на основе модели и сличение результатов с действительностью. При этом проверяется правильность сформулированной гипотезы. При значительном расхождении сведений модель отвергают или совершенствуют. При согласованности результатов модели используют для прогноза, вводя в них различные исходные параметры.

Следует, однако, отметить, что сама по себе математическая модель не может служить абсолютным доказательством правильности той или иной гипотезы, так как может оказаться, что разные гипотезы приводят к сходным результатам, но она служит одним из путей анализа реальности.

Расчетные методы в случае правильно построенной модели помогают увидеть то, что трудно или невозможно проверить в эксперименте, позволяют воспроизводить такие процессы, наблюдение которых в природе потребовало бы много сил и больших промежутков времени. В математических моделях можно «проигрывать» разные варианты – вычленять разные связи, комбинировать отдельные факторы, упрощать или усложнять структуру систем, менять последовательность и силу воздействий – все это дает возможность лучше понять механизмы, действующие в природных условиях.

Моделируют различные по характеру процессы, происходящие в реальной среде, как, например, отдельные типы экологических взаимодействий хищник – жертва, паразит – хозяин, конкурентные отношения, мутуализм и др. Математическими моделями описываются и проверяются разные варианты динамики численности, популяций, продукционные процессы в экосистемах, условия стабилизации сообществ, ход восстановления систем при разных формах нарушений и многие другие явления. Сами методы математического моделирования биологических систем развиваются, совершенствуются и разнообразятся.

Например, одну из простейших математических моделей для системы паразит – хозяин в динамике численности насекомых разработал в 1925 г. статистик А. Лотка, который вывел следующие уравнения:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - p_1 N_1 N_2; \quad \frac{dN_2}{dt} = p_2 N_1 N_2 - d_2 N_2,$$

где N_1 – численность популяции хозяина; N_2 – численность популяции паразита; r_1 – удельная скорость увеличения популяции хозяина; d_2 – удельная скорость гибели популяции паразита; p_1 и p_2 – константы. График процесса паразитической инвазии, построенный по таким уравнениям, обнаруживает, что в результате взаимодействия двух видов должны возникать осцилляции (колебания) с постоянной амплитудой, которая зависит от соотношения между скоростями увеличения численности двух видов.

В это же время математик В. Вольтерра выявил сходные закономерности для системы хищник – жертва, обрабатывая статистические данные рыбного промысла. Один из выведенных им законов – «закон периодического цикла» – гласит, что процесс уничтожения одного вида другим может привести к периодическим колебаниям численности популяций обоих видов, зависящих только от коэффициентов роста популяций хищника и жертвы и от исходной относительной численности.

В период, когда были сделаны эти расчеты, экологи вели поиск причин циклических колебаний численности, которые были обнаружены к тому времени у ряда видов. Делались попытки отыскать внешние факторы (космические, солнечные, атмосферные), ответственные за периодические изменения популяций. Модели А. Лотки и В. Вольтерра позволили выдвинуть идею, что периодический колебательный режим в популяциях может возникнуть в результате межвидовых отношений и без внешнего периодического воздействия. Эта идея оказалась плодотворной для дальнейшего развития теории динамики численности популяций. Однако сама модель являлась не адекватной, т. е. не описывала действительность, так как в природе практически не обнаруживаются подобные непрерывные осцилляции с постоянной амплитудой у пар видов, связанных по типу хищник – жертва или паразит – хозяин.

Уравнения А. Лотки и В. Вольтерра были чрезвычайно упрощенными, так как исходили из целого ряда нереальных допущений: что изменение численности популяции одного вида немедленно вызывает ответную реакцию популяции другого вида, что «аппетиты» хищника беспредельны, поиски жертв случайны, что плодовитость хищников пропорциональна численности всей популяции жертв.

Как показал Г. Ф. Гаузе (1934, 1935), даже в условиях упрощенного эксперимента с простейшими трудно добиться соблюдения этих допущений. В его опытах с инфузориями удалось получить лишь два цикла хищник – жертва, после чего система пришла к разрушению. В природе колебания численностей имеют более сложный характер. Во взаимодействиях хищника и жертвы широко распространен эффект «запаздывания» из-за разницы в скоростях размножения, играют роль такие показатели, как степень насыщения («функциональная реакция») хищников, время, затрачиваемое ими на поиск и поимку добычи, способность переключаться на другую пищу, защитные приспособления жертв, размещение их в пространстве и территориальное поведение, возрастная и половая структура популяций и многое другое. Кроме того, рост численности популяций может сдерживаться и другими причинами, в том числе внутривидовыми взаимоотношениями.

В 1933 г. А. Никольсон, несколько усложнив математическую модель Лотки и введя в систему дополнительных хозяев и паразитов, показал, что это ослабляет осцилляции. В 1936 г. А. Н. Колмогоров разработал новые подходы и описал также возможности устойчивого стационарного состояния системы взаимодействующих через трофические связи видов. Позднее для систем хищник – жертва, паразит – хозяин было предложено множество других моделей. С введением в модели дополнительных параметров сильно усложняется математический аппарат и техника расчетов. Многие из этих ограничений позволило снять использование электронно-вычислительных машин.

В экологии сначала преобладали математические модели, основанные на предположениях о существовании в природе четких причинно-следственных зависимостей между популяциями в сообществах (так называемый *детерминистский подход*). В настоящее время меняется сам подход к математическому моделированию в экологии. Разработаны так называемые *имитационные модели*, основное внимание в которых уделяется именно разнообразию внутренней структуры популяций и сообществ. Вместо отбрасывания «несущественных» связей математики пытаются определить роль внутреннего разнообразия в поддержании существования надорганизменных систем.

Математическое моделирование широко применяется при решении экологических проблем, связанных с антропогенными воздействиями на природную среду. В современных математических моделях выделяют тактические и стратегические модели. *Тактические модели* экосистем и популяций служат для экологического прогнозирования их состояния, в том числе при разного рода экзогенных воздействиях. *Стратегические модели* строят в основном с исследовательскими целями, для вскрытия общих законов функционирования биологических систем, таких, как стабильность, разнообразие, устойчивость к воздействиям, способность возвращаться в исходное

состояние. В задачи стратегических моделей входит изучение с помощью ЭВМ последствий разных стратегий управления экосистемами, чтобы иметь возможность выбрать оптимальную.

Модели, которые описывают взаимодействие общества и природы и в которых учитывают не только экологические, но и экономические, демографические и социальные показатели, называют *эколого-экономическими моделями*. Такие модели разрабатывают для долгосрочного прогнозирования экономического роста и общей оценки влияния человеческой деятельности на природную среду.

Глава 9. Экосистемы

9.1. Понятие об экосистемах. Учение о биогеоценозах

Сообщества организмов связаны с неорганической средой теснейшими материально-энергетическими связями. Растения могут существовать только за счет постоянного поступления в них углекислого газа, воды, кислорода, минеральных солей. Гетеротрофы живут за счет автотрофов, но нуждаются в поступлении таких неорганических соединений, как кислород и вода. В любом конкретном местообитании запасов неорганических соединений, необходимых для поддержания жизнедеятельности населяющих его организмов, хватило бы ненадолго, если бы эти запасы не возобновлялись. Возврат биогенных элементов в среду происходит как в течение жизни организмов (в результате дыхания, экскреции, дефекации), так и после их смерти, в результате разложения трупов и растительных остатков. Таким образом, сообщество образует с неорганической средой определенную систему, в которой поток атомов, вызываемый жизнедеятельностью организмов, имеет тенденцию замыкаться в круговорот.

Понятие об экосистемах. Любую совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может осуществляться круговорот веществ, называют *экосистемой*. Термин был предложен в 1935 г. английским экологом А. Тенсли, который подчеркивал, что при таком подходе неорганические и органические факторы выступают как равноправные компоненты и мы не можем отделить организмы от конкретной окружающей их среды. А. Тенсли рассматривал экосистемы как основные единицы природы на поверхности Земли, хотя они и не имеют определенного объема и могут охватывать пространство любой протяженности.

Для поддержания круговорота веществ в системе необходимо наличие запаса неорганических молекул в усвояемой форме и трех функционально различных экологических групп организмов: продуцентов, консументов и редуцентов.

Продуцентами выступают автотрофные организмы, способные строить свои тела за счет неорганических соединений. **Консументы** – это гетеротрофные организмы, потребляющие органическое вещество продуцентов или других консументов и трансформирующие его в новые формы. **Редуценты** живут за счет мертвого органического вещества, переводя его вновь в неорганические соединения. Классификация эта относительная, так как и консументы, и сами продуценты выступают частично в роли редуцентов, в течение жизни выделяя в окружающую среду минеральные продукты обмена веществ.

В принципе круговорот атомов может поддерживаться в системе и без промежуточного звена – консументов, за счет деятельности двух других групп. Однако такие экосистемы встречаются скорее как исключения, например на тех участках, где функционируют сообщества, сформированные только из микроорганизмов. Роль консументов выполняют в природе в основном животные, их деятельность по поддержанию и ускорению циклической миграции атомов в экосистемах сложна и многообразна.

Масштабы экосистемы в природе чрезвычайно различны. Неодинакова также степень замкнутости поддерживаемых в них круговоротов вещества, т. е. многократность вовлечения одних и тех же атомов в циклы. В качестве отдельных экосистем можно рассматривать, например, и подушку лишайников на стволе дерева, и разрушающийся пень с его населением, и небольшой временный водоем, луг, лес, степь, пустыню, весь океан и, наконец, всю поверхность Земли, занятую жизнью.

В подушке лишайников мы найдем все необходимые компоненты экосистемы. Продуценты – симбиотические водоросли, осуществляющие фотосинтез. В качестве консументов выступают некоторые мелкие членистоногие, питающиеся живыми тканями лишайника, а также грибные гифы, по существу паразитирующие на клетках водорослей. И гифы грибов, и большинство микроскопических животных, обитающих в лишайниковых подушках (клещи, коллемболы, нематоды, коловратки, простейшие), выступают и в роли редуцентов. Грибные гифы живут не только за счет живых, но и за счет погибших клеток водорослей, а мелкие животные-сапрофаги перерабатывают отмершие слоевища, в разрушении которых им помогают многочисленные микроорганизмы. Степень замкнутости круговорота в такой системе очень невелика: значительная часть продуктов распада выносится за пределы лишайника – вымывается дождевыми водами, осыпается вниз со ствола. Кроме того, часть животных мигрирует в другие местообитания. Тем не менее часть атомов успевает пройти несколько циклов,

включаясь в тела живых организмов и освобождаясь из них, прежде чем покинет данную экосистему.

В некоторых типах экосистем вынос вещества за их пределы настолько велик, что их стабильность поддерживается в основном за счет притока такого же количества вещества извне, тогда как внутренний круговорот малоэффективен. Таковы проточные водоемы, реки, ручьи, участки на крутых склонах гор. Другие экосистемы имеют значительно более полный круговорот веществ и относительно автономны (леса, луга, степи на плакорных участках, озера и т. п.). Однако ни одна, даже самая крупная, экосистема Земли не имеет полностью замкнутого круговорота. Материки интенсивно обмениваются веществом с океанами, причем большую роль в этих процессах играет атмосфера, и вся наша планета часть материи получает из космического пространства, а часть отдает в космос.

В соответствии с иерархией сообществ жизнь на Земле проявляется и в иерархичности соответствующих экосистем. Эко-системная организация жизни является одним из необходимых условий ее существования. Запасы биогенных элементов, из которых строят тела живые организмы, на Земле в целом и на каждом конкретном участке на ее поверхности небезграничны. Лишь система круговоротов могла придать этим запасам свойство бесконечности, необходимое для продолжения жизни. Поддерживать и осуществлять круговорот могут только функционально различные группы организмов. Таким образом, функционально-экологическое разнообразие живых существ и организация потока извлекаемых из окружающей среды веществ в циклы – древнейшее свойство жизни.

Учение о биогеоценозах. Параллельно с развитием концепции экосистем успешно развивается учение о биогеоценозах, автором которого был академик В. Н. Сукачев (1942).

«Биогеоценоз – это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющих свою специфику взаимодействия этих слагаемых 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).

«Экосистема» и «биогеоценоз» – близкие по сути понятия, но если первое из них приложимо для обозначения систем, обеспечивающих круговорот любого ранга, то «биогеоценоз» – понятие территориальное, относимое к таким участкам суши, которые

заняты определенными единицами растительного покрова – фитоценозами. Наука о биогеоценозах – **биогеоценология** – выросла из геоботаники и направлена на изучение функционирования экосистем в конкретных условиях ландшафта в зависимости от свойств почвы, рельефа, характера окружения биогеоценоза и составляющих его первичных компонентов – горной породы, животных, растений, микроорганизмов.

В биогеоценозе В. Н. Сукачев выделял два блока: *экотон* – совокупность условий абиотической среды и *биоценоз* – совокупность всех живых организмов.

Экотон часто рассматривают как абиотическую среду, не преобразованную растениями (первичный комплекс факторов физико-географической среды), а *биотон* – как совокупность элементов абиотической среды, видоизмененных средообразующей деятельностью живых организмов. Во внутреннем сложении биогеоценоза выделяют такие структурно-функциональные единицы, как парцеллы (термин предложен Н. В. Дылисом). **Биогеоценозотические парцеллы** включают в себя растения, животное население, микроорганизмы, мертвую органику, почву и атмосферу по всей вертикальной толще биогеоценоза, создавая его внутреннюю мозаику. Биогеоценозотические парцеллы различаются визуально по растительности: высоте и сомкнутости ярусов, видовому составу, жизненному состоянию и возрастному спектру популяций доминирующих видов. Иногда они хорошо отграничены по составу, строению и мощности лесной подстилки. Названия им дают обычно по растениям, доминирующим в разных ярусах. Например, в волосистоосоковом дубо-ельнике можно выделить такие парцеллы, как елово-волосистоосоковая, елово-кисличная, крупнопапоротниковая в окнах древесного яруса, дубово-снытевая, дубово-осиново-медуничная, березово-елово-мертвопокровная, осиново-снытевая и др.

Внутри каждой парцеллы создается свой *фитоклимат*. Весной в тенистых еловых парцеллах снег лежит дольше, чем на участках под листопадными деревьями или в окнах. Поэтому активная жизнь весной в парцеллах наступает в разные сроки, переработка детрита также идет с разной скоростью. Границы между парцеллами могут быть как относительно четкими, так и размытыми. Взаимосвязь осуществляется как в результате кондиционирования условий среды (теплообмен, изменение освещения, перераспределение осадков и т. п.), так и в результате материально-энергетического обмена. Происходит разброс растительного опада, перенос пыльцы, спор, семян и плодов воздушными потоками и животными, перемещение животных, поверхностный сток осадков и талых вод, передвигающих минеральные и органические вещества. Все это поддерживает биогеоценоз как единую, внутренне разнородную экосистему.

Роль разных парцелл в строении и функционировании биогеоценозов неодинакова, наиболее крупные парцеллы, занимающие большие пространства и объем, называют *основными*. Их бывает немного. Именно они определяют внешний облик и строй биогеоценоза. Парцеллы, занимающие небольшие площади, называют *дополняющими*. Число их всегда больше. Одни парцеллы более устойчивы, другие подвержены значительным и быстрым изменениям. По мере взросления и старения растений парцеллы могут сильно изменить состав и структуру, ритмы сезонного развития, по-разному участвовать в круговороте веществ.

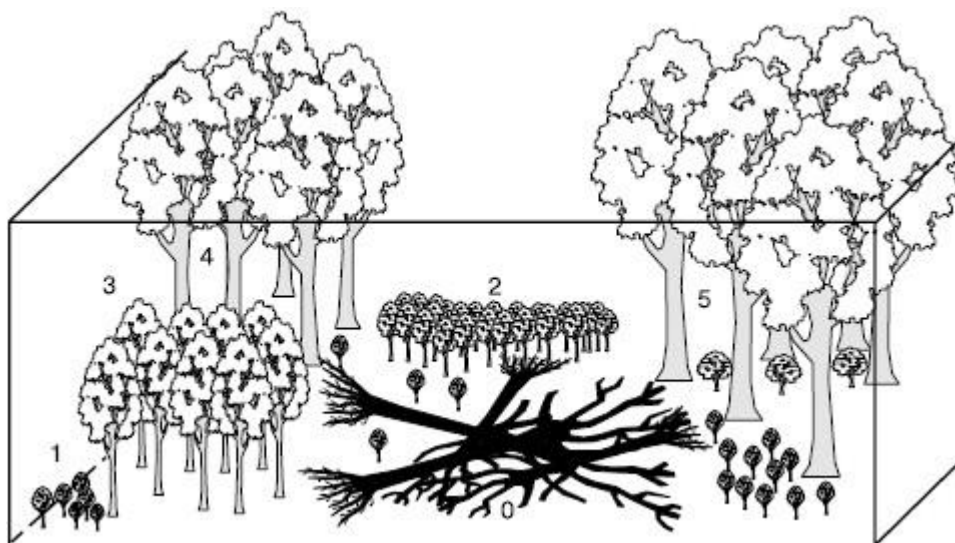


Рис. 145. Окна возобновления основных пород в лесном биогеоценозе (по О. В. Смирновой, 1998)

Мозаичность лесных биогеоценозов и появление новых парцелл часто связаны с образованием в лесах окон, т. е. нарушением древесного яруса в связи с вывалом старых деревьев, вспышек массовых вредителей – насекомых, поражением грибами, деятельностью крупных копытных. Создание такой мозаичности совершенно необходимо для устойчивого существования леса и возобновления главенствующих пород деревьев, подрост которых часто не может развиваться под материнскими кронами, так как требует иных условий освещения и минерального питания. *Окна возобновления* для разных пород должны иметь достаточную пространственную протяженность (рис. 145). В восточноевропейских широколиственных лесах ни один вид не может переходить к плодоношению в окнах, соизмеримых всего с проекциями крон одного-двух взрослых деревьев. Даже наиболее теневыносливым из них – букам, кленам – требуются освещенные парцеллы в 400–600 м², а полный онтогенез светолюбивых видов – дуба, ясеня, осины может завершаться только в крупных окнах не менее 1500–2000 м².

На основании детального изучения структуры и функционирования биогеоценозов в экологии в последнее время развивается **концепция мозаично-циклической организации экосистем**. С этой точки зрения устойчивое существование многих видов в экосистеме достигается за счет постоянно происходящих в ней естественных нарушений местообитаний, позволяющих новым поколениям занимать вновь освободившееся пространство.

Биогеоценология рассматривает поверхность Земли как сеть соседствующих биогеоценозов, связанных между собой через миграцию веществ, но тем не менее, хотя и в разной степени, автономных и специфичных по своим круговоротам. Конкретные свойства участка, занятого биогеоценозом, придают ему своеобразие, выделяя из других, исходных по типу.

Обе концепции – экосистем и биогеоценозов – дополняют и обогащают друг друга, позволяя рассматривать функциональные связи сообществ и окружающей их неорганической среды в разных аспектах и с разных точек зрения.

9.2. Поток энергии в экосистемах

Поддержание жизнедеятельности организмов и круговорот вещества в экосистемах возможны только за счет постоянного притока энергии (рис. 146). В конечном счете вся жизнь на Земле существует за счет энергии солнечного излучения, которая переводится фотосинтезирующими организмами в химические связи органических соединений. Четеротрофы получают энергию с пищей. Все живые существа являются объектами питания других, т. е. связаны между собой энергетическими отношениями. Пищевые связи в сообществах – это механизмы передачи энергии от одного организма к другому. В каждом сообществе трофические связи переплетены в сложную сеть. Организмы любого вида являются потенциальной пищей многих других видов. Врагами тлей, например, служат личинки и жуки божьих коровок, личинки мух-сирфид, пауки, насекомоядные птицы и многие другие. За счет дубов в широколиственных лесах могут жить несколько сотен форм различных членистоногих, фитонематод, паразитических грибков и т. п. Хищники обычно легко переключаются с одного вида жертв на другой, а многие, кроме животной пищи, способны потреблять в некотором количестве и растительную. Таким образом, трофические сети в биоценозах очень сложные и создается впечатление, что энергия, поступившая в них, может долго мигрировать от одного организма к другому.

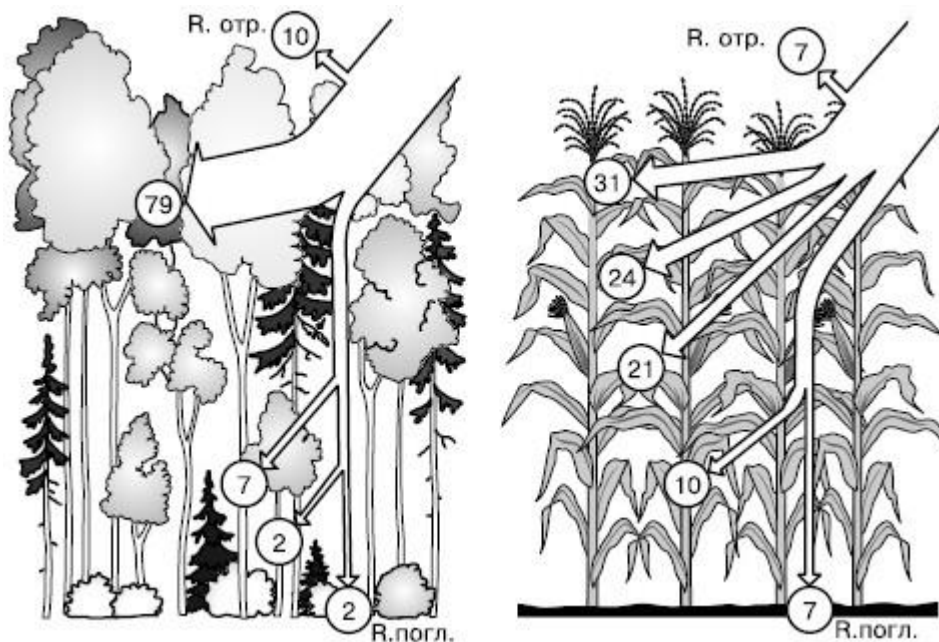


Рис. 146. Распределение радиации (в кружочках – %) в бореальном смешанном лесу и в посевах кукурузы (по В. Лархеру, 1978): R. отр. – радиация, отраженная от поверхности насаждения; R. погл. – радиация, поглощенная почвой

На самом деле путь каждой конкретной порции энергии, накопленной зелеными растениями, короток. Она может передаваться не более чем через 4–6 звеньев ряда, состоящего из последовательно питающихся друг другом организмов. Такие ряды, в которых можно проследить пути расходования изначальной дозы энергии, называют **цепями питания** (рис. 147).

Место каждого звена в цепи питания называют **трофическим уровнем**. Первый трофический уровень – это всегда продуценты, создатели органической массы; растительноядные консументы относятся ко второму трофическому уровню; плотоядные, живущие за счет растительноядных форм, – к третьему; потребляющие других плотоядных – соответственно к четвертому и т. д. Таким образом, различают консументов первого, второго и третьего порядков, занимающих разные уровни в цепях питания. Естественно, что основную роль при этом играет пищевая специализация консументов. Виды с широким спектром питания могут включаться в пищевые цепи на разных трофических уровнях. Так, например, человек, в рацион которого входит как растительная пища, так и мясо травоядных и плотоядных животных, выступает в разных пищевых цепях в качестве консумента первого, второго и третьего порядков. Виды, специализированные на растительной пище, например тли, зайцеобразные, копытные, всегда являются вторым звеном в цепях питания.

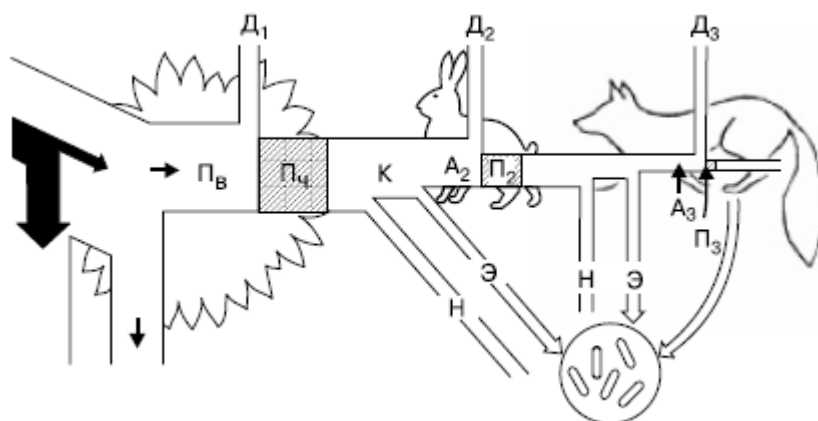


Рис. 147. Поток энергии через три уровня простой пищевой цепи (по П. Дювиньо и М. Тангу, 1968): $P_{в}$ – продукция валовая; $P_{ч}$ – продукция чистая; K – продукция, использованная на корм; A_2, A_3 – корм, ассимилированный консументами; h – неиспользованная часть продукции; P_2 – вторичная продукция (травоядные); P_3 – прирост хищников; D_1-D_3 – траты энергии на обмен веществ (траты на дыхание) на разных уровнях пищевой цепи

Энергетический баланс консументов складывается следующим образом. Поглощенная пища обычно усваивается не полностью. Неусвоенная часть вновь возвращается во внешнюю среду (в виде экскрементов) и в дальнейшем может быть вовлечена в другие цепи питания. Процент усвояемости зависит от состава пищи и набора пищеварительных ферментов организма. У животных усвояемость пищевых материалов варьирует от 12–20 % (некоторые сапрофаги) до 75 % и более (плотоядные виды). Ассимилированная организмом пища вместе с запасом в ней энергии расходуется двояким образом. Большая часть энергии используется на поддержание рабочих процессов в клетках, а продукты расщепления подлежат удалению из организма в составе экскретов (мочи, пота, выделений различных желез) и углекислого газа, образующегося при дыхании. Энергетические затраты на поддержание всех метаболических процессов условно называют **тратой на дыхание**, так как общие их масштабы можно оценить, учитывая выделение CO_2 организмом. Меньшая часть усвоенной пищи трансформируется в ткани самого организма, т. е. идет на рост или откладывание запасных питательных веществ, увеличение массы тела. Эти отношения сокращенно можно выразить формулой:

$$P = \Pi + D + H,$$

где P – рацион консумента, т. е. количество пищи, съедаемой им за определенный период времени; Π – продукция, т. е. траты на рост; D – траты на дыхание, т. е.

поддержание обмена веществ за тот же период; Н – энергия неусвоенной пищи, выделенной в виде экскрементов.

Передача энергии в химических реакциях в организме происходит, согласно второму закону термодинамики, с потерей части ее в виде тепла. Особенно велики эти потери при работе мышечных клеток животных, КПД которых очень низок. В конечном счете вся энергия, использованная на метаболизм, переходит в тепловую и рассеивается в окружающем пространстве.

Траты на дыхание во много раз больше энергетических затрат на увеличение массы самого организма. Конкретные соотношения зависят от стадии развития и физиологического состояния особей. У молодых траты на рост могут достигать значительных величин, тогда как взрослые используют энергию пищи почти исключительно на поддержание обмена веществ и созревание половых продуктов. Интенсивность питания снижается с возрастом. Так, ежесуточный рацион карпов массой от 5 до 15 г составляет почти $\frac{1}{4}$ от массы их тела, у более крупных особей – от 150 до 450 г – всего $\frac{1}{10}$, а у рыб массой 500–800 г – $\frac{1}{16}$.

Коэффициент использования потребленной пищи на рост (К) рассчитывают как отношение продукции к рациону:

$$K = \frac{P}{R},$$

где П – траты на рост, Р – количество пищи, съеденной за тот же период.

Двупарноногие многоножки кивсяки в период роста, который продолжается до трех лет, тратят на рост от 6 до 25 % съеденной пищи при усвояемости в среднем 30 %. В последующем их масса стабилизируется. Кивсяки живут до 12 лет. В умеренном поясе они активны 4–5 месяцев в году. Особь, масса которой во взрослом состоянии 0,5 г, за свою жизнь потребляет 250–300 г опада (80–90 г абсолютно сухой массы). Так как кивсяки многократно линяют, часть усвоенной энергии идет на восстановление покровов. Таким образом, отношение съеденного в течение жизни корма к массе взрослого животного составляет 500–600: 1.

У такого гетеротермного животного, как малый суслик, который активен всего 2–2,5 месяца в году, это соотношение всего около 150: 1. Средний рацион суслика 30 г сухой массы растений (или в среднем 100 г сырой) при массе зверька 200 г и продолжительности жизни 4 года. Постоянно активным в течение года рыжим полевым нужно гораздо больше энергии для поддержания жизнедеятельности. Взрослые зверьки массой 20 г

съедают в среднем до 4 г сухого корма в день. При продолжительности жизни примерно в 24 месяца затрата кормов на жизнь одной особи составляет примерно 30 кг в сырой массе, что приблизительно в 1500 раз больше массы взрослого животного.

Таким образом, основная часть потребляемой с пищей энергии идет у животных на поддержание их жизнедеятельности и лишь сравнительно небольшая – на построение тела, рост и размножение. Иными словами, большая часть энергии при переходе из одного звена пищевой цепи в другое теряется, так как к следующему потребителю может поступить лишь та энергия, которая заключена в массе поедаемого организма. По грубым подсчетам, эти потери составляют около 90 % при каждом акте передачи энергии через трофическую цепь. Следовательно, если калорийность растительного организма 1000 Дж, при полном поедании его травоядным животным в теле последнего останется из этой порции всего 100, в теле хищника – лишь 10 Дж, а если этот хищник будет съеден другим, то на его долю придется только 1 Дж, т. е. 0,1 %.

Таким образом, запас энергии, накопленный зелеными растениями, в цепях питания стремительно иссякает. Поэтому пищевая цепь включает обычно всего 4–5 звеньев. Потерянная в цепях питания энергия может быть восполнена только поступлением новых ее порций. Поэтому в экосистемах не может быть круговорота энергии, аналогичного круговороту веществ (рис. 148). Экосистема функционирует только за счет направленного потока энергии, постоянного поступления ее извне в виде солнечного излучения или готовых запасов органического вещества.

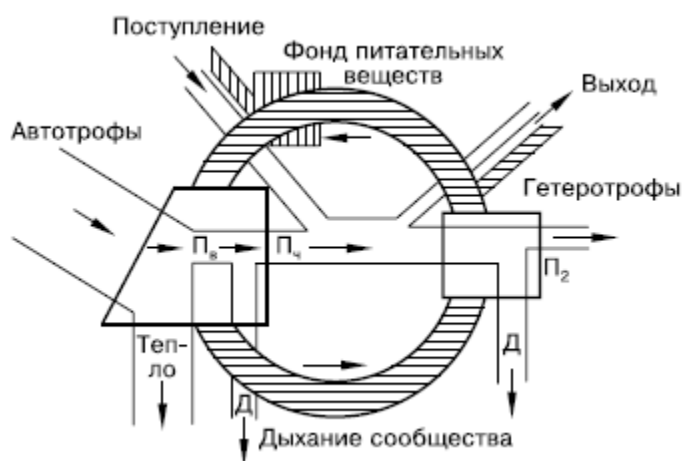
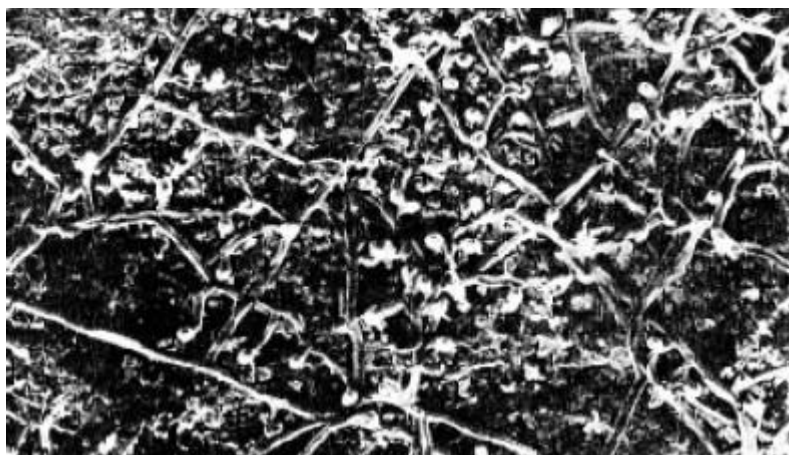


Рис. 148. Схема биогеохимического круговорота на фоне потока энергии (по Ю. Одуму, 1975): P_v – валовая продукция; P_c – чистая продукция; P_2 – вторичная продукция; D – траты энергии на обмен веществ (траты на дыхание); заштрихованная часть рисунка – круговорот вещества

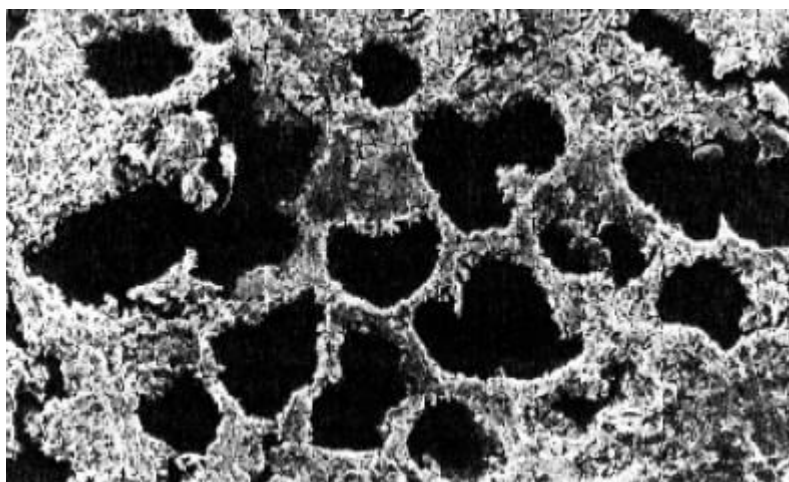
Трофические цепи, которые начинаются с фотосинтезирующих организмов, называют *цепями выедания* (или *пастбищными*, или *цепями потребления*), а цепи, которые начинаются с отмерших остатков растений, трупов и экскрементов животных, – *детритными цепями разложения*. Таким образом, поток энергии, входящий в экосистему, разбивается далее как бы на два основных русла, поступаая к консументам через живые ткани растений или запасы мертвого органического вещества, источником которого также является фотосинтез.

В разных типах экосистем мощность потоков энергии через цепи выедания и разложения различна: в водных сообществах большая часть энергии, фиксированной одноклеточными водорослями, поступает к питающимся фитопланктоном животным и далее – к хищникам и значительно меньшая включается в цепи разложения. В большинстве экосистем суши противоположное соотношение: в лесах, например, более 90 % ежегодного прироста растительной массы поступает через опад в детритные цепи (рис. 149).

А



Б



В

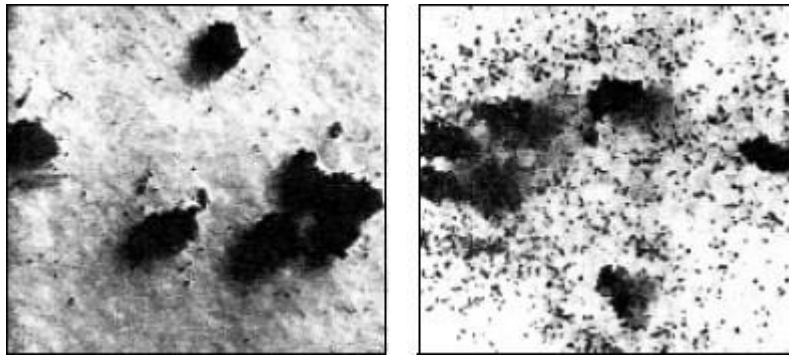


Рис. 149. Разложение листьев в лесной подстилке (деструкционный блок экосистемы):

- А – поражение грибным мицелием;
- Б – скелетирование животными-сапрофагами;
- В – экскременты сапрофагов, входящие в состав гумусного слоя

9.3. Биологическая продуктивность экосистем

9.3.1. Первичная и вторичная продукция

Скорость, с которой продуценты экосистемы фиксируют солнечную энергию в химических связях синтезируемого органического вещества, определяет продуктивность сообществ. Органическую массу, создаваемую растениями за единицу времени, называют **первичной продукцией** сообщества. Продукцию выражают количественно в сырой или сухой массе растений либо в энергетических единицах – эквивалентном числе джоулей.

Валовая первичная продукция – количество вещества, создаваемого растениями за единицу времени при данной скорости фотосинтеза. Часть этой продукции идет на поддержание жизнедеятельности самих растений (траты на дыхание). Эта часть может быть достаточно большой. В тропических лесах и зрелых лесах умеренного пояса она составляет от 40 до 70 % валовой продукции. Планктонные водоросли используют на метаболизм около 40 % фиксируемой энергии. Такого же порядка траты на дыхание у большинства сельскохозяйственных культур. Оставшаяся часть созданной органической массы характеризует **чистую первичную продукцию**, которая представляет собой величину прироста растений. Чистая первичная продукция – это энергетический резерв для консументов и редуцентов. Перерабатываясь в цепях питания, она идет на пополнение массы гетеротрофных организмов. Прирост за единицу времени массы консументов – это **вторичная продукция** сообщества. Вторичную продукцию вычисляют отдельно для каждого трофического уровня, так как прирост массы на каждом из них происходит за счет энергии, поступающей с предыдущего.

Гетеротрофы, включаясь в трофические цепи, живут в конечном счете за счет чистой первичной продукции сообщества. В разных экосистемах они расходуют ее с разной полнотой. Если скорость изъятия первичной продукции в цепях питания отстает от темпов прироста растений, то это ведет к постепенному увеличению общей биомассы продуцентов. Под **биомассой** понимают суммарную массу организмов данной группы или всего сообщества в целом. Часто биомассу выражают в эквивалентных энергетических единицах.

Недостаточная утилизация продуктов опада в цепях разложения имеет следствием накопление в системе мертвого органического вещества, что происходит, например, при заторфовывании болот, зарастании мелководных водоемов, создании больших запасов подстилки в таежных лесах и т. п. Биомасса сообщества с уравновешенным круговоротом веществ остается относительно постоянной, так как практически вся первичная продукция тратится в цепях питания и разложения.

9.3.2. Правило пирамид

Экосистемы очень разнообразны по относительной скорости создания и расходования как первичной продукции, так и вторичной продукции на каждом трофическом уровне. Однако всем без исключения экосистемам свойственны определенные количественные соотношения первичной и вторичной продукции, получившие название **правила пирамиды продукции**: на каждом предыдущем трофическом уровне количество биомассы, создаваемой за единицу времени, больше, чем на последующем. Графически это правило выражают в виде пирамид, суживающихся кверху и образованных поставленными друг на друга прямоугольниками равной высоты, длина которых соответствует масштабам продукции на соответствующих трофических уровнях. Пирамида продукции отражает законы расходования энергии в пищевых цепях.

Скорость создания органического вещества не определяет его суммарные запасы, т. е. общую биомассу всех организмов каждого трофического уровня. Наличная биомасса продуцентов или консументов в конкретных экосистемах зависит от того, как соотносятся между собой темпы накопления органического вещества на определенном трофическом уровне и передачи его на вышестоящий, т. е. насколько сильно выедание образовавшихся запасов. Немаловажную роль при этом играет скорость оборота поколений основных продуцентов и консументов.

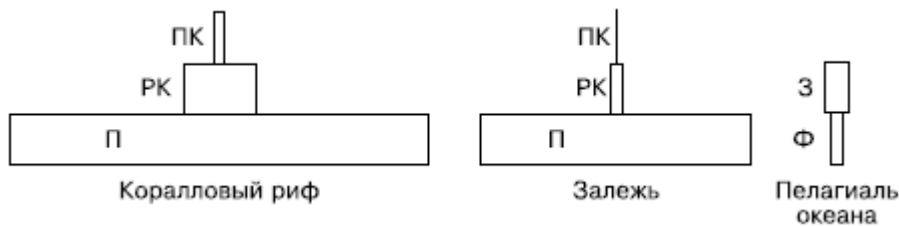


Рис. 150. Пирамиды биомассы в некоторых биоценозах (по Ф. Дре, 1976): П – продуценты; РК – растительоядные консументы; ПК – плотоядные консументы; Ф – фитопланктон; З – зоопланктон

В большинстве наземных экосистем действует также **правило пирамиды биомассы**, т. е. суммарная масса растений оказывается больше, чем биомасса всех фитофагов и травоядных, а масса тех, в свою очередь, превышает массу всех хищников (рис. 150). Отношение годового прироста растительности к биомассе в наземных экосистемах сравнительно невелико. В разных фитоценозах, где основные продуценты различаются по длительности жизненного цикла, размерам и темпам роста, это соотношение варьирует от 2 до 76 %. Особенно низки темпы относительного прироста биомассы в лесах разных зон, где годовая продукция составляет лишь 2–6% от общей массы растений, накопленной в телах долгоживущих крупных деревьев. Даже в наиболее продуктивных дождевых тропических лесах эта величина не превышает 6,5 %. В сообществах с господством травянистых форм скорость воспроизводства биомассы гораздо выше: годовая продукция в степях составляет 41–55 %, а в травяных тугаях и эфемерно-кустарниковых полупустынях достигает даже 70–76 %.

Отношение первичной продукции к биомассе растений определяет те масштабы выедания растительной массы, которые возможны в сообществе без подрыва его продуктивности. Относительная доля потребляемой животными первичной продукции в травянистых сообществах выше, чем в лесах. Копытные, грызуны, насекомые-фитофаги в степях используют до 70 % годового прироста растений, тогда как в лесах в среднем не более 10 %. Однако возможные пределы отчуждения растительной массы животными в наземных сообществах не реализуются полностью и значительная часть ежегодной продукции поступает в опад.

В пелагиали океанов, где основными продуцентами являются одноклеточные водоросли с высокой скоростью оборота поколений, их годовая продукция в десятки и даже сотни раз может превышать запас биомассы (рис. 151). Вся чистая первичная продукция так быстро вовлекается в цепи питания, что накопление биомассы водорослей

очень мало, но вследствие высоких темпов размножения небольшой их запас оказывается достаточным для поддержания скорости воссоздания органического вещества.

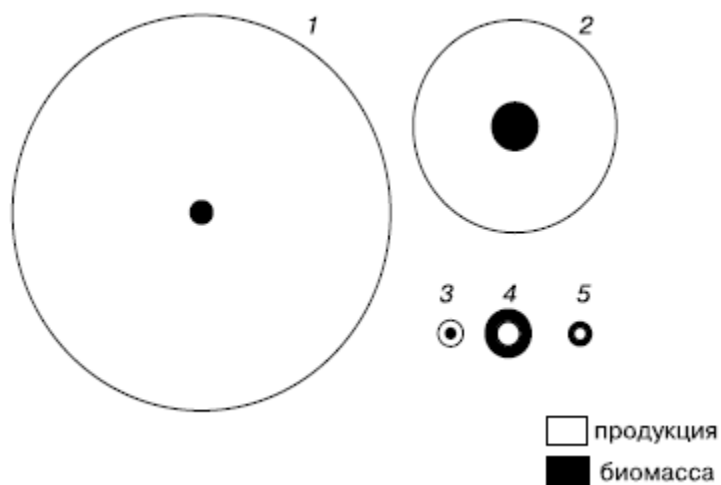


Рис. 151. Схема соотношения продукции и биомассы у бактерий (1), фитопланктона (2), зоопланктона (3), бентоса (4) и рыб (5) в Баренцевом море (по Л. А. Зенкевичу из С. А. Зернова, 1949)

Для океана правило пирамиды биомасс недействительно (пирамида имеет перевернутый вид). На высших трофических уровнях преобладает тенденция к накоплению биомассы, так как длительность жизни крупных хищников велика, скорость оборота их поколений, наоборот, мала и в их телах задерживается значительная часть вещества, поступающего по цепям питания.

В тех трофических цепях, где передача энергии происходит в основном через связи хищник – жертва, часто выдерживается **правило пирамиды чисел**: общее число особей, участвующих в цепях питания, с каждым звеном уменьшается. Это связано с тем, что хищники, как правило, крупнее объектов своего питания и для поддержания биомассы одного хищника нужно несколько или много жертв. Из этого правила могут быть и исключения – те редкие случаи, когда более мелкие хищники живут за счет групповой охоты на крупных животных. Правило пирамиды чисел было подмечено еще в 1927 г. Ч. Элтоном, который отметил также, что оно неприменимо к цепям питания паразитов, размеры которых с каждым звеном уменьшаются, а число особей возрастает.

Все три правила пирамид – продукции, биомассы и чисел – выражают в конечном счете энергетические отношения в экосистемах, и если два последних проявляются в сообществах с определенной трофической структурой, то первое (пирамида продукции) имеет универсальный характер.

Знание законов продуктивности экосистем, возможность количественного учета потока энергии имеют чрезвычайное практическое значение. Первичная продукция агроценозов и эксплуатации человеком природных сообществ – основной источник запасов пищи для человечества. Не менее важна и вторичная продукция, получаемая за счет сельскохозяйственных и промысловых животных, так как животные белки включают целый ряд незаменимых для людей аминокислот, которых нет в растительной пище. Точные расчеты потока энергии и масштабов продуктивности экосистем позволяют регулировать в них круговорот веществ таким образом, чтобы добиваться наибольшего выхода выгодной для человека продукции. Кроме того, необходимо хорошо представлять допустимые пределы изъятия растительной и животной биомассы из природных систем, чтобы не подорвать их продуктивность. Подобные расчеты обычно очень сложны из-за методических трудностей и точнее всего выполнены для более простых водных экосистем. Примером энергетических соотношений в конкретном сообществе могут послужить данные, полученные для экосистем одного из озер (табл. 2). Отношение П/Б отражает скорость прироста.

Таблица 2

Поток энергии в экосистеме эвтрофного озера (в кДж/м²) в среднем за вегетационный период (по Г. Г. Винбергу, 1969)

Экологическая группа организмов	Био-масса (Б)	Рацион (Р)	Асси-мля-ция (А)	Про-дук-ция (П)	П/Б
Фитопланктон	231	—	6300	5040	22,0
Макрофиты	336	—	504	420	1,2
Перифитон (обрастание)	?	—	630	504	?
Бактериопланктон	30	3713	3713	1857	61,0
Зоопланктон:					
фильтраторы	25	1575	1260	504	20,0
хищники	14	403	319	130	9,0
Бентос:					
нехищный	9	197	92	27	3,0
крупные моллюски	63	80	63	19	0,3
хищники	3	42	34	11	3,5
Рыбы:					
мирные	80	197	155	31	0,4
хищные	21	25	21	6	0,3

В данном водном сообществе действует правило пирамиды биомасс, так как общая масса продуцентов выше, чем фитофагов, а доля хищных, наоборот, меньше. Наивысшая продуктивность характерна для фито- и бактериопланктона. В исследованном озере отношения их П/Б довольно низки, что говорит об относительно слабом вовлечении первичной продукции в цепи питания. Биомасса бентоса, основу которой составляют крупные моллюски, почти вдвое больше биомассы планктона, тогда как продукция во много раз ниже. В зоопланктоне продукция нехищных видов лишь незначительно выше рациона их потребителей, следовательно, пищевые связи планктона достаточно напряжены. Вся продукция нехищных рыб составляет лишь около 0,5 % первичной продукции водоема, и, следовательно, рыбы занимают скромное место в потоке энергии в экосистеме озера. Тем не менее они потребляют значительную часть прироста зоопланктона и бентоса и, следовательно, оказывают существенное влияние на регулирование их продукции.

Описание потока энергии, таким образом, является фундаментом детального биологического анализа для установления зависимости конечных, полезных для человека продуктов от функционирования всей экологической системы в целом.

9.3.3. Распределение биологической продукции

Важнейшим практическим результатом энергетического подхода к изучению экосистем явилось осуществление исследований по Международной биологической программе, проводившихся учеными разных стран мира в течение ряда лет, начиная с 1969 г. в целях изучения потенциальной биологической продуктивности Земли.

Теоретическая возможная скорость создания первичной биологической продукции определяется возможностями фотосинтетического аппарата растений. Максимально достигаемый в природе КПД фотосинтеза 10–12 % энергии ФАР, что составляет около половины от теоретически возможного. Такая скорость связывания энергии достигается, например, в зарослях джугары и тростника в Таджикистане в кратковременные, наиболее благоприятные периоды. КПД фотосинтеза в 5 % считается очень высоким для фитоценоза. В целом по земному шару усвоение растениями солнечной энергии не превышает 0,1 %, так как фотосинтетическая активность растений ограничивается множеством факторов.

Мировое распределение первичной биологической продукции крайне неравномерно (рис. 152). Самый большой абсолютный прирост растительной массы достигает в среднем 25 г/м² в день в очень благоприятных условиях, например в эстуариях рек и в лиманах аридных районов, при высокой обеспеченности растений водой, светом и

минеральным питанием. На больших площадях продуктивность автотрофов не превышает $0,1 \text{ г/м}^2$. Таковы жаркие пустыни, где жизнь лимитируется недостатком воды, полярные пустыни, где не хватает тепла, и обширные внутренние пространства океанов с крайним дефицитом питательных веществ для водорослей. Общая годовая продукция сухого органического вещества на Земле составляет 150–200 млрд т. Более трети его образуется в океанах, около двух третей – на суше. Почти вся чистая первичная продукция Земли служит для поддержания жизни всех гетеротрофных организмов. Энергия, недоиспользованная консументами, запасается в их телах, органических осадках водоемов и гумусе почв.

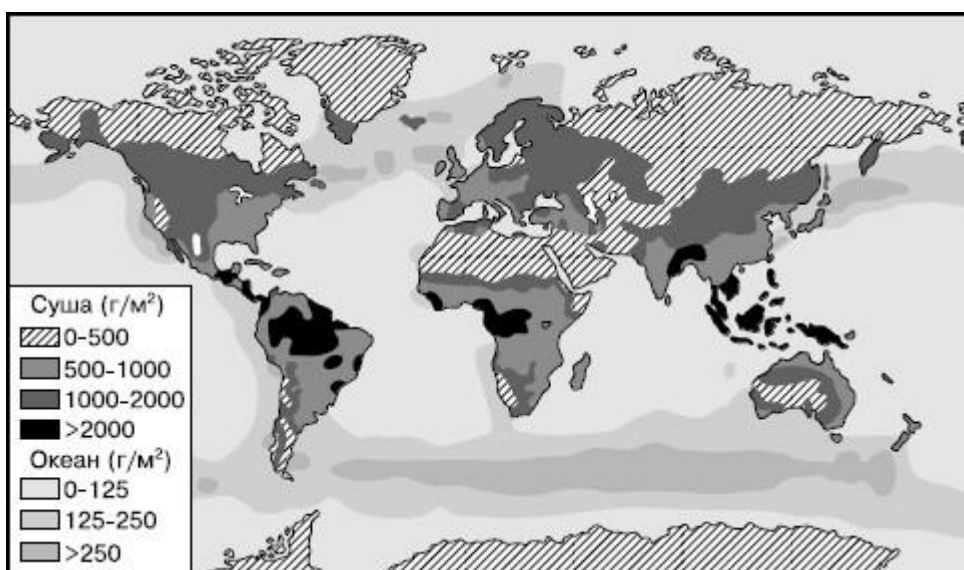


Рис. 152. Распределение первичной продукции по земному шару

Эффективность связывания растительностью солнечной радиации снижается при недостатке тепла и влаги, при неблагоприятных физических и химических свойствах почвы и т. п. Продуктивность растительности изменяется не только при переходе от одной климатической зоны к другой, но и в пределах каждой зоны. На территории России в зонах достаточного увлажнения первичная продуктивность увеличивается с севера на юг, с увеличением притока тепла и продолжительности вегетационного сезона. Годовой прирост растительности изменяется от 20 ц/га на побережье и островах Северного Ледовитого океана до более чем 200 ц/га на Черноморском побережье Кавказа. В среднеазиатских пустынях продуктивность падает до 20 ц/га.

Средний коэффициент использования энергии ФАР для всей территории бывшего СССР составляет 0,8 %: от 1,8–2,0 % на Кавказе до 0,1–0,2 % в пустынях Средней Азии. В большинстве восточных районов, где менее благоприятны условия увлажнения, этот

коэффициент составляет 0,4–0,8 %, на европейской территории – 1,0–1,2 %. КПД суммарной радиации примерно вдвое ниже.

Для пяти континентов мира средняя продуктивность различается сравнительно мало. Исключением является Южная Америка, на большей части которой условия для развития растительности очень благоприятны (табл. 3).

Таблица 3

Продуктивность естественного растительного покрова (по Н. А. Ефимовой)

Части света	Средняя продуктивность, ц/га в год	КПД ФАР
Европа	85	1,26
Азия	98	0,88
Африка	103	0,59
Северная Америка	82	0,94
Южная Америка	209	1,13
Австралия и Океания	86	0,44

Питание людей обеспечивается в основном сельскохозяйственными культурами, занимающими примерно 10 % площади суши (около 1,4 млрд га). Общий годовой прирост культурных растений составляет около 16 % от всей продуктивности суши, большая часть которой приходится на леса. Примерно половина урожая идет непосредственно на питание людей, остальная часть – на корм домашним животным, используется в промышленности и теряется в отбросах.

Растительная пища обходится для людей энергетически дешевле, чем животная. Сельскохозяйственные площади при рациональном использовании и распределении продукции могли бы обеспечить растительной пищей примерно вдвое большее население Земли, чем существующее. Однако сельскохозяйственное производство нуждается в большой затрате труда и капиталовложениях. Особенно трудно обеспечить население вторичной продукцией. В рацион человека должно входить не менее 30 г белков в день. Имеющиеся на Земле ресурсы, включая продукцию животноводства и результаты промысла на суше и в океане, могут обеспечить ежегодно менее 50 % потребностей современного населения Земли.

Существующие ограничения, накладываемые масштабами вторичной продуктивности, усиливаются несовершенством социальных систем распределения. Большая часть населения Земли находится, таким образом, в состоянии хронического белкового голодания, а значительная часть людей страдает также и от общего недоедания.

Таким образом, увеличение биологической продуктивности экосистем и особенно вторичной продукции является одной из основных задач, стоящих перед человечеством.

9.4. Динамика экосистем

Любой биоценоз динамичен, в нем постоянно происходит изменение в состоянии и жизнедеятельности его членов и соотношении популяций. Все многообразные изменения, происходящие в любом сообществе, можно отнести к двум основным типам: циклические и поступательные.

9.4.1. Циклические изменения

Циклические изменения сообществ отражают суточную, сезонную и многолетнюю периодичность внешних условий и проявления эндогенных ритмов организмов.

Суточные преобразования в биоценозах обычно выражены тем сильнее, чем значительнее разница температур, влажности и других факторов среды днем и ночью. Так, в песчаных пустынях Средней Азии жизнь летом в полуденные часы замирает. Даже виды с дневной активностью прячутся от жары в норах, в тени саксаула либо на его ветвях (агамы, ящерики). Ночью пустыня оживает. Ночных и сумеречных животных здесь больше, чем дневных. Многие дневные виды летом переходят к ночному образу жизни (большинство змей, пауки, чернотелки). Активно действуют жуки-копрофаги, вылетают козодои, домовые сычи, кормятся тушканчики, гекконы, хищничают фаланги, скорпионы, лисицы, корсаки, змеи. Суточные ритмы прослеживаются в сообществах всех зон, от тропиков до тундр. Даже при непрерывном освещении летом в тундре отмечаются суточные ритмы в распускании цветков у растений, питании птиц, в лёте и распределении насекомых и т. п.

Сезонная изменчивость биоценозов выражается в изменении не только состояния и активности, но и количественного соотношения отдельных видов в зависимости от циклов их размножения, сезонных миграций, отмирания отдельных генераций в течение года и т. п. На определенное время года многие виды практически полностью выключаются из жизни сообщества, переходя в состояние глубокого покоя (оцепенения, спячки, диапаузы), переживая неблагоприятный период на стадии яиц и семян, перекочевывая или улета в другие биотопы или географические районы.

Сезонной изменчивости подвержена зачастую и ярусная структура биоценоза: отдельные ярусы растений могут полностью исчезать в соответствующие сезоны года, например, травянистый ярус, состоящий из однолетников.

Сезонные ритмы сообществ наиболее отчетливо выражены в климатических зонах и областях с контрастными условиями лета и зимы. В слабой форме они, однако, прослеживаются даже в тропических дождевых лесах, где длительность дня, температура и режим влажности очень мало меняются в течение года.

Многолетняя изменчивость – нормальное явление в жизни любого биоценоза. Она зависит от изменения по годам метеорологических условий (климатических флюктуации) или других внешних факторов, действующих на сообщество (например, степени разлива рек). Кроме того, многолетняя периодичность может быть связана с особенностями жизненного цикла растений-эдификаторов, с повторением массовых размножений животных или патогенных для растений микроорганизмов и т. д.

Примером могут служить изменения, происходящие на лугах лесостепной Барабы. Количество осадков, выпадающих в Барабинской лесостепи, резко колеблется по годам, и, как правило, ряд засушливых лет чередуется с многолетним периодом обилия осадков. Постепенное понижение уровня почвенно-грунтовых вод в засушливый период 1950–1955 гг. стимулировало проникновение вслед за ними корневых систем глубокоукореняющихся трав, таких, как колосняк мохнатый, кермек Гмелина и др. У этих видов отсутствовала реакция на иссушение почвы, но при дальнейшем повышении уровня грунтовых вод они пострадали в первую очередь из-за отмирания затопленных водой корневых окончаний. Засуха особенно сильно сказалась на мезофильных мелкоукореняющихся видах – овсянице красной, полевице тонкой, лапчатке гусиной и других, а также на гидрофитах – ситнике, вейнике и пр. Они или гибли, изреживались, или переходили в состояние покоя. Усиливавшееся в засуху засоление почв послужило причиной массовой гибели от солевого отравления овсяницы красной. Во влажные годы, когда промачивание почвы привело к ее опреснению в верхних слоях, этот вид появился вновь. Высокие температуры и усиление аэрации почвы способствовали развитию бактерий-нитрификаторов и накоплению нитратов. Это стимулировало массовое размножение в разнотравье осота полевого, одуванчика бессарабского и некоторых других азотлюбивых видов. Когда энергия нитрификации вслед за увеличением влажности почв снизилась, эти виды, не выдержав конкуренции со злаками, перешли в угнетенное состояние.

Изменения в фитоценозах были усилены при массовом размножении в 1953 г. нестадных саранчовых. Прямокрылые съели до 80–90 % массы мягколистных злаков: пырея, костра, типчака и др. У жестколистного колосняка, тростника и других они уничтожали всходы по мере их появления. В этот год бурно разрослось непоедаемое саранчовыми разнотравье, для которого была устранена конкуренция со стороны злаков.

Последствия размножения саранчовых сказались и на соотношении злаков в последующие два года. В засушливые годы муравьи *Lasius niger* и *Mutimica scabrinodis* заселили, кроме возвышенностей, высохшие низинные луга, где начали земляную строительную деятельность, которая повлияла и на условия произрастания растений.

Подобные многолетние изменения в составе ценозов имеют тенденцию повторяться вслед за периодическими локальными изменениями климата, которые связаны с изменением общей циркуляции атмосферы, обусловленной, в свою очередь, усилением и ослаблением солнечной активности. Вследствие многостепенной зависимости изменения в сообществах не прямо отражают ритмику космических процессов.

Примером обратимых изменений фитоценозов, связанных с особенностями жизненного цикла растений-эдификаторов, могут быть преобразования в буковом лесу. Взрослые буки с плотно сомкнутыми кронами создают такую густую тень, что в лесу практически отсутствуют подлесок и травяной покров, а сеянцы буков пребывают в угнетенном состоянии и погибают. Когда старые деревья достигают предельного возраста и падают, через появившиеся «окна» на почву проникает солнечный свет и трогаются в рост молодые буки. Некоторое время древостой характеризуется разновозрастностью, пока не выпадут все старые деревья и не выйдут в первый ярус подросшие молодые буки, после чего вновь устанавливается практически одноярусная структура фитоценоза. Весь цикл занимает около двух с половиной столетий.

9.4.2. Сукцессии и дигрессии

Поступательные изменения в сообществе приводят в конечном счете к смене этого сообщества другим, с иным набором господствующих видов. Причиной подобных смен могут быть внешние по отношению к ценозу факторы, длительное время действующие в одном направлении, например возрастающее в результате мелиорации иссушение болотных почв, увеличивающееся загрязнение водоемов, усиленный выпас скота, вытаптывание лесопарков населением городов и т. п. Возникающие при этом смены одного биоценоза другим называют *экзогенетическими*. Если при этом усиливающееся влияние фактора приводит к постепенному упрощению структуры сообществ, обеднению их состава, снижению продуктивности, то подобные смены называют *дигрессионными* или *дигрессиями*.

Так, пастбищные дигрессии на террасовых песках Нижнего Днепра развиваются следующим образом. При умеренном выпасе степь находится на стадии дерновинных злаков. Преобладают типчак, кипец, житняк, ковыль. При дальнейшей усиленной пастьбе

возникает стадия стержнекорневых двудольных с господством чаще всего молочая, а также двулетников и однолетников. Дерновинки злаков разбиваются копытами скота, а затем почти совершенно исчезают. На третьей стадии корневищных растений появляются злаки, характерные для сыпучих и слабозаросших песков: песчаный пырей, вейник, осока песчаная. На следующей стадии возникают голые пески с отдельными зарослями псаммофитов, характерных для предыдущего этапа. Таким образом, ковыльно-типчаковая степь сменяется сыпучими песками. Соответственно меняется и характер животного населения.

Эндогенетические смены возникают в результате процессов, происходящих внутри самого сообщества. Закономерный направленный процесс изменения сообществ в результате взаимодействия живых организмов между собой и окружающей их абиотической средой называют **сукцессией**.

Причины возникновения сукцессии. *Сукцессия* (от лат. *successio* – преемственность, наследование) – это процесс саморазвития сообществ. В основе сукцессии лежит неполнота биологического круговорота в данном ценозе. Каждый живой организм в результате жизнедеятельности меняет вокруг себя среду, изымая из нее часть веществ и насыщая ее продуктами метаболизма. При более или менее длительном существовании популяций они меняют свое окружение в неблагоприятную сторону и в результате оказываются вытесненными популяциями других видов, для которых вызванные преобразования среды оказываются экологически выгодными. Таким образом, в сообществе происходит смена господствующих видов. Длительное существование биоценоза возможно лишь в том случае, если изменения среды, вызванные деятельностью одних организмов, точно компенсируются деятельностью других, с противоположными экологическими требованиями.

В ходе сукцессии на основе конкурентных взаимодействий видов происходит постепенное формирование более устойчивых комбинаций, соответствующих конкретным абиотическим условиям среды. Примерами сукцессий могут быть смены видов при зарастании стоячих водоемов (рис. 153) или барханных песков в пустыне.

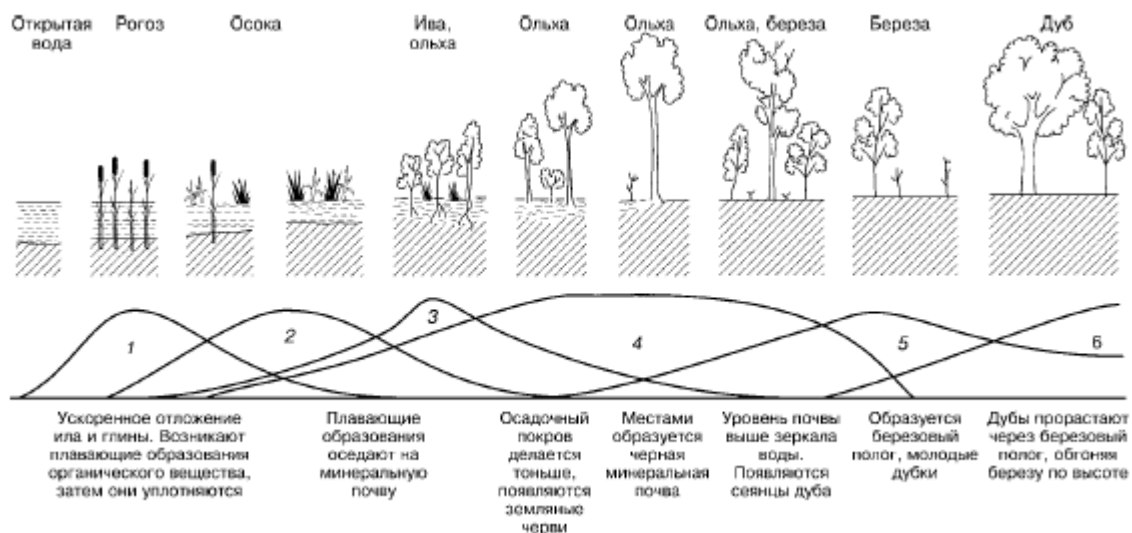


Рис. 153. Изменение экосистемы в ходе сукцессии при зарастании озера (по Д. Казенс, 1982): 1–6– смена доминирующих видов растений

Сыпучие барханные пески Каракумов и других районов Средней Азии сначала полностью лишены растительности и постоянного населения животных. Первым на них поселяется многолетний злак аристида, хорошо приспособленный к жизни в условиях постоянного переноса песка ветром. Корни у этого растения шнуровидные, и каждый заключен в чехол из сцементированных песчинок, что защищает корни от высыхания и механического повреждения, если они окажутся на поверхности. Побеги растут вертикально вверх и образуют дополнительные зоны кущения выше материнского, если песок засыпает растение. За счет аристиды уже могут существовать некоторые насекомые, и поэтому на барханы начинают забегать в поисках пищи ящерицы рода *Eremias*. На слегка скрепленных корнями аристиды песках получает возможность поселиться длиннокорневищная песчаная осока. Она успешно борется с песком, быстро прорастая сквозь его наносы и пронизывая песок ветвящимися корневищами на глубине 1–5 см. Покров разрежен, так как для обеспечения влагой одного растения нужна значительная площадь. На скрепленных злаками и осокой песках поселяются затем кустарники джугун и белый саксаул, а также другие травянистые растения, в основном эфемеры: злаки, крестоцветные, мотыльковые, бурачниковые и т. п. Вслед за растительностью появляются растительноядные млекопитающие: тонкопалый суслик, мохноногий тушканчик, полуденная песчанка. Увеличивается видовое разнообразие насекомых – кормовой базы ящериц: ушастой и песчаной круглоголовок, сетчатой ящурки, гекконов. Появляются птицы – саксаульная сойка, дрофа-красотка, затем змея и хищные млекопитающие. Закрепленные пески Средней Азии отличаются большим видовым богатством и

разнообразием жизненных форм растений и животных, так как водный режим их достаточно благоприятен: пески обладают способностью сгущать водяные пары в почве во влагу.

Последовательный ряд постепенно и закономерно сменяющих друг друга в сукцессии сообществ называется **сукцессионной серией**.

Сукцессии в природе чрезвычайно разномасштабны. Их можно наблюдать в пробирках с сennым настоем, где сменяют друг друга разные виды микроорганизмов и простейших (рис. 154), в лужах и прудах, в одной и той же порции листового опада в лесу, где происходят закономерные смены сапрофитов и сапрофагов, на стволах отмирающих деревьев, в пнях, на кротовинах, выбросах из нор сурков, зарастающих отмелях, выветривающихся скалах, на заброшенных пашнях, насыпях, на болотах, лугах, в лесах и т. д. Иерархичность в организации сообществ проявляется и в иерархичности сукцессионных процессов: более крупные преобразования биоценозов складываются из более мелких. Даже в стабильных экосистемах с хорошо отрегулированным круговоротом веществ постоянно осуществляется множество локальных сукцессионных смен, поддерживающих сложную внутреннюю структуру сообществ.

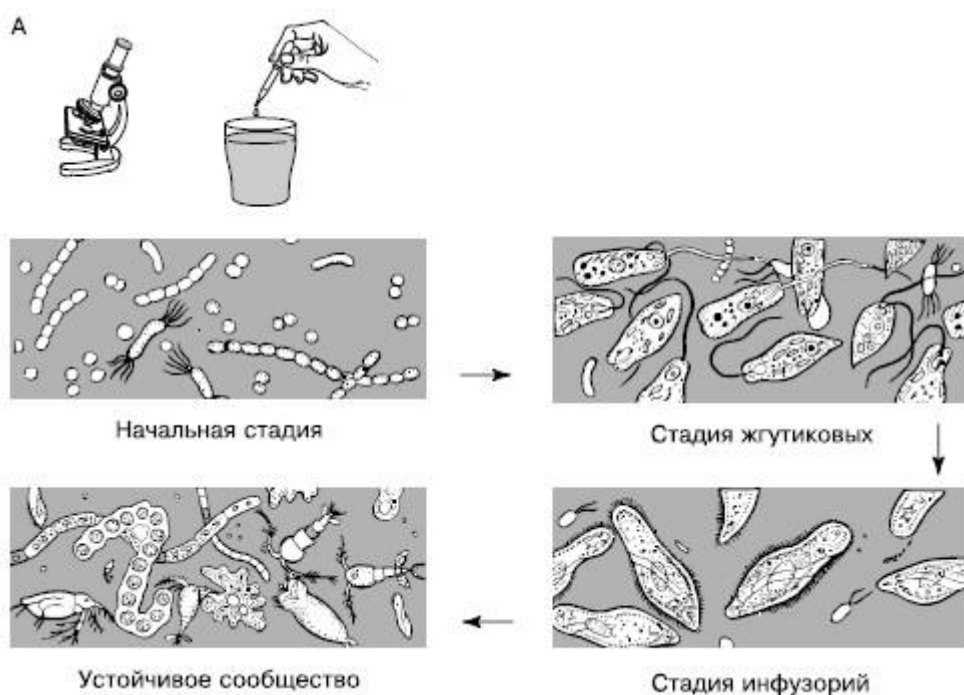
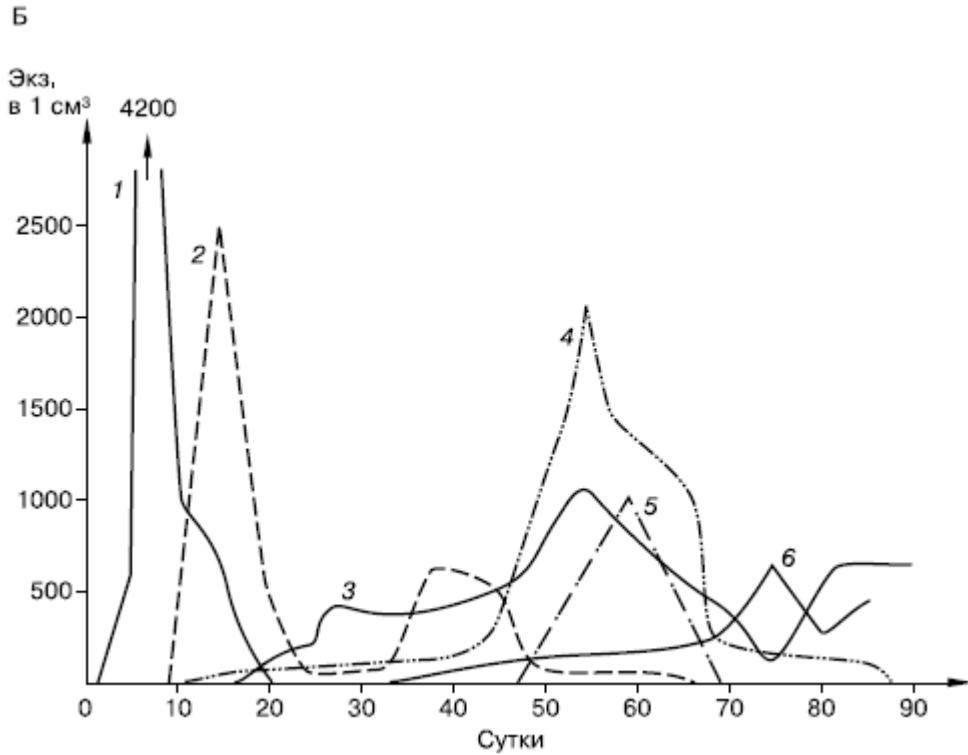


Рис. 154. Смена простейших в сennом настое (по Р. Дажо, 1975):

А – общая схема;

Б – конкретная серия:

1 – жгутиковые; 2 – инфузории кольноды; 3 – нарамении; 4 – брюхо-ресничные инфузории; 5 – амебы; 6 – сувойки



Типы сукцессионных смен. Выделяют два основных типа сукцессионных смен: 1) с участием как автотрофного, так и гетеротрофного населения и 2) с участием лишь гетеротрофов. Сукцессии второго типа совершаются только в таких условиях, где создается предварительный запас или постоянное поступление органических соединений, за счет которых существует сообщество: в сильно загрязненных органическими веществами водоемах, в скоплениях разлагающейся растительной массы, в кучках или буртах навоза, компостах, в пещерах с гуано летучих мышей и т. п. (рис. 155).

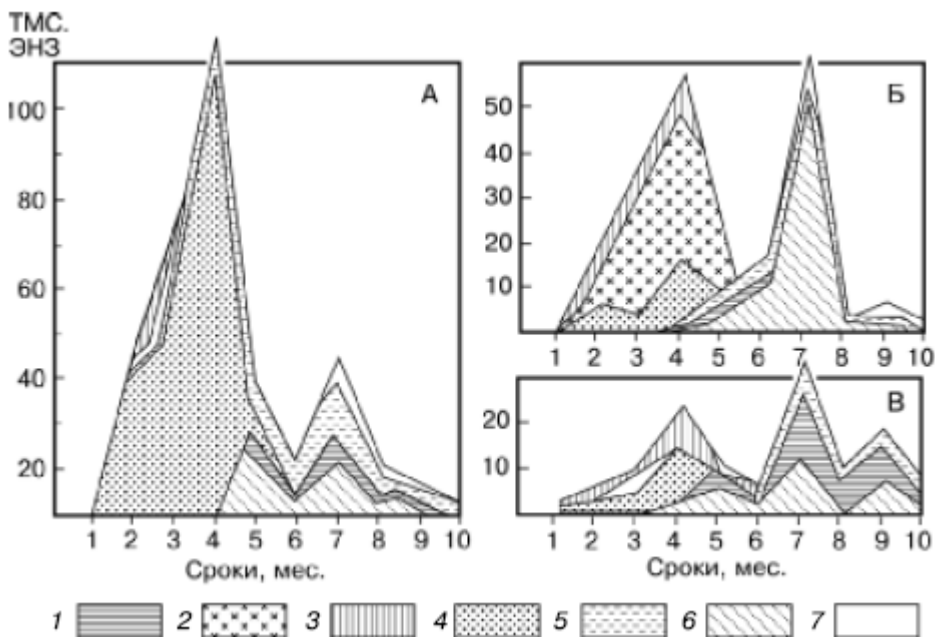


Рис. 155. Изменение численности разных групп микроартропод в ходе сукцессии при разложении растительных остатков клевера (А), картофельной ботвы (Б), ячменя (В) в пересчете на 100 г сухого органического вещества (по Н. М. Черновой, 1977): 1 – панцирные клещи; 2 – клещи-аноетиды; 3 – гипопусы аноетид; 4 – тироглифоидные клещи; 5 – их гипопусы; 6 – коллемболы; 7 – прочие группы

Сукцессии со сменой растительности могут быть первичными и вторичными.

Первичные сукцессии начинаются на лишенных жизни местах – на скалах, обрывах, наносах рек, сыпучих песках и т. п. При заселении таких участков живые организмы необратимо меняют местообитание и сменяют друг друга. Основная роль принадлежит накоплению отмерших растительных остатков или продуктов разложения, что зависит как от характера растительности, так и от комплекса разрушителей мертвой растительной массы – животных, грибов и микроорганизмов. Постепенно формируется почвенный профиль, изменяется гидрологический режим участка, его микроклимат. Такие сукцессии в геоботанике называют *экогенетическими*, так как они ведут к преобразованию самого местообитания.

В первичных сукцессиях, протекающих на скалах в лесах Урала, различают четыре этапа.

1. Поселение эндолитических и накипных лишайников, которые сплошь покрывают каменистую поверхность. Накипные лишайники несут своеобразную микрофлору и содержат богатую фауну простейших, коловраток и нематод. Мелкие клещи-сапрофаги и первичнобескрылые насекомые обнаруживаются сначала только в трещинах. Активность всего населения прерывиста, в основном после смачивания скал дождем или туманом.

2. Преобладание листоватых лишайников, постепенно образующих сплошной ковер. Под круговинками лишайников *Parmelia* в результате действия выделяемых ими кислот и механического сокращения слоевищ при высыхании образуются выщербленности, идет отмирание слоевищ и накопление детрита. Под лишайниками в большом количестве обитают мелкие членистоногие: коллемболы, панцирные клещи, сеноеды, личинки комаров-толкунчиков и другие, образуется микрогоризонт, состоящий из их экскрементов.

3. Поселения литофильных мхов *Hedwigia ciliata* и *Pleurozium schreberi*. Они погребают лишайники и подлишайниковые пленочные почвы. Ризоиды мхов прикрепляются не к камню, а к мелкозему, мощность которого достигает уже 3 см. Под мхами колебания температуры и влажности уже в несколько раз меньше, чем под

лишайниками. Усиливается деятельность микроорганизмов, и увеличивается разнообразие групп животных.

4. Появление гипновых мхов и сосудистых растений. В разложении растительных остатков и формировании почвенного профиля постепенно уменьшается роль мелких членистоногих и растет участие более крупных беспозвоночных-сапрофагов: энхитреид, дождевых червей, личинок насекомых.

Вторичные сукцессии представляют собой восстановительные смены. Они начинаются в том случае, если в уже сложившихся сообществах частично нарушены установившиеся взаимосвязи организмов, например удалена растительность одного или нескольких ярусов (в результате вырубki, пожара, вспашки и т. д.). Смены, ведущие к восстановлению прежнего состава ценоза, получили в геоботанике название *демутационных*. Примером может служить демутация залежей в Абаканских степях, происходящая в четыре основных этапа: 1) преобладание однолетних сорняков – на 1-2-й год после вспашки; 2) господство «крупного бурьяна», преимущественно разных полыней – на 3-4-й год; 3) вытеснение их корневищными злаками (пыреем и др.) и появление большого количества бобовых – начиная с 5-го года; 4) установление господства степных дерновинных злаков с появлением ковыля – на 11-12-й год после вспашки.

Восстановительные смены совершаются быстрее и легче, чем экогенетические, так как в нарушенном местообитании сохраняются почвенный профиль, семена, зачатки и часть прежнего населения и прежних связей. Демутации не являются повторением какого-либо этапа первичных сукцессии.

Частными вариантами сукцессии являются смены, которые по продолжительности точно совпадают с каким-либо сезоном, а на следующий год начинаются сначала. Эти **«сезонные» сукцессии** выглядят как обычная фенологическая смена форм, но природа их иная. Например, в планктоне северных морей весной массовое размножение водорослей сменяется волной размножения рачков-калянусов, затем в большом количестве появляются гребневики, а после них – некоторые виды рыб. Эти смены происходят как постепенное развертывание в течение короткого северного лета единой гигантской трофической цепи организмов, так как каждая последующая группа питается за счет предыдущей. Если же в силу неблагоприятной ситуации не возникает, например, весной массовое размножение фитопланктона, то и все последующие группы будут угнетены, несмотря на благоприятные сочетания любых прочих факторов в период обычного появления группы.

Своеобразный вариант смен представляют **поточные**, или **конвейерные, сукцессии**. Они развиваются в подвижной среде: реках, потоках, круговоротах водных

масс в океанах. Планктонные сообщества, увлекаемые водой, на разных стадиях развития оказываются в разных географических точках, а в одном и том же регионе постоянны по составу. Такой же конвейерный тип преобразований наблюдается, например, в лесной подстилке (рис. 156). В разных ее подгоризонтах: верхнем рыхлом слое опада, среднем спрессованном «ферментативном» подгоризонте и нижнем, полностью переработанном муллевом слое – существует постоянная значительная разница в многочисленном микронаселении. Но в каждой конкретной порции опада, поступающего сверху, происходит сукцессионная смена микроорганизмов, простейших, нематод и мелких членистоногих, обеспечивающая все более глубокое разложение растительных остатков. Опад вместе со всем населением постепенно занимает все более глубокое положение, захораниваясь под новыми поступлениями, а общая стратификация подстилки выглядит неизменной.

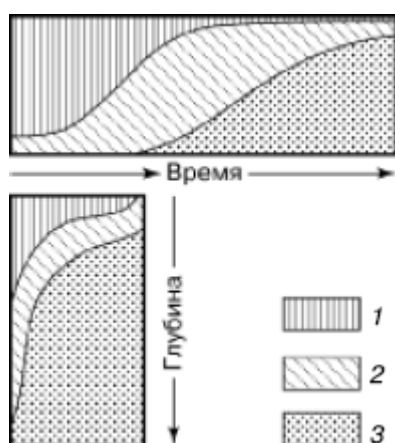


Рис. 156. Аналогии в сменах жизненных форм мелких членистоногих в изолированном опаде (вверху) и верхних слоях почвенного профиля (внизу) (по Н. М. Черновой, 1977):

- 1– поверхностные формы микроартропод;
- 2– полупочвенные микроартроподы;
- 3– почвенные формы

Процесс сукцессии. Процесс сукцессии, по Ф. Клементсу, состоит из нескольких этапов: 1) возникновения незанятого жизнью участка; 2) миграции на него различных организмов или их зачатков; 3) приживания их на данном участке; 4) конкуренции их между собой и вытеснения отдельных видов; 5) преобразования живыми организмами местообитания, постепенной стабилизации условий и отношений.

В настоящее время практически вся доступная жизни поверхность суши занята различными сообществами, и поэтому возникновение свободных от живых существ

участков имеет локальный характер. Это или места, освободившиеся в результате отодвигания ледников, отступления уреза воды в водоемах, обвалов, эрозии и т. п., или возникшие в результате деятельности человека, например выноса наверх больших масс глубинных пород при разработке полезных ископаемых.

Занос спор, семян растений, проникновение животных на освободившийся участок имеют большей частью случайный характер и зависят от того, какие виды есть в окружающих биотопах. Из числа видов, попавших в новое местообитание, приживаются лишь те, экологическая валентность которых соответствует данному комплексу абиотических условий. Прижившиеся виды постепенно занимают весь новый биотоп, вступая в конкуренцию друг с другом. В результате происходит перестройка видового состава и количественных соотношений разных форм. Параллельно идет процесс преобразования самого местообитания под влиянием развивающегося сообщества. Процесс завершается формированием более или менее стабильной системы с уравновешенным типом биологического круговорота.

Сукцессии любого масштаба и ранга характеризуются целым рядом общих закономерностей, многие из которых чрезвычайно важны для практической деятельности человека.

В любой сукцессионной серии *темпы происходящих изменений постепенно замедляются*. Конечным итогом является формирование относительно устойчивой стадии – *климаксового сообщества*, или *климакса*. Начальные, *пионерные* группировки видов отличаются наибольшей динамичностью и неустойчивостью. Климаксовые же экосистемы способны к длительному самоподдерживанию в соответствующем диапазоне условий, так как приобретают такие черты организации биоценозов, которые позволяют поддерживать сбалансированный круговорот веществ.

В ходе сукцессии постепенно нарастает видовое многообразие. Это ведет к усложнению связей внутри ценоза, разветвлению цепей питания и усложнению трофической сети, умножению симбиотических отношений, усилению регуляторных возможностей внутри системы. Тем самым уменьшается вероятность слишком сильного размножения отдельных видов и снижается степень доминирования наиболее массовых форм.

Чрезвычайное увеличение численности отдельных видов возможно чаще всего на начальных этапах развития сукцессионных серий, когда еще в недостаточной мере сложилась система взаимного регулирования. В *незрелых сообществах*, т. е. находящихся в начале сукцессионных рядов, преобладают мелкоразмерные виды с короткими жизненными циклами и высоким потенциалом размножения, специализированные на

быстром захвате освобожденного пространства. Они обычно обладают широкими расселительными возможностями, позволяющими им первыми проникать на незанятые участки, но малоспособны к конкуренции и длительному удержанию за собой пространства.

Постепенно в развивающихся сообществах появляются и закрепляются более крупные формы с длительными и сложными циклами развития. Нарастание экологического разнообразия ведет к более четкому распределению групп организмов по экологическим нишам. В растительном покрове становится сильнее выражена ярусность и мозаичность, создающие основу пространственной структуры наземных экосистем. Усиливается зависимость успешного существования одних видов от биохимических выделений, роста или поведения других: преобладание конкурентных взаимоотношений сменяется преобладанием мутуалистических и трофических зависимостей.

В результате сообщества приобретают известную степень автономности и независимости от окружающих условий, не подчиняя свою жизнь флюктуациям внешней среды, а вырабатывая собственные эндогенные ритмы.

Не меньшие преобразования происходят и в энергетическом балансе системы (рис. 157). С энергетических позиций сукцессия – такое неустойчивое состояние сообщества, которое характеризуется неравенством двух показателей: общей продуктивности и энергетических трат всей системы на поддержание обмена веществ.

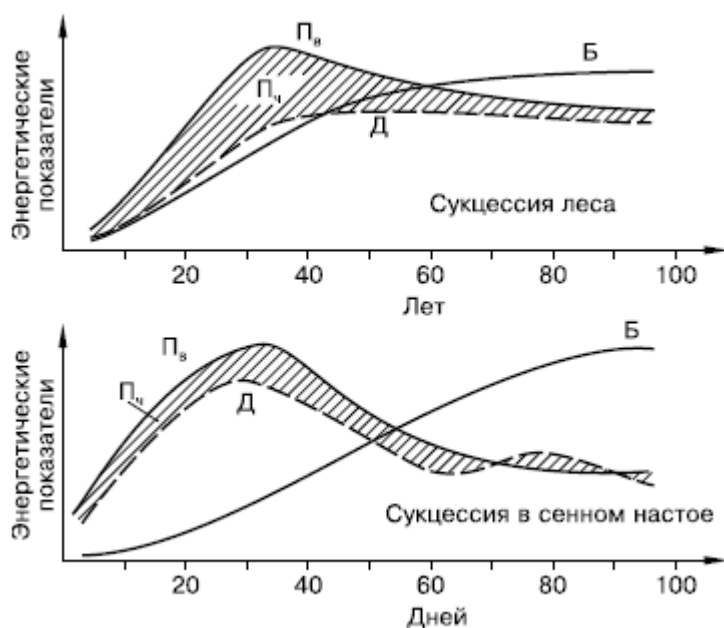


Рис. 157. Изменение энергетических показателей сообществ при развитии соснового леса (вверху) и лабораторной культуры простейших в сенном настое (внизу) (по Ю. Одуму, 1975):

P_v – продукция валовая; D – траты на дыхание; P_c – продукция чистая (заштриховано); B – биомасса

В ходе сукцессии общая биомасса сообщества сначала возрастает, но затем темпы этого прироста снижаются, и на стадии климакса биомасса системы стабилизируется. Это происходит потому, что на первых этапах сукцессии, когда видовой состав сообществ еще беден и пищевые цепи коротки, не вся часть прироста растительной массы потребляется гетеротрофами. Таким образом, относительно высока *чистая продукция сообщества*, которая идет на увеличение его биомассы. Накапливаются как общая масса живых организмов, так и запасы мертвого, неразложившегося органического вещества. В зрелых, устойчивых экосистемах практически весь годовой прирост растительности поступает и расходуется в цепях питания гетеротрофами, поэтому чистая продукция биоценоза, его «урожай», приближается к нулю.

Биогенные элементы растения сначала черпают из запасов почвы, но постепенно, по мере истощения этих запасов и накопления в системе мертвого органического вещества, разложение его становится основным источником минерального питания растений, и круговороты биогенных веществ из открытых превращаются в закрытые.

Неравенство трат энергии на образование первичной продукции и суммарный метаболизм (дыхание) сообщества проявляется в тех сукцессиях, в которых участвуют только гетеротрофные организмы. В этом частном случае первичная продукция равна нулю, и если приток мертвого органического вещества, за счет которого существует сообщество, не восполняет запасы в системе, то сообщество вскоре истощает свою энергетическую базу.

С удлинением цепей питания увеличивается эффективность использования поступающей энергии, иначе – КПД всей системы, так как одна и та же порция энергии идет на поддержание большого количества биомассы. Знание этих закономерностей имеет большое значение в практической деятельности человека.

Изымая избыток чистой продукции из биоценозов, находящихся в начале сукцессионных рядов, мы задерживаем сукцессию, но не подрываем основу существования сообщества. Вмешательство же в стабильные, климаксовые системы, с большой полнотой расходующие энергию на «свои» нужды, неминуемо вызывает нарушения сложившегося равновесия. Пока нарушения не превышают самовосстановительной способности ценоза, возникающие демулационные смены могут вернуть его к исходному состоянию. Этим пользуются, например, при рациональном планировании рубок леса. Но если сила и частота воздействия выходят за рамки этих

возможностей, то первоначально устойчивое, богатое видами сообщество постепенно деградирует, сменяясь производными с малой способностью к самовозобновлению.

Вырубка леса на локальных участках с оставлением части территории под коренными типами лесной растительности вызывает ускоренные сукцессии, исходные фитоценозы восстанавливаются за относительно короткий срок – немногие десятилетия. Сплошные же рубки на больших площадях, особенно если используется мощная корчевальная техника, полностью разрушают не только лесное сообщество, но и весь почвенный покров, эволюция которого шла тысячелетия. В этом случае сукцессии приводят к иным, упрощенным типам сообществ, и на месте лесов возникают пустоши, болота или другие малопродуктивные экосистемы.

Таким образом, сообщество не может одновременно сочетать два противоположных свойства: быть высокостабильным и давать большой запас чистой продукции, который можно было бы изымать без вреда для самого ценоза.

Сукцессии, протекающие при разложении органического вещества в почве, лежат в основе биологического круговорота. Это естественные регуляторные процессы, восстанавливающие нормальное состояние нарушенных почв. Такие проблемы века, как подрыв естественного плодородия в результате нарушения процессов образования гумуса, загрязнение среды ядохимикатами и органическими отходами, эрозия, «утомление почв» и другие отрицательные явления, возникли вследствие ослабления регуляторных возможностей почв.

Стабильность экосистем, надежность протекания биологического круговорота веществ основаны на видовом разнообразии и полноте сукцессий.

9.5. Агроэкосистемы

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

1. В них резко снижено разнообразие организмов. На полях обычно культивируют один или немного видов растений, в связи с чем резко обедняется и животное население, и состав микроорганизмов в биоценозе. Выпас животных также сильно упрощает видовую структуру пастбищных сообществ. Культурные пастбища с подсевом трав приближаются по этому показателю к полям сельскохозяйственных растений. Видовое разнообразие разводимых человеком животных ничтожно мало по сравнению с природным.

2. Виды, культивируемые человеком, поддерживаются искусственным отбором в состоянии, далеком от первоначального, и не могут выдерживать борьбу за существование с дикими видами без поддержки человека.

3. Агрэкосистемы получают дополнительный поток энергии, кроме солнечной, благодаря деятельности людей, животных и механизмов, обеспечивающих необходимые условия роста культивируемых видов. Чистая первичная продукция (урожай) удаляется из экосистемы и не поступает в цепи питания. Частичное использование ее вредителями представляет нежелательное явление и всячески пресекается деятельностью человека.

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

Несмотря на значительную упрощенность агроэкосистем, в них все же сохраняется множество биоценологических связей, в конечном счете влияющих на судьбу урожая (рис. 158). Сопоставление сведений о фауне и флоре пшеничных полей показывает гигантскую сложность даже предельно простого агроценоза, здесь сохраняется более тысячи видов.

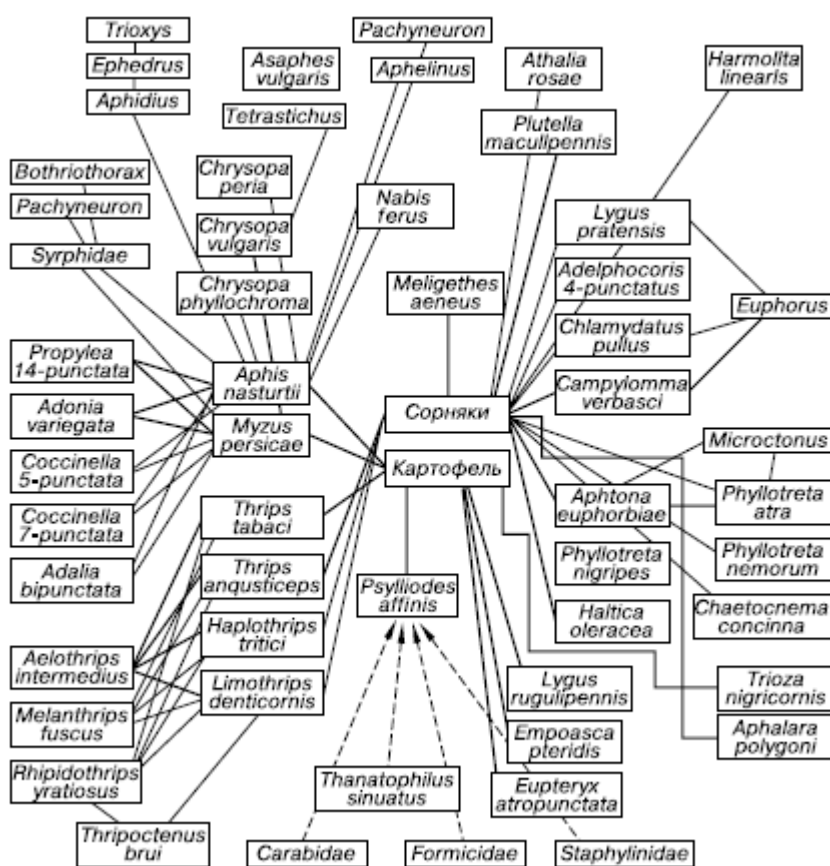


Рис. 158. Биоценотические связи на картофельном поле (по В. Тишлеру, 1971): сплошные линии – виды, обитающие на растениях; пунктирные – виды, обитающие на поверхности почвы; утолщенные линии – доминирующие виды

История формирования ценологических группировок, связанных с основными сельскохозяйственными культурами, насчитывает немногие сотни лет. Буквально на глазах человека формируются сообщества, приспособленные к жесткому прессу агротехнических режимов, с широким размахом колебательных циклов в жизни популяций, с четко отобранным кругом доминантов. Наглядно проявляются эволюционные сдвиги в экологических характеристиках и адаптивных показателях разных видов.

Условия, которым в идеале должны соответствовать поля сельскохозяйственных культур, – быть высокопродуктивными и вместе с тем стабильными – с экологической точки зрения несовместимы. В природных экосистемах первичная продукция растений потребляется в многочисленных цепях питания и вновь возвращается в виде минеральных солей и углекислого газа в систему биологического круговорота. Ограждая урожай от его природных потребителей, отчуждая его и заменяя естественный опад органическими и минеральными удобрениями, мы обрываем множество цепей питания и дисбалансируем сообщество. По существу, все усилия по созданию высокой чистой продукции отдельных культур в пользу человека есть борьба «против природы», которая требует большой затраты труда и материальных средств.

Вместе с тем агроценозы выступают гигантской лабораторией, где человек учится, используя отдельные звенья системы, управлять продукционным процессом и круговоротом веществ, регулировать численность популяций. Тщательное изучение таких относительно упрощенных систем, как агроценозы, вносит серьезный вклад в развитие общей биоценологии. В обедненных сообществах более резко вырисовываются те законы, которые лежат в основе объединения живых существ в надорганизменные системы. Богатый арсенал агротехнических средств, имеющийся на вооружении современного сельского хозяйства, позволяет экспериментально и в широких масштабах проверять различные пути воздействия на сообщества, оценивать степень их устойчивости и прочность связей в отдельных звеньях.

Все искусственно создаваемые в сельскохозяйственной практике экосистемы полей, садов, пастбищных лугов, огородов, теплиц и других агроценозов представляют собой системы, специально поддерживаемые человеком на начальных стадиях сукцессионных преобразований. В агроценозах используется именно свойство пионерных

сообществ производить высокую чистую продукцию. Но такие сообщества и в природе неустойчивы, не способны к самовозобновлению и саморегулированию, подвержены угрозе гибели от массового размножения вредителей или болезней (рис. 159). Они требуют неустанной деятельности по их поддержанию со стороны человека.

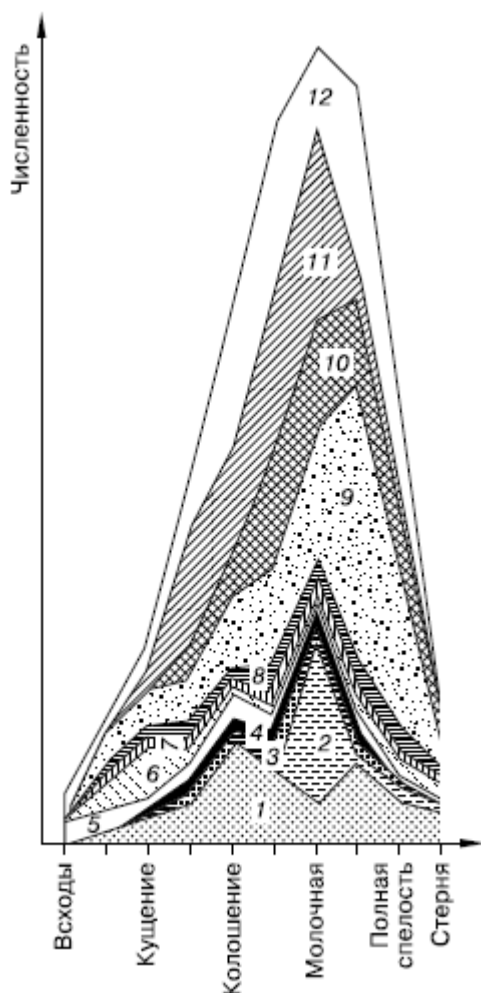


Рис. 159. Динамика численности насекомых в стеблестое овса (по Н. И. Куликову, 1985): 1– цикадки; 2 – их личинки; 3 – хлебный клопик; 4 – клопы-лигулы; 5 – хлебная полосатая блошка; 6 – жуки-блестянки; 7 – божьи коровки; 8 – паразитические перепончатокрылые; 9 – шведская муха; 10 – злаковые трипсы; 11 – злаковые тли; 12 – общая численность

Сельскохозяйственное освоение территорий часто приводит к разрушению созданных природой механизмов регуляции численности отдельных видов и резким изменениям в уровне их обилия.

В агроценозах чаще всего происходят «экологические взрывы», как назвал Ч. Элтон чрезмерное увеличение численности отдельных видов. Последствия этих «взрывов» могут быть весьма существенными для сельского и лесного хозяйства. Так,

распространение патогенного грибка фитофторы из Европы в Ирландию в прошлом столетии погубило весь урожай картофеля, вызвав сильный голод. Во Франции более 1 млн га виноградников пришлось уничтожить в результате размножения корневой тли – филлоксеры.

Искусственная регуляция численности вредителей – по большей части необходимое условие поддержания агроэкосистем. Это связано прежде всего с необходимостью подавления видов, вышедших из-под контроля естественных регуляторных механизмов. В ряде случаев даже полное сохранение естественной регуляции численности вида не удовлетворяет экономическим требованиям. Например, стабилизация численности яблонной плодовой тли на уровне, при котором погибает большая часть урожая, с позиций естественного отбора не угрожает существованию яблони как вида. С хозяйственной же точки зрения необходимо резкое понижение уровня, на котором должна находиться численность плодовой тли в садах. Поэтому в сельскохозяйственной практике применяют мощные средства подавления численности нежелательных видов: ядохимикаты, гербициды и т. д. Экологические последствия этих действий приводят, однако, к ряду нежелательных эффектов, кроме тех, для которых они применяются.

Подавление численности вредителей химическими средствами, кроме загрязнения среды и включения ядов в цепи питания, часто вызывает так называемый «бумеранг-эффект»: вслед за подавлением численности вредителя вскоре возникает новая, еще более мощная его вспышка. Обычно применение ядохимикатов тотального действия сильнее влияет на естественных врагов вредителя, чем на его собственные популяции. В результате следующие поколения полностью освобождаются из-под пресса паразитов и хищников и осуществляется их массовое размножение. Таким образом, недоучет биоценологических механизмов регуляции численности на полях сельскохозяйственных культур также не в экономических интересах человека. В трехзвенной цепи: культурное растение – вредитель – паразит повышение чистой продукции растений может быть достигнуто как подавлением второго звена, так и усилением третьего. Именно этот подход используется в разработке биологических методов борьбы с вредителями.

В отношении к сообществам, складывающимся в агроэкосистемах, в связи с общим развитием экологических знаний постепенно меняются акценты. На смену представлениям об обрывочности, осколочности ценологических связей и предельной упрощенности агроценозов возникает понимание их сложной системной организации, где человек существенно влияет лишь на отдельные звенья, а вся система продолжает развиваться по естественным, природным законам (рис. 160).

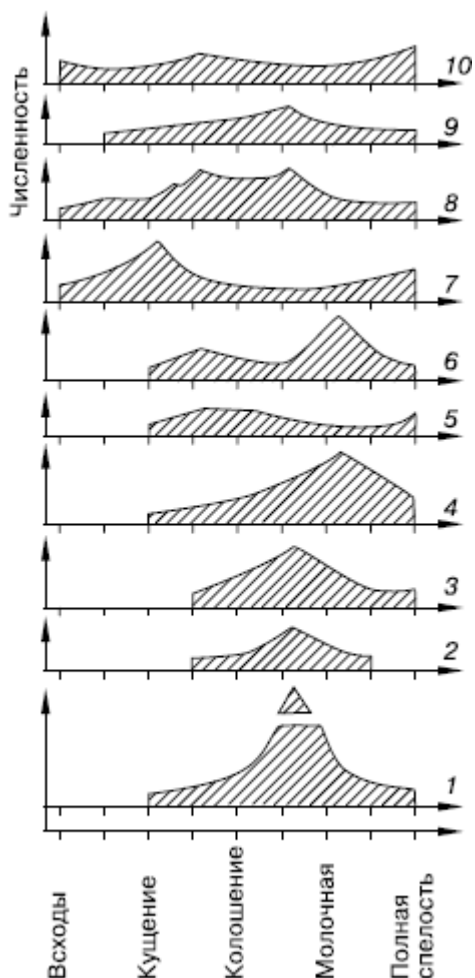


Рис. 160. Фазовая приуроченность насекомых-вредителей на посевах озимой пшеницы (по Н. И. Куликову, 1985):

1 – злаковые тли; 2 – цикадка шеститочечная; 3 – цикадка полосатая; 4 – клопы-лигусы; 5 – хлебный клопик, 6 – злаковые трипсы; 7 – хлебная полосатая блошка; 8 – ростковая муха; 9 – яровая муха; 10 – шведская муха

Современные представления плодотворны и в теоретическом, и в практическом плане. Они стимулируют поиск внутренних регуляторных резервов агроценозов, использование которых позволяет не допускать массового размножения вредителей и негативных последствий химической борьбы с ними. В создании оптимальной структуры культурных фитоценозов также кроются новые возможности увеличения пределов первичной продукции. Изучение основных законов организации и пределов стабильности агроценозов дает теоретической экологии уникальный материал.

С экологических позиций крайне опасно упрощать природное окружение человека, превращая весь ландшафт в агрохозяйственный. Основная стратегия по созданию высокопродуктивного и устойчивого ландшафта должна заключаться в сохранении и

умножении его многообразия. «Если дикая природа отстывает, – писал Ч. Элтон, – мы должны научиться передавать часть ее стойкости и богатства ландшафтам тех земель, с которых мы снимаем наши урожаи». Наряду с поддержанием высокопродуктивных полей следует особенно заботиться о сохранении как можно более многообразных заповедных, не подвергающихся усиленному антропогенному воздействию участков разного масштаба, с богатым видовым разнообразием, которые могли бы быть источником видов для восстанавливающихся в сукцессионных рядах сообществ. Эксплуатация ценных для человека природных систем не должна превышать их способности к самовосстановлению. Аграрный ландшафт должен быть разнообразным, с лесными полосами вокруг полей, живыми изгородями и перелесками.

Идея плановой реконструкции сельскохозяйственных ландшафтов родилась в нашей стране и связана с именами В. В. Докучаева и А. И. Воейкова. В настоящее время эти идеи приобретают особый экологический смысл, так как входят составной частью в общую стратегию охраны природы, окружающей человека.

Глава 10. Биосфера

10.1. Понятие о биосфере

Идея о влиянии жизни на природные процессы на огромных пространствах Земли была впервые научно обоснована на рубеже XIX и XX столетий в трудах В. В. Докучаева, который указал на зависимость типа почвообразования не только от климата, но и от совокупного влияния растительности и животных. Термин «биосфера» использовал в 1875 г. австрийский геолог Э. Зюсс для обозначения оболочки Земли, населенной живыми организмами.

В 20-х годах прошедшего века в трудах В. И. Вернадского было разработано представление о биосфере как глобальной единой системе Земли, где весь основной ход геохимических и энергетических превращений определяется жизнью. Идеи В. И. Вернадского намного опередили состояние современной ему науки и в должной мере были оценены лишь во второй половине века, после возникновения концепции экосистем. Большинство процессов, меняющих в течение геологического времени лик нашей планеты, рассматривали ранее как чисто физические, химические или физико-химические явления (размыв, растворение, осаждение, гидролиз и т. п.). В. И. Вернадский впервые создал учение о геологической роли живых организмов, показав, что деятельность живых существ является главным фактором преобразования земной коры.

Биосферой В. И. Вернадский назвал ту область нашей планеты, в которой существует или когда-либо существовала жизнь и которая постоянно подвергается или подвергалась воздействию живых организмов.

Участие каждого отдельного организма в геологической истории Земли ничтожно мало. Однако живых существ на Земле бесконечно много, они обладают высоким потенциалом размножения, активно взаимодействуют со средой обитания и в конечном счете представляют в своей совокупности особый, глобальных масштабов фактор, преобразующий верхние оболочки Земли.

Значение организмов обусловлено их большим разнообразием, повсеместным распространением, длительностью существования в истории Земли, избирательным характером биохимической деятельности и исключительно высокой химической активностью по сравнению с другими компонентами природы.

Всю совокупность организмов на планете В. И. Вернадский назвал **живым веществом**, рассматривая в качестве его основных характеристик суммарную массу, химический состав и энергию.

Косное вещество, по В. И. Вернадскому, – это совокупность тех веществ в биосфере, в образовании которых живые организмы не участвуют.

Биогенное вещество создается и перерабатывается жизнью, совокупностями живых организмов. Это источник чрезвычайно мощной потенциальной энергии (каменный уголь, битумы, известняки, нефть). После образования биогенного вещества живые организмы в нем малодейтельны.

Особой категорией является **биокосное вещество**. В. И. Вернадский писал, что оно «создается в биосфере одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя системы динамического равновесия тех и других». Организмы в биокосном веществе играют ведущую роль. Биокосное вещество планеты – это почвы, кора выветривания, все природные воды, свойства которых зависят от деятельности на Земле живого вещества.

Биосфера, таким образом, – это та область Земли, которая охвачена влиянием живого вещества. С современных позиций биосферу рассматривают как наиболее крупную экосистему планеты, поддерживающую глобальный круговорот веществ.

Современная жизнь распространена в верхней части земной коры (литосфере), в нижних слоях воздушной оболочки Земли (атмосферы) и в водной оболочке Земли (гидросфере).

В глубь Земли живые организмы проникают на небольшое расстояние. В литосфере жизнь ограничивает прежде всего температура горных пород и подземных вод,

которая постепенно возрастает с глубиной и на уровне 1,5-15 км уже превышает 100 °С. В нефтяных месторождениях на глубине 2–2,5 км бактерии регистрируются в значительном количестве. В океане жизнь распространена на всех глубинах и встречается даже на дне океанических впадин в 10–11 км от поверхности, так как температура там около 0 °С. Однако, по В. И. Вернадскому, нижнюю границу биосферы следует проводить еще глубже. Постепенно накапливающиеся в океане гигантские толщи осадочных пород, происхождение которых связано с деятельностью живых существ, – это тоже части биосферы (рис. 161). В соответствии с динамическими процессами в земной коре осадочные породы постепенно вовлекаются в глубь ее, метаморфизируясь под действием высоких температуры и давления. Метаморфические породы земной коры, происходящие из осадочных, в конечном счете также производные жизни.

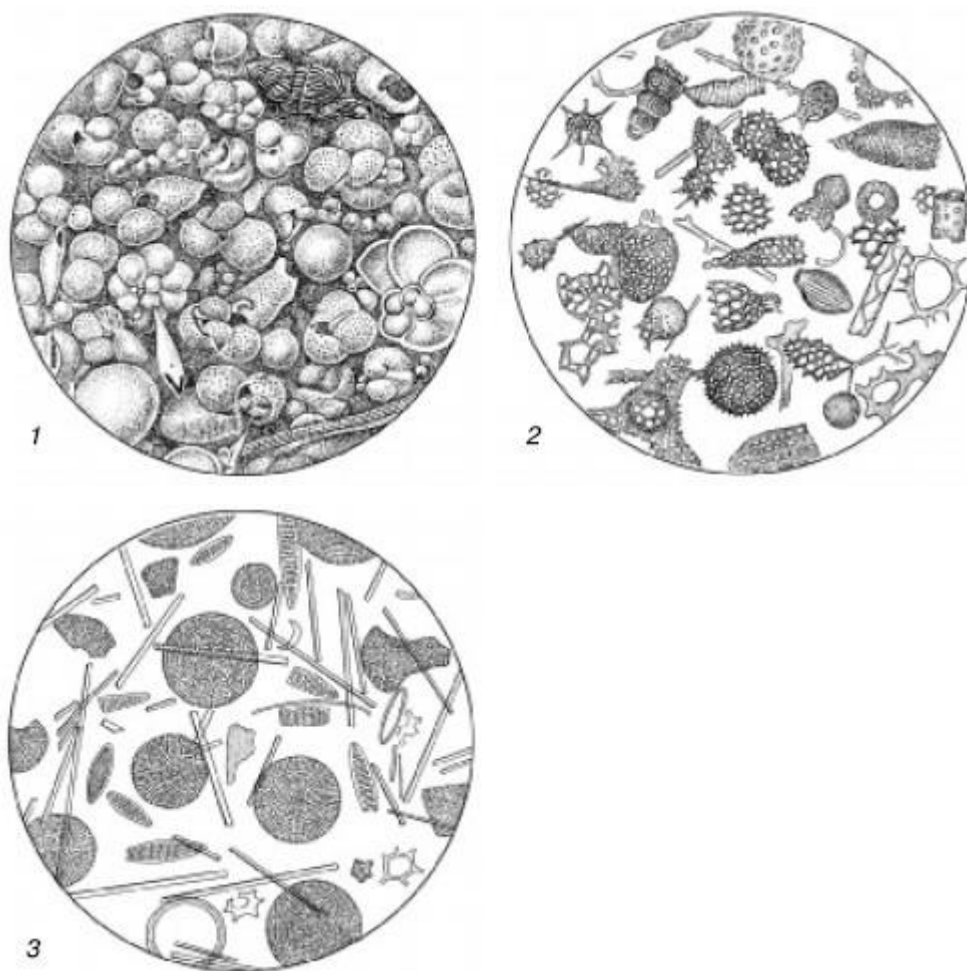


Рис. 161. Органогенные илы дна океана (по С. А. Зернову, 1949): 1–глобигериоидный и 2 – радиоляриевый илы из Индийского океана; 3 – диатомовый ил с места вблизи края антарктического льда

Верхняя граница жизни в атмосфере определяется нарастанием с высотой ультрафиолетовой радиации. На высоте 25–27 км большую часть ультрафиолетового излучения Солнца поглощает находящийся здесь тонкий слой озона – озоновый экран. Все живое, поднимающееся выше защитного слоя озона, погибает. Атмосфера же над поверхностью Земли насыщена многообразными живыми организмами, передвигающимися в воздухе активным или пассивным способом. Споры бактерий и грибов обнаруживают до высоты 20–22 км, но основная часть аэропланктона сосредоточена в слое до 1–1,5 км. В горах граница распространения наземной жизни около 6 км над уровнем моря.

10.1.1. Распределение жизни в биосфере

На поверхности Земли в настоящее время полностью лишены живых существ лишь области обширных оледенений и кратеры действующих вулканов. В. И. Вернадский указывал на «всюдность» жизни в биосфере. Об этом свидетельствует история нашей планеты. Жизнь появилась локально в водоемах и затем распространялась все шире и шире, заняв все материки. Постепенно она захватила всю биосферу, и захват этот, по мнению В. И. Вернадского, еще не закончился. Об этих потенциальных возможностях свидетельствуют масштабы приспособляемости живых организмов.

Крайние пределы температур, которые выносят некоторые формы жизни (в латентном состоянии), – от практически абсолютного нуля до +180 °С. Давление, при котором существует жизнь, – от долей атмосферы на большой высоте до тысячи и более атмосфер на больших глубинах. Для ряда бактерий верхние критические точки давления лежат в области $12 \cdot 10^8$ Па (12 тыс. атм). С другой стороны, семена и споры растений, мелкие животные в анабиозе сохраняют жизнеспособность в полном вакууме.

Живые организмы могут существовать в широком диапазоне химических условий среды. Первые живые существа Земли жили в бескислородной атмосфере. Анаэробный обмен свойствен и многим современным организмам, в том числе многоклеточным.

Уксусные угрицы (нематоды) обитают в чанах с бродящим уксусом. Ряд микроорганизмов живет в концентрированных растворах солей, в том числе медного купороса, фторида натрия, в насыщенном растворе поваренной соли. Серные бактерии выдерживают децимолярные растворы серной кислоты.

Некоторые особо устойчивые формы могут существовать даже при действии ионизирующей радиации. Например, ряд инфузорий выдерживает излучение, по дозе в 3 млн раз превышающее естественный радиоактивный фон на поверхности Земли, а некоторые бактерии обнаружены даже в котлах ядерных реакторов.

Выносливость жизни в целом к отдельным факторам среды шире диапазонов тех условий, которые существуют в современной биосфере. Жизнь, таким образом, обладает значительным «запасом прочности», устойчивости к воздействию среды и потенциальной способностью к еще большему распространению.

Наряду с этим распределение жизни в биосфере отличается крайней неравномерностью. Она слабо развита в пустынях, тундрах, глубинах океана, высоко в горах, тогда как в других участках биосферы чрезвычайно обильна и разнообразна. Наиболее высока концентрация живого вещества на границах раздела основных сред – в почве, т. е. пограничном слое между литосферой и атмосферой, в поверхностных слоях океана, на дне водоемов и особенно на литорали, в лиманах и эстуариях рек, где все три среды – почва, вода и воздух – близко соседствуют друг с другом. Места наибольшей концентрации организмов в биосфере В. И. Вернадский назвал «пленками жизни».

10.1.2. Живое вещество

Суммарный химический состав живых организмов во многом отличается от состава атмосферы и литосферы. Он ближе к химическому составу гидросферы по абсолютному преобладанию атомов водорода и кислорода, но, в отличие от гидросферы, в организмах относительно велика доля углерода, кальция и азота. Живое вещество в основном состоит из элементов, являющихся водными и воздушными мигрантами, т. е. образующих газообразные и растворимые соединения. Заслуживает внимания то обстоятельство, что 99,9 % массы живых организмов приходится на те 14 элементов, которые преобладают и в земной коре, составляя в ней 98,9 %, хотя и в других соотношениях (рис. 162). Таким образом, жизнь – это химическое производное земной коры. В организмах обнаружены почти все элементы таблицы Менделеева, т. е. они характеризуются той же химией, что и неживая природа.

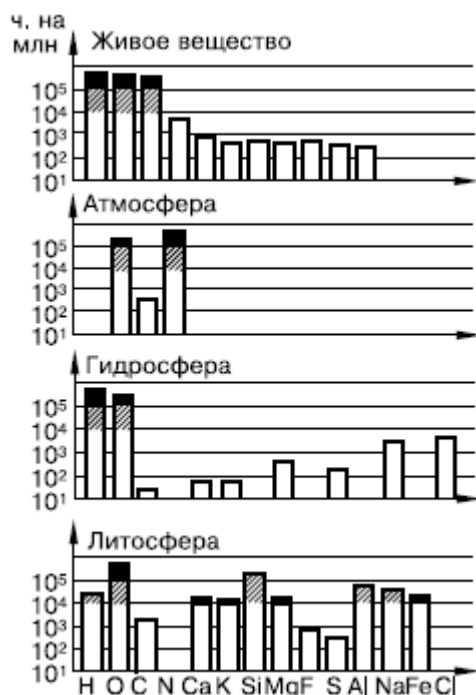


Рис. 162. Участие различных химических элементов в построении живого вещества, атмосферы, гидросферы и литосферы (относительные числа атомов) (из В. Лархера, 1978). Выделены самые распространенные элементы

Биохимические процессы, осуществляющиеся в организмах, представляют собой сложные, организованные в циклы цепи реакций. На воспроизведение их в неживой природе потребовались бы огромные энергетические затраты. В живых организмах они протекают при посредстве белковых катализаторов – ферментов, понижающих энергию активации молекул на несколько порядков величин. Так как материалы и энергию для обменных реакций живые существа черпают в окружающей среде, они преобразуют среду уже только тем, что живут.

В. И. Вернадский подчеркивал, что живое вещество – самая активная форма материи во Вселенной. Оно производит гигантскую геохимическую работу в биосфере, полностью преобразовав верхние оболочки Земли за время своего существования.

10.2. Геохимическая работа живого вещества

Более 99 % энергии, поступающей на поверхность Земли, составляет излучение Солнца. Эта энергия растрачивается в громадном большинстве физических и химических процессов в гидросфере, атмосфере и литосфере: перемешивании воздушных и водных

масс, выветривании, испарении, перераспределении веществ, растворении минералов, поглощении и выделении газов и т. п.

На Земле существует один-единственный процесс, при котором энергия солнечного излучения не только тратится и перераспределяется, но и связывается, запасается на очень длительное время. Этот процесс – создание органического вещества в ходе фотосинтеза. Сжигая в топках каменный уголь, мы освобождаем и используем солнечную энергию, запасенную растительностью сотни миллионов лет назад.

Основная планетарная функция живого вещества на Земле заключается, таким образом, в *связывании и запасании солнечной энергии*, которая затем идет на поддержание множества других геохимических процессов в биосфере.

За время существования жизни на Земле живое вещество превратило в химическую работу огромное количество солнечной энергии. Значительная часть ее в ходе геологической истории накопилась в связанном виде. Для современной биосферы характерны залежи угля и других органических веществ, образовавшихся в палеозое, мезозое и кайнозое.

В биосфере в результате жизнедеятельности микроорганизмов в больших масштабах осуществляются такие химические процессы, как *окисление и восстановление элементов* с переменной валентностью (азот, сера, железо, марганец и др.). Геологические результаты деятельности этих организмов проявляются в образовании осадочных месторождений серы, образовании в анаэробных условиях залежей сульфидов металлов, а в аэробных – окисление их и перевод в растворимое состояние, возникновение железных и железомарганцевых руд.

За счет жизнедеятельности огромного числа гетеротрофов, в основном грибов, животных и микроорганизмов, происходит гигантская, в масштабах всей Земли, работа по *разложению органических остатков*. При деструкции органической массы протекают два параллельных процесса: минерализации и образования почвенного гумуса со значительным запасом энергии. Гумус – это основа почвенного плодородия. Его разложение протекает в дальнейшем очень медленно, под влиянием определенной, автохтонной микрофлоры почв, чем достигается постоянство в обеспечении растений элементами минерального питания.

Природные воды, обогащенные продуктами минерализации, становятся химически высокоактивными и разрушают горные породы.

Живые организмы создали и поддерживают *газовый состав современной атмосферы*. Некоторая несбалансированность процессов синтеза и разложения

органических веществ в биосфере определила кислородный режим современной воздушной оболочки Земли.

Кислород атмосферы накоплен за счет фотосинтеза. Единственный источник абиогенного поступления свободного кислорода – фотодиссоциация молекул воды в верхних слоях атмосферы – очень незначителен.

Выделенный растениями кислород вновь используется на окисление углерода при минерализации органического вещества и дыхании организмов, но так как часть органических веществ захоранивается в осадочных породах, то эквивалентное количество O_2 остается в атмосфере. Значительная часть его идет на окисление минеральных веществ. Весь наличный запас свободного кислорода в атмосфере оценивается в $1,6 \cdot 10^{15}$ г, зеленые растения могут воссоздать его за 10 тыс. лет.

В верхних слоях тропосферы под влиянием ультрафиолетового излучения из кислорода образуется озон. Существование озонового экрана также результат деятельности живого вещества, которое, по выражению В. И. Вернадского, «как бы само создает себе область жизни».

Углекислый газ поступает в атмосферу за счет дыхания всех организмов. Второй, менее мощный его источник – выделение по трещинам земной коры из осадочных пород за счет химических процессов, совершающихся под действием высоких температур. Он также имеет биогенное происхождение. Часть углекислого газа поступает в атмосферу из абиогенного источника – непосредственно из мантии Земли при вулканических извержениях. Эта часть лишь 0,01 % от CO_2 , выделенного живыми организмами. Расходуется углекислый газ в процессах органического синтеза, а также на выветривание горных пород и образование карбонатов.

Азот атмосферы химически инертен, но и он участвует в процессах синтеза и распада органического вещества. Азот усваивают из атмосферы многие прокариотические организмы – азотфиксаторы. После гибели бактерий азот переходит в доступные растениям соединения и включается в цепи питания и разложения.

К газам органического происхождения относятся также сероводород, метан и множество других летучих соединений, создаваемых живым веществом. За один день, например, 1 га можжевельного леса может выделить в атмосферу до 30 кг летучих веществ – фитонцидов.

Продуцируя и потребляя газообразные вещества, организмы биосферы поддерживают постоянство состава воздушной оболочки Земли.

Живое вещество *перераспределяет атомы в биосфере*. Многие организмы обладают способностью накапливать, концентрировать в себе определенные элементы,

несмотря на часто ничтожное содержание их в окружающей среде. Например, литотамниевые водоросли накапливают в своих телах до 10 % магния, в раковинах брахиопод содержится около 20 % фосфора, в серных бактериях – до 10 % серы. Многие организмы концентрируют кальций, кремний, натрий, алюминий, иод и т. д. Отмирая и захораниваясь в массе, они образуют скопления этих веществ. Возникают залежи таких соединений, как известняки, бокситы, фосфориты, осадочная железная руда и др. Многие из них человек использует как полезные ископаемые.

Живое вещество активно участвует также в грандиозных процессах перемещения, миграции атомов в биосфере через систему больших и малых круговоротов.

10.3. Стабильность биосферы

Основой самоподдержания жизни на Земле являются *биогеохимические круговороты*. Процессы созидания органического вещества, аккумулирующего энергию, и противоположные процессы его разложения с высвобождением этой энергии одинаково необходимы для существования жизни. Все доступные для живых организмов химические соединения в биосфере имеют предел. Исчерпаемость пригодных для усвоения химических веществ часто тормозит развитие тех или иных групп организмов в локальных участках суши или океана. По выражению академика В. Р. Вильямса, единственный способ придать конечному свойству бесконечного – это заставить его вращаться по замкнутой кривой. Все химические элементы, используемые в процессах жизнедеятельности организмов, совершают постоянные перемещения, переходя из живых тел в соединения неживой природы и обратно. Возможность многократного использования одних и тех же атомов делает жизнь на Земле практически вечной при условии постоянного притока нужного количества энергии.

Глобальный биогеохимический круговорот вещества на планете представляет собой систему сложно переплетенных циклов отдельных элементов, связанных друг с другом по аналогии с деталями часового механизма (рис. 163). Объединяясь в разных пропорциях в составе сложных органических молекул, синтезируемых в живых телах, атомы различных элементов вне живого вещества имеют свою «судьбу» в атмосфере, гидросфере и литосфере. Круговороты планетарного масштаба создаются из бесчисленных локальных циклических перемещений атомов, движимых жизнедеятельностью организмов в отдельных экосистемах, и тех перемещений, которые вызываются действием ландшафтных и геологических причин (поверхностный и подземный сток, ветровая эрозия, движение морского дна, вулканизм, горообразование и т. п.). Различают поэтому малые и большие круговороты в соответствии с объемом

рассматриваемых экосистем: локальные биологические круговороты, биогеохимические циклы материков и океанов и, наконец, общепланетарный биогеохимический круговорот.

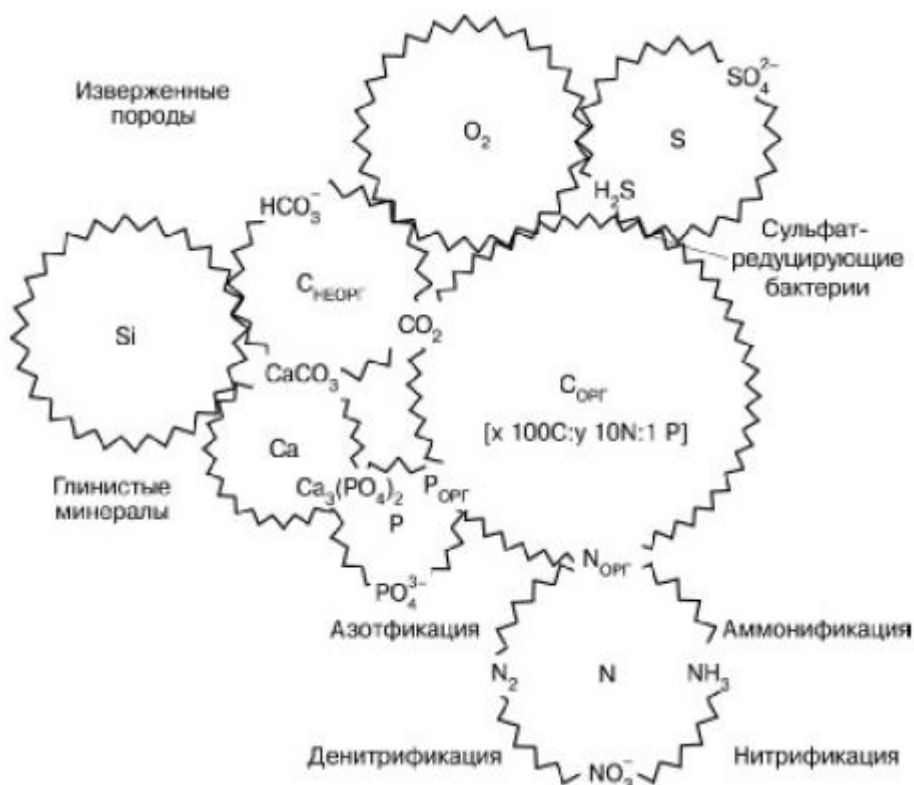


Рис. 163. Сопряжения циклов элементов в биосфере (по Г. А. Заварзину, 1998)

Вместе с тем отличительная черта биологических круговоротов – их *неполная замкнутость*. Часть химических элементов и их соединений постоянно выпадает из общей циркуляции и скапливается вне организмов, создавая своего рода запасы биогенных веществ. Так были накоплены кислород и азот в атмосфере, горючие ископаемые и другие породы земной коры. В масштабах геологического времени даже небольшое неравновесие в создании и разрушении органических веществ приводит к направленному преобразованию поверхностных слоев Земли.

Запасы биогенных веществ, мало доступные для живых организмов и медленно вовлекающиеся поэтому в биологический круговорот, составляют так называемый *резервный фонд* того или иного химического элемента в биосфере (например, кальция в карбонатных породах). Другая часть, интенсивно циркулирующая между телами организмов и окружающей средой, называется *подвижным*, или *обменным, фондом*. Соотношения между резервным и обменным фондами в биосфере у всех биогенных элементов различны.

Углерод. Углерод как химический элемент является основой жизни. Он может соединяться разными способами со многими другими элементами, образуя простые и сложные органические молекулы, входящие в состав живых клеток. По распространению на планете углерод занимает одиннадцатое место (0,35 % от веса земной коры), но в живом веществе в среднем составляет около 18 или 45 % от сухой биомассы.

В атмосфере углерод входит в состав углекислого газа CO_2 , в меньшей мере – в состав метана CH_4 или следового количества других газообразных соединений. В гидросфере CO_2 растворен в воде, и общее его содержание намного превышает атмосферное. Океан служит мощным буфером регуляции CO_2 в атмосфере: при повышении в воздухе его концентрации увеличивается поглощение углекислого газа водой. Некоторая часть молекул CO_2 реагирует с водой, образуя угольную кислоту, которая затем диссоциирует на ионы HCO_3^- и CO_3^{2-} . Эти ионы реагируют с катионами кальция или магния с выпадением карбонатов в осадок. Подобные реакции лежат в основе буферной системы океана, поддерживающей постоянство pH воды. При подкислении (увеличении концентрации ионов H^+) происходит сдвиг влево в цепи: CO_2 воздуха \rightarrow CO_2 воды \rightarrow $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 \rightarrow \text{CaCO}_3$. При подщелачивании усиливается выпадение в осадок карбонатов кальция.

Углекислый газ атмосферы и гидросферы представляет собой обменный фонд в круговороте углерода, откуда его черпают наземные растения и водоросли (рис. 164). Фотосинтез лежит в основе всех биологических круговоротов на Земле. Высвобождение фиксированного углерода происходит в ходе дыхательной активности самих фотосинтезирующих организмов и всех гетеротрофов – бактерий, грибов, животных, включающихся в цепи питания за счет живого или мертвого органического вещества.

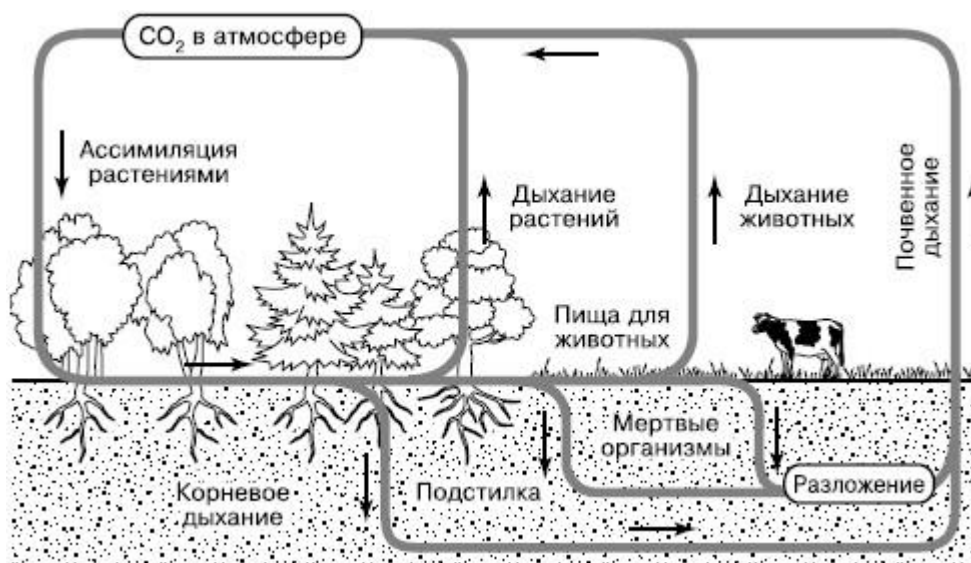


Рис. 164. Круговорот углерода в биосфере (по Б. Болину, 1972)

Особенно активно происходит возврат в атмосферу CO_2 из почвы, где сосредоточена деятельность многочисленных групп деструкторов и редуцентов и осуществляется дыхание корневых систем растений. Этот интегральный процесс обозначается как «почвенное дыхание» и вносит существенный вклад в пополнение обменного фонда CO_2 в воздухе. Параллельно с процессами минерализации органического вещества в почвах образуется гумус – богатый углеродом сложный и устойчивый молекулярный комплекс. Гумус является носителем почвенного плодородия, поскольку разрушается определенными группами микроорганизмов медленно и постепенно, обеспечивая равномерное питание растений. Гумус почв является одним из важных резервуаров углерода на суше.

В тех условиях, где деятельность деструкторов тормозится факторами внешней среды (например, при возникновении анаэробного режима в почвах и на дне водоемов), органическое вещество, накопленное растительностью, не разлагается, превращаясь со временем в такие породы, как каменный или бурый уголь, торф, сапропели, горючие сланцы и другие, богатые накопленной солнечной энергией. Они пополняют собой резервный фонд углерода, надолго выключаясь из биологического круговорота. Углерод временно депонируется также в живой биомассе, в мертвом опаде, в растворенном органическом веществе океана и т. п. Однако основным резервным фондом углерода на планете являются не живые организмы и не горючие ископаемые, а осадочные породы – известняки и доломиты. Их образование также связано с деятельностью живого вещества. Углерод этих карбонатов надолго захоранивается в недрах Земли и поступает в круговорот лишь в ходе эрозии при обнажении пород в тектонических циклах.

В биологическом круговороте участвуют лишь доли процента углерода от общего его количества на Земле. Углерод атмосферы и гидросферы многократно проходит через живые организмы. Растения суши способны исчерпать его запасы в воздухе за 4–5 лет, запасы в почвенном гумусе – за 300–400 лет. Основной возврат углерода в обменный фонд происходит за счет деятельности живых организмов, и лишь небольшая часть его (тысячные доли процента) компенсируется выделением из недр Земли в составе вулканических газов.

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

По учетам в сети глобального мониторинга это уже приводит к повышению концентрации CO_2 в атмосфере, последствия чего для судьбы человеческого общества усиленно обсуждаются и требуют научно обоснованного прогнозирования.

Кислород. С углеродным циклом теснейшим образом сопряжен круговорот кислорода.

Своей уникальной среди планет атмосферой с высоким содержанием свободного кислорода Земля обязана процессу фотосинтеза. Кислород освобождается из молекул воды и является по сути дела побочным продуктом фотосинтетической активности растений. Абиотическим путем кислород возникает в верхних слоях атмосферы за счет фотодиссоциации паров воды, но этот источник составляет лишь тысячные доли процента от поставляемыми фотосинтезом. Между содержанием кислорода в атмосфере и гидросфере существует подвижное равновесие. В воде его примерно в 21 раз меньше на равный объем по сравнению с воздухом.

Выделившийся кислород интенсивно расходуется на процессы дыхания всех аэробных организмов и на окисление разнообразных минеральных соединений. Эти процессы происходят в атмосфере, почве, воде, илах и горных породах. Показано, что значительная часть кислорода, связанного в осадочных породах, имеет фотосинтетическое происхождение. Обменный фонд O_2 в атмосфере составляет не более 5 % от общей продукции фотосинтеза. Многие анаэробные бактерии также окисляют органические вещества в процессе анаэробного дыхания, используя для этого сульфаты или нитраты.

Накопление кислорода в атмосфере и гидросфере происходит в геологической истории в результате неполной замкнутости цикла углерода. На полное разложение органического вещества, создаваемого растениями, требуется точно такое же количество кислорода, которое выделилось при фотосинтезе. Захоронение органики в осадочных породах, углях, торфах послужило основой поддержания обменного фонда кислорода в атмосфере. Весь имеющийся в ней кислород проходит полный цикл через живые организмы примерно за 2000 лет.

В настоящее время значительная часть кислорода атмосферы связывается в результате работы транспорта, промышленности и других форм антропогенной деятельности. По расчетам, человечество тратит уже более 10 млрд т свободного кислорода из общего количества в 430–470 млрд т поставляемых процессами фотосинтеза. Если учесть, что в обменный фонд поступает лишь небольшая часть фотосинтетического кислорода, деятельность людей в этом отношении начинает приобретать угрожающие масштабы.

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

истории жизни вся свободная вода гидросферы многократно прошла циклы разложения и новообразования в живом веществе планеты.

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

Азот. В атмосфере и живом веществе содержится менее 2 % всего азота на Земле, но именно он поддерживает жизнь на планете. Азот входит в состав важнейших органических молекул – ДНК, белков, липопротеидов, АТФ, хлорофилла и других. В растительных тканях его соотношение с углеродом составляет в среднем 1: 30, а в морских водорослях 1: 6. Биологический цикл азота поэтому также тесно связан с углеродным.

Молекулярный азот атмосферы недоступен растениям, которые могут усваивать этот элемент только в виде ионов аммония, нитратов или из почвенных или водных растворов. Поэтому недостаток азота часто является фактором, лимитирующим первичную продукцию. Тем не менее атмосферный азот широко вовлекается в биологический круговорот благодаря деятельности прокариотических организмов (рис. 165). Способностью к фиксации молекулярного азота обладают очень многие прокариоты. В большой мере она развита у фотосинтезирующих сине-зеленых водорослей (цианобактерий). Активно фиксируют азот свободно живущие в почве бактерии рода *Azotobacter*, а также клубеньковые бактерии *Rhizobium*, живущие на корнях растений семейства бобовых. При этом может связываться до 400 кг азота на га в год. Отмирая, бактериальные клетки обогащают почву азотными соединениями, доступными для растений. Симбиотические формы снабжают хозяина и за счет прижизненных выделений.

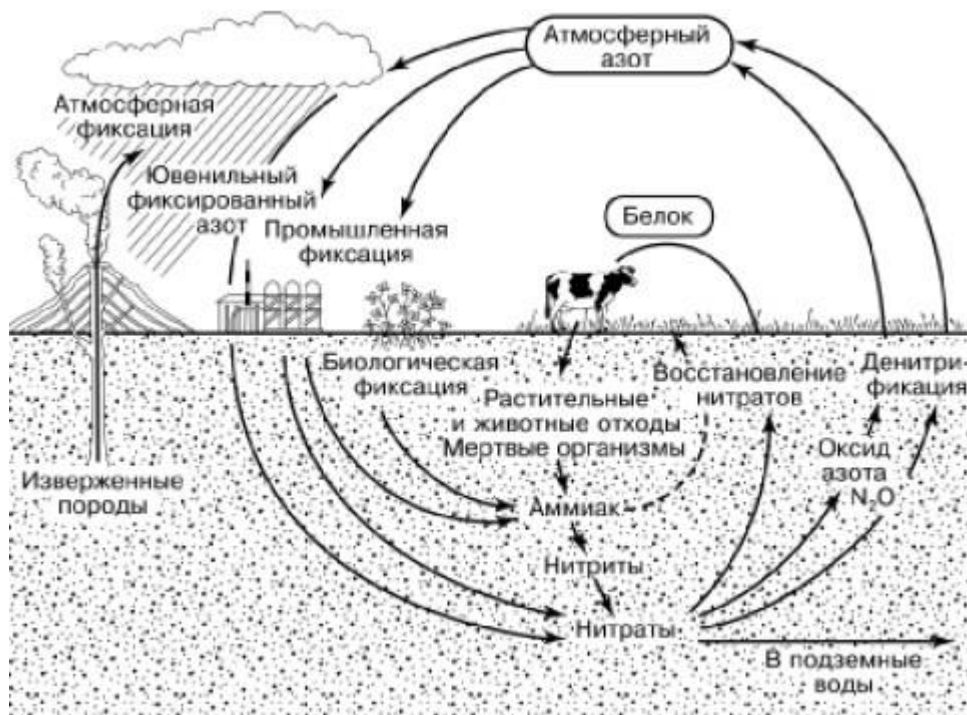


Рис. 165. Круговорот азота в биосфере (по К. Делвичу, 1972)

В круговороте азота принимают большое участие также аммонифицирующие микроорганизмы. Они разлагают белки и другие содержащие азот органические вещества до образования аммиака. В аммонийной форме азот частью вновь поглощается корнями растений, а частью перехватывается нитрифицирующими микроорганизмами. Они используют для себя химическую энергию, окисляя аммиак сначала в нитритную форму (бактерии *Nitrosomonas*). Окисление нитритов в нитраты производят бактерии рода *Nitrobacter*. Образовавшиеся нитраты вновь используются растениями в ходе фотосинтеза.

Прямо противоположна по функциям группа микроорганизмов – денитрификаторов.

В анаэробных условиях в почвах или водах они используют кислород нитратов для окисления органических веществ, получая энергию для своей жизнедеятельности. Азот при этом восстанавливается до молекулярного. Азотфиксация и денитрификация в природе приблизительно уравновешены. Цикл азота, таким образом, зависит преимущественно от деятельности бактерий, тогда как растения встраиваются в него, используя промежуточные продукты этого цикла и намного увеличивая масштабы азотной циркуляции в биосфере за счет продуцирования своей биомассы. Объемы микробной фиксации азота составляют до 2,5 т на км² в год.

Небиологическая фиксация азота и поступление в почвы его окислов и аммиака происходит также с дождевыми осадками при ионизации атмосферы и грозových разрядах. В среднем это дает около 1 т связанного азота на км² в год.

Современная промышленность удобрений фиксирует азот атмосферы в размерах, превышающих природную азотфиксацию в целях увеличения продукции сельскохозяйственных растений.

Высокие дозы азотных удобрений приводят, однако, к вымыванию нитратов в грунтовые воды, водоемы и в конечном счете – питьевую воду, а также к избытку их в продуктах питания, что является опасным для человека. Таким же источником загрязнений служат сточные воды с высоким содержанием аммония. На его окисление до нитратов тратится растворенный в воде кислород, что часто бывает губительно для гидробионтов. Таким образом, деятельность человека все сильнее влияет на круговорот азота, в основном в сторону превышения перевода его в связанные формы над процессами возврата в молекулярное состояние.

Фосфор. Этот элемент, необходимый для синтеза многих органических веществ, включая АТФ, ДНК, РНК, усваивается растениями только в виде ионов ортофосфорной кислоты (PO³⁺₄). Он относится к элементам, лимитирующим первичную продукцию и на суше, и особенно в океане, поскольку обменный фонд фосфора в почвах и водах невелик. Круговорот этого элемента в масштабах биосферы незамкнут.

На суше растения черпают из почвы фосфаты, освобожденные редуцентами из разлагающихся органических остатков, но в щелочной или кислой почве растворимость фосфорных соединений резко падает. Основной резервный фонд фосфатов содержится в горных породах, созданных на дне океана в геологическом прошлом. В ходе выщелачивания пород часть этих запасов переходит в почву и в виде взвесей и растворов вымывается в водоемы. В гидросфере фосфаты используются фитопланктоном, переходя по цепям питания в других гидробионтов. Однако в океане большая часть фосфорных соединений захоранивается с остатками животных и растений на больших глубинах и не попадает вновь в фотическую зону, переходя с осадочными породами в большой геологический круговорот. На глубине растворенные фосфаты связываются с кальцием, образуя фосфориты и апатиты. В биосфере, по сути дела, происходит однонаправленный поток фосфора из горных пород суши в глубины океана, и обменный фонд его в гидросфере очень ограничен. Биологическая продуктивность океана резко повышается в районах, где увеличивается доступность фосфора для фитопланктона – при сносе его речными водами, у побережий морей и в зонах так называемого апвеллинга – восходящих

океанических течений, возвращающих фосфорные соединения со дна в освещенные слои воды.

Наземные залежи фосфоритов и апатитов разрабатываются в качестве удобрений. Снос избыточного фосфора в пресные водоемы является одной из главных причин их «цветения» – бурной эвтрофикации.

Сера. Круговорот серы, необходимой для построения ряда аминокислот, ответственных за трехмерную структуру белков, поддерживается в биосфере широким спектром бактерий. В отдельных звеньях этого цикла участвуют аэробные микроорганизмы, окисляющие серу органических остатков до сульфатов, а также анаэробные сульфатредукторы, восстанавливающие сульфаты до сероводорода, кроме них – разные группы серобактерий, окисляющих сероводород до элементарной серы и далее – сульфатов, тионовые бактерии, переводящие элементарную серу также в соли серной кислоты. Растения усваивают из почвы и воды только ионы SO_4^{2-} , поставляемые им деятельностью прокариотов.

Основное накопление серы происходит в океане, куда сульфатные ионы непрерывно поступают с суши с речным стоком. Частично сера возвращается в атмосферу при выделении из вод сероводорода и окисляется здесь до двуокиси, превращаясь в дождевой воде в серную кислоту. Промышленное использование большого количества сульфатов и элементарной серы и сжигание горючих ископаемых поставляют в атмосферу большие объемы диоксида серы. Это вредит растительности, животным, людям и служит источником кислотных дождей, усугубляющих отрицательные эффекты вмешательства человека в круговорот серы.

Как мы видим, круговороты всех биогенных элементов на планете поддерживаются сложным взаимодействием разных частей биосферы. Они формируются деятельностью разных по функциям групп организмов, системой стока и испарения, связывающих океан и сушу, процессами циркуляции вод и воздушных масс, действием сил гравитации, тектоникой плит и другими масштабными геологическими и геофизическими процессами. Биосфера действует как единая сложная система, в которой циркулируют с разной скоростью атомы отдельных элементов. Однако главным двигателем этих круговоротов является живое вещество планеты, все живые организмы, обеспечивающие процессы синтеза, трансформации и разложения органического вещества.

10.4. Развитие биосферы

Возраст Земли, определяемый методами изотопной геологии, составляет около 5 млрд лет. Наиболее принятые показатели 4,6–4,7 млрд лет. Приблизительно таков же

возраст Солнца и других планет Солнечной системы. По современным представлениям, они образовались из вращающегося газопылевого космического облака. Под влиянием тепла, выделяющегося при гравитационном сжатии и радиоактивном распаде атомов, вещество Земли постепенно дифференцировалось на ядро, мантию и верхние слои. На ранней Земле предполагают активный вулканизм. За счет лав, выплавляющихся из верхней мантии, постепенно сформировалась земная кора, а дегазация лав привела к возникновению первичной атмосферы и жидкой воды на поверхности планеты. В первый миллиард лет существования Земли океан был, по самым грубым оценкам, примерно в 5 раз меньше современного по глубине и объему. Он формировался за счет разрастания и слияния мелких озер на поверхности суши. Ландшафт, подобно современному лунному, представлял вулканические конусы на плоских пространствах. Состав древней атмосферы считают близким к составу газов, выделяющихся из современных вулканов. Они содержат водяной пар (до 70–80 %), углекислый газ (6–19 %), хлор (до 7 %), метан, аммиак, соединения серы и многие другие компоненты. Химический анализ газовых пузырьков в древнейших породах Земли показал полное отсутствие в них свободного кислорода, около 60 % CO₂, около 35 % H₂S, SO₂, NH₃, HCl и HF, некоторое количество азота и инертных газов.

В настоящее время имеется уже достаточно много неоспоримых доказательств того, что ранняя атмосфера Земли была бескислородной, аналогично другим планетам Солнечной системы. Ультрафиолетовое излучение Солнца свободно достигало поверхности воды и суши из-за отсутствия озонового экрана. Вулканические газы, растворяясь в воде, переходили в первичный океан, имевший в результате сильно кислую реакцию.

Возникшая на Земле жизнь постепенно изменила эти условия и преобразовала химию верхних оболочек планеты.

Историю Земли делят на три большие отрезка: *архей* – первые примерно два миллиарда лет ее существования, *протерозой* – следующие 2 млрд лет и *фанерозой*, который начался около 570 млн лет назад. Дофанерозойское время называют *криптозоом*, т. е. эрой скрытой жизни, поскольку древние породы не содержат скелетных отпечатков макроископаемых. Традиционная палеонтологическая летопись начинается лишь с фанерозоя – «эры явной жизни». В более древних слоях присутствуют в основном микроископаемые.

До недавнего времени считалось, что возникновению жизни на Земле предшествовала очень длительная (миллиарды лет) химическая эволюция, включающая спонтанный синтез и полимеризацию органических молекул, объединение их в сложные

системы, предшествующие клеткам, постепенное становление обмена веществ и т. п. Возможность и легкость протекания абиогенного синтеза органических мономеров в условиях, моделирующих атмосферу древней Земли, была убедительно доказана еще в 50-х годах во многих лабораториях мира, начиная с известных опытов С. Миллера и Г. Юри. Однако путь от простых органических молекул до простейших живых клеток, обладающих способностью к размножению и аппаратом наследственности, считали очень долгим. К тому же древние породы казались безжизненными. С развитием тонких методов исследования органических молекул, содержащихся в архейских и протерозойских породах, а также остатков микроскопических клеточных структур, это мнение изменилось. Одним из самых удивительных палеонтологических открытий последних десятилетий является регистрация следов жизни даже в самых древних породах земной коры. Следовательно, эволюция от органических соединений до живых клеток протекала в очень сжатые сроки, в самом начале истории Земли. Очень рано появились и фотосинтезирующие организмы. Породы древностью 3,8 млрд лет уже свидетельствуют о наличии на Земле цианобактерий (сине-зеленых водорослей), и следовательно, существовании фотосинтеза и биогенном выделении молекулярного кислорода. На границе архея и протерозоя цианобактерии уже были представлены богатым набором форм, сходных с современными. Наряду с ископаемыми остатками клеток сине-зеленых, в архейских слоях обнаружены следы их масштабной геологической деятельности – породы, сложенные строматолитами. Эти характерные полосчатые и столбчатые окаменелости возникают вследствие функционирования цианобактериальных сообществ, где тесно пространственно объединены фотосинтезирующие сине-зеленые и целый ряд других видов бактерий, деструкторов и хемосинтетиков. Каждая колония, таким образом, представляет отдельную экосистему, в которой сопряжены процессы синтеза и распада органического вещества. Современные строматолиты возникают лишь в крайне экстремальных условиях – в пересоленных или горячих водах, там, где нет более высокоорганизованной жизни (рис. 166).



Рис. 166. Современные строматолиты в осолоненной лагуне (залив Шарк, Западная Австралия)

Таким образом, можно предполагать, что уже в середине *архея* жизнь на Земле была представлена разнообразными типами прокариот, начинающими влиять на ее геологическую историю. В восстановительной среде кислород, выделяемый цианобактериями, сначала расходовался на окисление разнообразных соединений и не накапливался в свободном виде в атмосфере. При этом аммиак NH_3 окислялся до молекулярного азота N_2 , метан и окись углерода – до CO_2 , сера и сероводород – до SO_2 и SO_3 . Состав атмосферы постепенно изменялся.

Развитие жизни шло на фоне геологического развития планеты. В архее за счет химического и физического выветривания и эрозии суши началось формирование первых осадочных пород в океане, происходила их гранитизация и сформировались ядра будущих континентальных платформ. По некоторым предположениям, в начале протерозоя они составляли единый континент, названный *Мегагеей*, и были окружены единым океаном.

Тектоническая активность Земли, как показывает возраст изверженных пород, непостоянна во времени. Короткие эпохи повышенной активности чередуются с более длительными периодами покоя. Такой цикл занимает до 150–500 млн лет. За историю планеты геологи насчитывают 19 тектоно-магматических эпох, четыре из которых приходятся на фанерозой и 15 – на криптозой. В результате шло возрастание неоднородности земной коры. Повышенный вулканизм, горообразовательные процессы или, наоборот, оседание платформ меняли площади мелководий и условия развития жизни. На Земле то ослабевала, то усиливалась климатическая зональность. Следы древних оледенений известны еще с архейской эры.

Считают, что ранняя жизнь имела сначала локальное распространение и могла существовать лишь на небольших глубинах в океане, примерно от 10 до 50 м. Верхние слои, до 10 м, пронизывались губительными ультрафиолетовыми лучами, а ниже 50 м не хватало света для фотосинтеза. Соли древнего океана отличались повышенным содержанием магния по сравнению с кальцием в соответствии с составом пород первичной земной коры. В связи с этим одни из главных осадочных пород архея – магнийсодержащие доломиты. В океане не возникали сульфатные осадки, так как не было анионов окисленной серы. В древних породах много легко окисляющихся, но не окисленных полностью веществ – графита, лазурита, пирита. В архее в результате деятельности анаэробных железобактерий сформировались значительные толщи магнетита, гематита – руд, содержащих недоокисленное двухвалентное железо. Вместе с

тем установлено, что кислород, имеющийся в составе этих пород, фотосинтетического происхождения.

Постепенно увеличивающиеся масштабы фотосинтетической активности цианобактерий привели к появлению и накоплению свободного кислорода в окружающей среде. Переход восстановительной атмосферы в окислительную наметился в начале *протерозоя*, о чем свидетельствуют изменения химического состава земных пород. Железо стало осаждаться в полностью окисленной, трехвалентной форме. Так возникли, например, железистые кварциты-джеспилиты Криворожского бассейна, Курской магнитной аномалии, озеро Верхнее в США и др. Продуктами выветривания на суше становятся красноцветы, содержащие бурое окисное железо. Исчезают пириты, вместо них в океане начинают появляться сульфаты, и морская вода из хлоридной становится хлоридно-карбонатно-сульфатной.

В истории атмосферного кислорода имеют значение несколько его пороговых величин. На Земле, лишенной фотосинтеза, кислород образуется в атмосфере за счет фотодиссоциации молекул воды. Его содержание, по расчетам Г. Юри, не может превышать 0,001 от современного (*точка Юри*) и автоматически держится на этом уровне. При таком содержании кислорода может существовать только анаэробная жизнь. Появление молекулярного кислорода за счет фотосинтеза сделало возможным для живых клеток процесс дыхания, который представляет намного более эффективный путь высвобождения энергии, чем анаэробное брожение. С этих позиций важна величина 0,01 содержания кислорода от современного уровня – так называемая *точка Пастера*. Существует целый ряд микроорганизмов, способных переключать свой энергетический обмен с дыхания на брожение и обратно при колебаниях кислорода ниже или выше точки Пастера. Есть предположения, что в раннем и среднем протерозое подобное переключение долгое время служило регулятором содержания O_2 , так как при повышении его концентрации кислород начинал интенсивно расходоваться на дыхание. Вместе с тем жизнь получила возможность распространиться почти до поверхности водоемов, так как ультрафиолетовые лучи за счет слабого озонового экрана могли теперь проникать на глубины не более метра.

Третье пороговое содержание O_2 (*точка Беркнера-Маршалла*) соответствует 10 % от современного. Оно определяет такую сформированность озонового экрана, при которой потоки жестких ультрафиолетовых солнечных лучей уже не достигают земной поверхности и не препятствуют развитию жизни.

По расчетам 60-х годов, точка Пастера была перейдена менее 1 млрд лет назад, а точка Беркнера-Маршалла – к концу силура, что обеспечило возможность выхода жизни

на сушу. Современные исследования заставляют предполагать более раннее развитие событий. По некоторым данным, переход точки Пастера мог произойти уже 2,5 млрд лет назад, а 10-процентное содержание кислорода было достигнуто уже в период 1,8–2,0 млрд лет от современности.

Таким образом, на протяжении более двух миллиардов лет биосфера формировалась исключительно деятельностью прокариотов. Они полностью изменили геохимическую обстановку на Земле: сформировали кислородную атмосферу, очистили ее от токсических вулканических газов, связали и перевели в карбонатные породы огромное количество CO_2 , изменили солевой состав океана и сформировали громадные месторождения железных руд, фосфоритов и других ископаемых.

Формирование окислительной атмосферы повлекло за собой бурное развитие эукариотической жизни, энергетика которой основана на процессе дыхания (рис. 167). Очевидно, что эукариотная жизнь тесно связана с аэробной средой, подготовленной для нее прокариотами. Первые аэробные организмы могли возникнуть довольно рано в составе цианобактериальных сообществ, которые, по выражению палеонтологов, были своего рода «кислородными оазисами» в анаэробной среде.

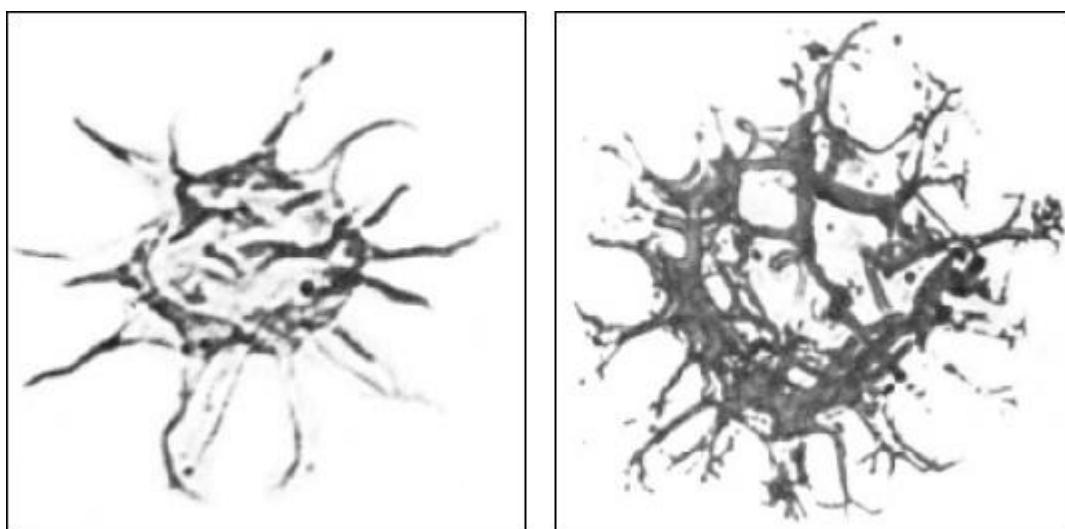


Рис. 167. Акритархи из нижнекембрийских отложений (по А. Ю. Розанову, 1986)

В целом выделявшийся ранними фотосинтезирующими организмами кислород был токсичен и смертельно опасен для анаэробных форм жизни. После его накопления в воде и атмосфере анаэробные прокариотные сообщества оказались оттеснены в глубь грунтов, ко дну водоемов, т. е. в локальные местообитания с недостатком O_2 .

Во второй половине протерозоя в морях появились разные группы одноклеточных водорослей и простейших. Эукариотический фитопланктон усилил масштабы

фотосинтеза. В свою очередь, и цианобактерии оставили в это время огромные залежи строматолитов, что свидетельствует об их высокой фотосинтетической активности. В конце протерозоя в морях создавалось уже так много биологической продукции, что на ее основе возникли древние нефтегазоносные залежи.

Последний этап протерозоя, занимающий около 100 млн лет (*венд*), демонстрирует взрыв многообразия многоклеточных. Возможно, что многоклеточность появилась и раньше, так как пока еще нет ясности в отношении ряда спорных палеонтологических находок, но только в венде возникает огромное разнообразие водных животных и растений достаточно высокой организации. Крупные местонахождения вендской биоты обнаружены в разных регионах мира: Австралии, Южной Африке, Канаде, Сибири, на побережье Белого моря. Среди животных преобладали кишечнополостные и черви, были формы, напоминающие членистоногих, но в целом большинство из них отличалось своеобразным обликом и не встречалось в более поздних слоях (рис. 168). Среди придонных водорослей было много лентовидных слоевищных форм. Отличительная черта всей вендской биоты – бесскелетность. Животные достигали уже крупных размеров, некоторые – до метра, но имели желеобразные студенистые тела, оставившие отпечатки на мягких грунтах. Хорошая и массовая сохранность отпечатков косвенно свидетельствует об отсутствии трупоядов и крупных хищников в вендских биоценозах.

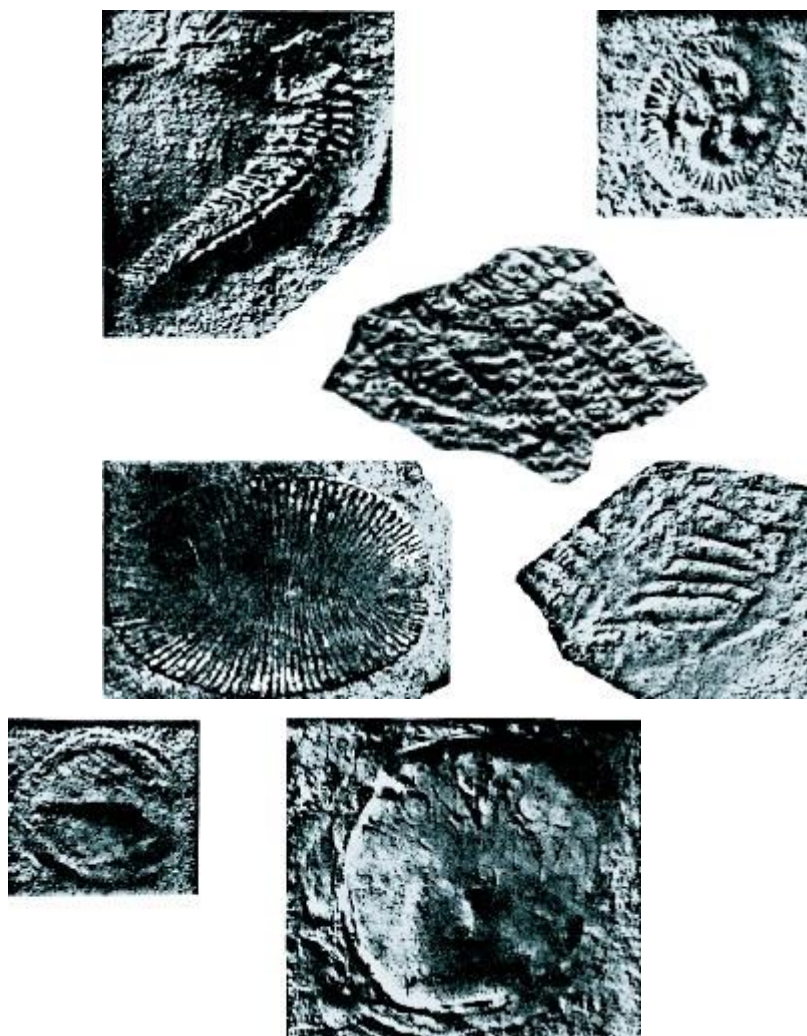


Рис. 168. Отпечатки вендских бесскелетных организмов («фауна Эдиакары») (из Д. Раун, С. Стенли, 1974)

Органическое вещество биогенного происхождения становится постоянным и обязательным компонентом осадочных пород со второй половины протерозоя.

Новая ступень в развитии органического мира – массовое появление у многоклеточных разнообразных наружных и внутренних скелетов. С этого времени датируется фанерозой – «эра явной жизни», поскольку сохранность скелетных остатков в земных слоях позволяет уже более подробно восстанавливать ход биологической эволюции. В *фанерозое* резко увеличивается воздействие живых организмов на геохимию океана, атмосферы и осадочных пород. Сама возможность появления скелетов была подготовлена развитием жизни. За счет фотосинтеза Мировой океан терял CO_2 и обогащался O_2 , что изменило подвижность целого ряда ионов. В телах организмов в качестве скелетной основы стали откладываться SiO_2 , CaCO_3 , MgCO_3 , P, Cu, V и другие минеральные компоненты. Присутствие достаточного количества кислорода облегчило и синтез белка коллагена, необходимого для органических скелетов.

Извлекая ряд веществ из водной среды и накапливая их в своих телах, организмы становятся уже не косвенными, а непосредственными создателями многих осадочных пород, захораниваясь на дне водоемов. Накопление карбонатов стало преимущественно биогенным и известковым, поскольку CaCO_3 более интенсивно используется для образования скелетов, чем MgCO_3 . Способность извлекать кальций из воды приобретают очень многие виды. В начале фанерозоя возникли также крупные залежи фосфоритов, созданных ископаемыми с фосфатным скелетом. Химическое осаждение SiO_2 также становится биогенным.

В пределах фанерозоя выделяют три эры: *палеозой*, *мезозой* и *кайнозой*, которые, в свою очередь, подразделяют на периоды. Первый период палеозоя – *кембрий*– характеризуется таким взрывом биологического разнообразия, что он получил название кембрийской революции. Кембрийские породы насыщены многочисленными организмами (рис. 169). За этот период возникли практически все типы ныне существующих животных и целый ряд других, не дошедших до нашего времени. Появились археоциаты и губки, плеченогие, знаменитые трилобиты, разные группы моллюсков, ракушковые рачки, иглокожие и многие другие. Среди простейших возникли радиолярии и фораминиферы. Растения представлены разнообразными водорослями. Роль цианобактерий уменьшилась, так как строматолиты стали мельче и малочисленнее.

В течение *ордовика* и *силура* разнообразие организмов в океане нарастало и их геохимические функции становились все более разнообразными. Появились предки позвоночных животных. Рифообразующая роль перешла от строматолитов к коралловым полипам. Основным же событием палеозоя стало завоевание суши растениями и животными.



Рис. 169. Реконструкция биоты раннего кембрия (из А. Ю. Розанова, 1986)

Возможно, что поверхность материков была заселена прокариотами еще в докембрийское время, если учесть выносливость некоторых форм современных бактерий к жесткому излучению. Однако сложные формы жизни смогли освоить сушу только с формированием полноценного озонового экрана. Этот процесс, очевидно, начался в силурийское время, но основным периодом его развития стал девон. Первые наземные растения – сборная группа псилофитов – характеризуются уже целым рядом примитивных анатомо-морфологических приспособлений к обитанию в воздушной среде: возникают проводящие элементы, покровные ткани, устьица и т. п. По другим чертам своего строения псилофиты еще очень похожи на водоросли. Наземная растительность эволюционировала так быстро, что к концу девона в сырых и приводных местообитаниях возникли леса из плауновых, хвощовых и папоротникообразных (рис. 170). Еще раньше на суше появились мхи. Эта споровая растительность могла существовать только во влажных полузатопляемых биотопах и, захораниваясь в анаэробных условиях, оставила залежи нового типа ископаемых – каменных углей.



Рис. 170. Споровые леса девона (из А. Г. Вологодина, 1963)

В морях *девона*, наряду с бесчелюстными, уже господствовали разные формы рыб. Одна из групп – кистеперые, приобретшие ряд приспособлений к обитанию в мелких, замусоренных отмирающими растениями водоемах, дала начало первым примитивным земноводным. Еще с силура известны первые наземные членистоногие. В девоне уже существовали мелкие почвенные членистоногие, очевидно, потреблявшие гниющую органику. Однако деструкционный процесс на суше был еще недостаточно эффективным, и биологический круговорот – незамкнутым. Массовое захоронение растительной органики и выход ее из системы биологического круговорота повлекли за собой ускоренное накопление O_2 в воздухе. По расчетам М. И. Будыко, содержание атмосферного кислорода в начале фанерозоя составляло около трети от современного. В девоне, и особенно в следующем периоде – *карбоне*, оно достигло современного и даже превзошло его. Карбоновые леса – вершина развития споровой растительности. Они состояли из древовидных плауновых – лепидодендронов и сигиллярий, гигантских хвощевых – каламитов, мощных и разнообразных папоротниковых (рис. 171).



Рис. 171. Споровые леса карбона (из А. Г. Вологодина, 1963)

Только из месторождений Донбасса известно более 400 ископаемых видов. Высокая продукция растений стимулировалась и достаточно большим содержанием CO_2 в атмосфере, которое было примерно в 10 раз выше современного. В каменных углях карбона содержится большое количество углерода, изъятая из воздушных запасов CO_2 в тот период.

Уже в карбоне возникли растения и животные, способные завоевывать и маловодные пространства суши: первые голосеменные – кордаиты и первые пресмыкающиеся. Воздушную среду освоили первые летающие насекомые. В морях процветали хрящевые и костистые рыбы, головоногие моллюски, кораллы, остракоды и брахиоподы. Конец палеозоя, пермский период, характеризовался резким изменением климатических условий. Интенсивные вулканизм и горообразовательные процессы (завершение Герцинской тектонической эпохи) привели к регрессии моря и высокому стоянию континентов: южного суперконтинента *Гондваны* и северного – *Лавразии*. Резко усилилась географическая зональность. В Гондване обнаружены следы обширного оледенения. В Лавразии, в зоне засушливого климата возникают большие площади осадков испарения – гипсов, каменной и калийной соли (месторождения Соликамска), ангидритов, доломитов. В тропических районах, однако, продолжается накопление каменных углей (Кузбасс, Печора, Китай). Споровая растительность приходит в резкий упадок. Масса кислорода в атмосфере сокращается до значений, характерных для начала палеозоя.

На границе палеозойской и мезозойской эр, в конце *перми* и начале *триаса* произошло, на фоне смены флор, глубокое обновление морской и наземной фаун. Среди

растений господствуют голосеменные – цикадовые, гинкговые и хвойные. Вымирают многие группы земноводных и ранних пресмыкающихся, в морях исчезают трилобиты.

В мезозое начался распад Гондваны на отдельные континенты и расхождение их друг от друга (рис. 172). Середина мезозоя (*юра*) характеризуется снова расширением мелководий, ровным теплым климатом и ослаблением географической зональности. Юрские леса были по составу значительно разнообразнее карбоновых, менее влаголюбивы и произрастали не только в болотах и по краям водоемов, но и внутри континентов. По долинам и поймам рек они также оставляли залежи каменных углей. Среди позвоночных на суше господствуют рептилии, освоившие также воздушную и вторично водную среду. Возникают различные группы динозавров, птерозавры, ихтиозавры и многие другие формы (рис. 173).

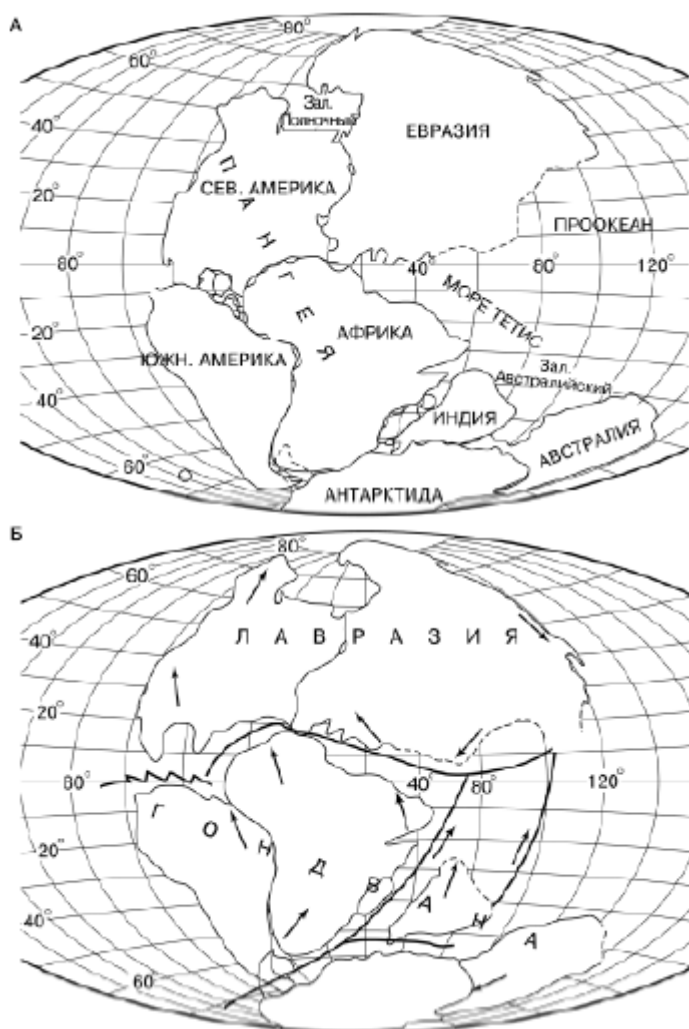


Рис. 172. Положение материков в конце палеозоя и в начале юрского периода (по R. S. Dietz, J. S. Holden, 1970): стрелки – направление движения; жирными линиями – разломы дна океана

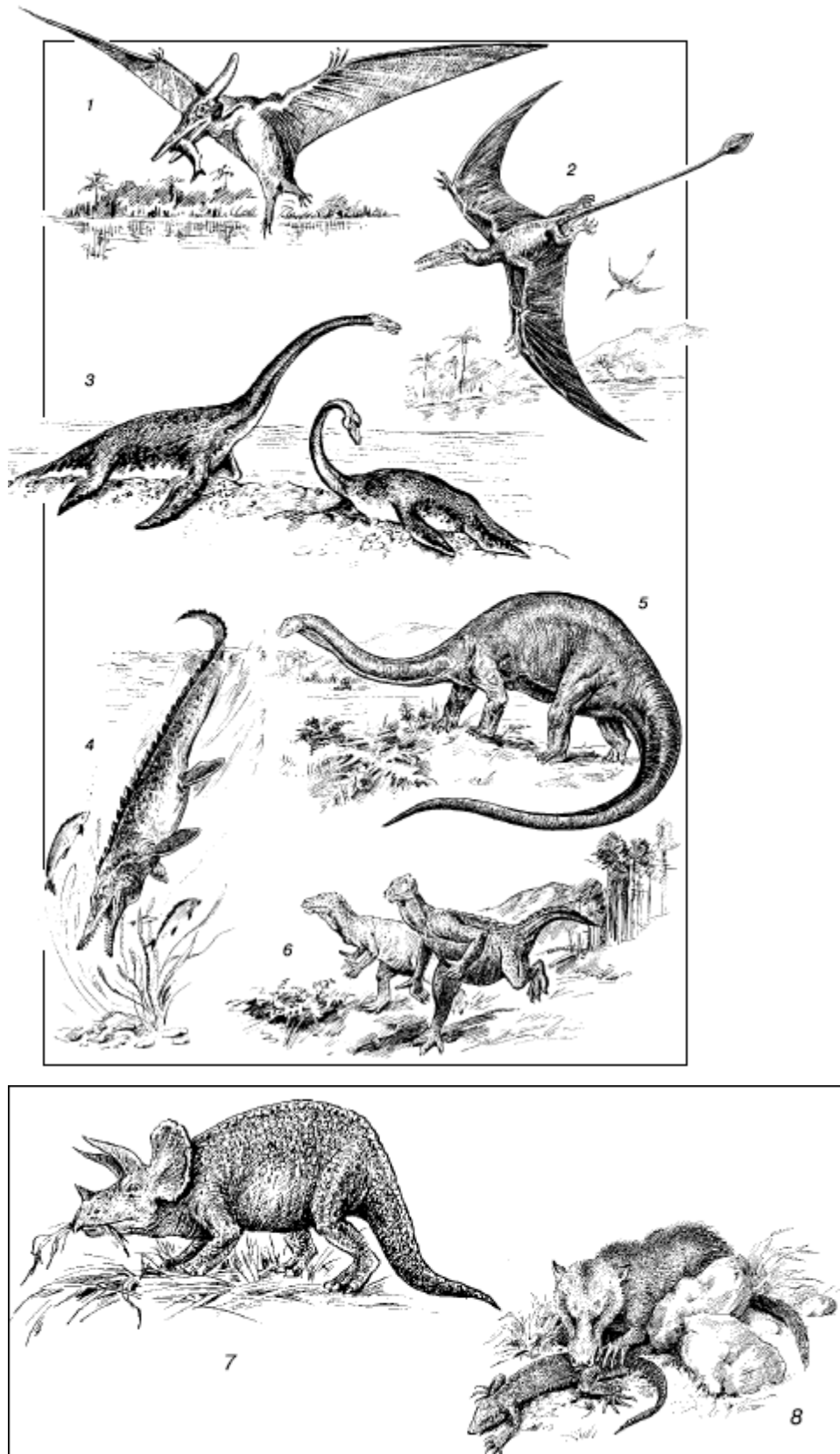


Рис. 173. Рептилии и млекопитающие мезозоя:

1 – птеранодон; 2 – рамфоринх; 3 – плезиозавр; 4 – мезозавр; 5 – бронтозавр; 6 – игуанодоны; 7 – трицератопс; 8 – мелкое плотоядное млекопитающее

В мезозое резко сокращается отложение карбонатных пород, одной из причин его считают дальнейшее уменьшение CO_2 в атмосфере и океане в связи с расходом на фотосинтез. Меняется и сам характер карбонатных отложений – они представлены в основном биогенным мелом и мергелями с повышенным содержанием Ca. В начале мезозоя возникает новая группа одноклеточных водорослей – диатомовые с кремниевыми панцирями и за их счет начинают формироваться тонкие кремниевые илы и новые породы – диатомиты. Их толщи достигают в Мировом океане местами 1600 м при скорости накопления 7-30 см за 1000 лет. Интенсивность фотосинтеза и масштабы захоронения органики очень велики, расходы кислорода на окисление горных пород в межтектонический период незначительны, поэтому к середине мезозоя происходит резкое увеличение массы кислорода в воздухе. По расчетам М. И. Будыко, она превышает современную.

Развитие растительности привело к появлению новой прогрессивной группы – покрытосеменных. Это произошло в *меловой* период, к концу которого они, быстро распространяясь по всем материкам, значительно потеснили флору голосеменных. Параллельно с цветковыми растениями бурно эволюционируют различные группы насекомых-опылителей и потребителей тканей покрытосеменных. Цветковые растения отличаются ускоренными темпами роста и развития, разнообразием синтезируемых соединений. Будучи независимыми от воды в процессах оплодотворения, они характеризуются тем не менее более высоким потреблением влаги на процессы транспирации, более интенсивным вовлечением в круговорот элементов зольного питания и особенно азота. С появлением растительности покрытосеменных круговорот воды на планете на 80–90 % стал определяться их активностью. Под их влиянием начали формироваться близкие к современным почвы с поверхностным аэробным разложением растительных остатков. Значительно замедлились процессы угленакопления.

В течение всего мелового периода господствовали пресмыкающиеся, многие из которых достигали гигантских размеров. Существовали также зубатые птицы, возникли плацентарные млекопитающие, ведущие свое происхождение еще от примитивных триасовых предков. К концу периода распространились птицы, близкие к современным. В морях процветали костистые рыбы, аммониты и белемниты, фораминиферы.

Конец мелового периода характеризовался началом новой тектонической эпохи и глобальным похолоданием. Смена флор повлекла за собой и смену фаун, усилившуюся в результате влияния глобальных тектонических и климатических процессов. На границе мезозойской и кайнозойской эр произошло одно из наиболее грандиозных вымираний. С лица Земли исчезли динозавры и большинство других рептилий. В морях вымерли

аммониты и белемниты, рудисты, ряд планктонных одноклеточных и многие другие группы. Началась интенсивная адаптивная радиация наиболее прогрессивных групп позвоночных – млекопитающих и птиц. В наземных экосистемах большую роль стали играть насекомые.

Наступившая кайнозойская эра характеризовалась возрастанием аэробных условий в биосфере не за счет увеличения массы кислорода, а за счет изменения почвенных режимов. Увеличилась полнота биологических круговоротов. Влажные леса палеогена еще оставили значительные накопления каменных и бурых углей. Одновременно с этим расцвет активной растительности покрытосеменных понизил содержание CO₂ в атмосфере до современного уровня, в результате чего снизилась и общая эффективность фотосинтеза. В *неогене* нарастающий аэробизис почв и водоемов прекратил процессы образования угля и нефти. В современную эпоху происходит только торфообразование в болотистых почвах.

В течение кайнозоя произошли резкие смены климатов. В результате эволюции покрытосеменных в периоды иссушения в середине эры возникли травянистые растительные формации и новые типы ландшафтов – открытые степи и прерии. В конце усилилась климатическая зональность и наступил ледниковый период с распространением льдов на значительной части Северного и Южного полушарий (рис. 174). Последняя волна ледников отступила всего около 12 тыс. лет назад.

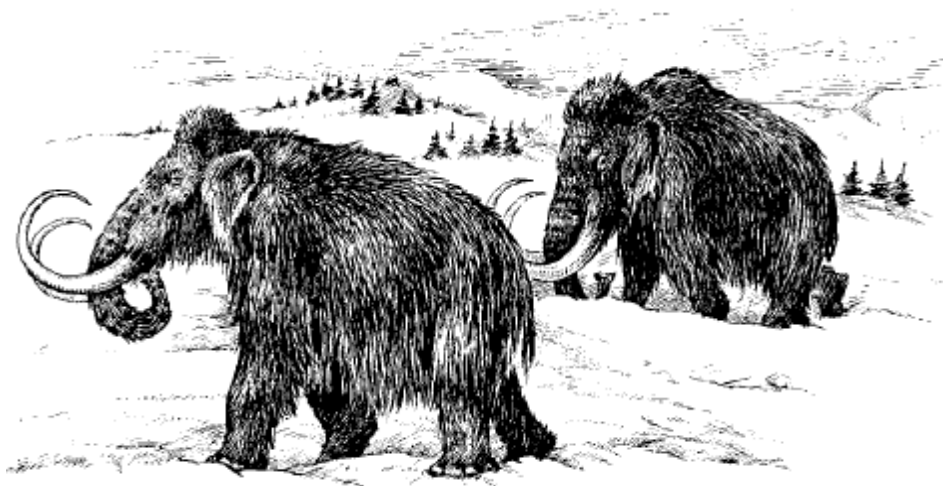


Рис. 174. Ландшафт плейстоцена

В течение всего кайнозоя шла интенсивная эволюция млекопитающих со сменой фаун и вымиранием видов. От одной из групп – приматов около 8–9 млн лет назад обособилась линия, ведущая к человеку. Первые представители рода *Номо* – Человек – возникли в самом конце кайнозоя, до ледникового периода, около 2,5 млн лет назад

(рис. 175). Весь последующий отрезок истории Земли получил название *антропогена* вследствие особой роли человека в судьбе биосферы.

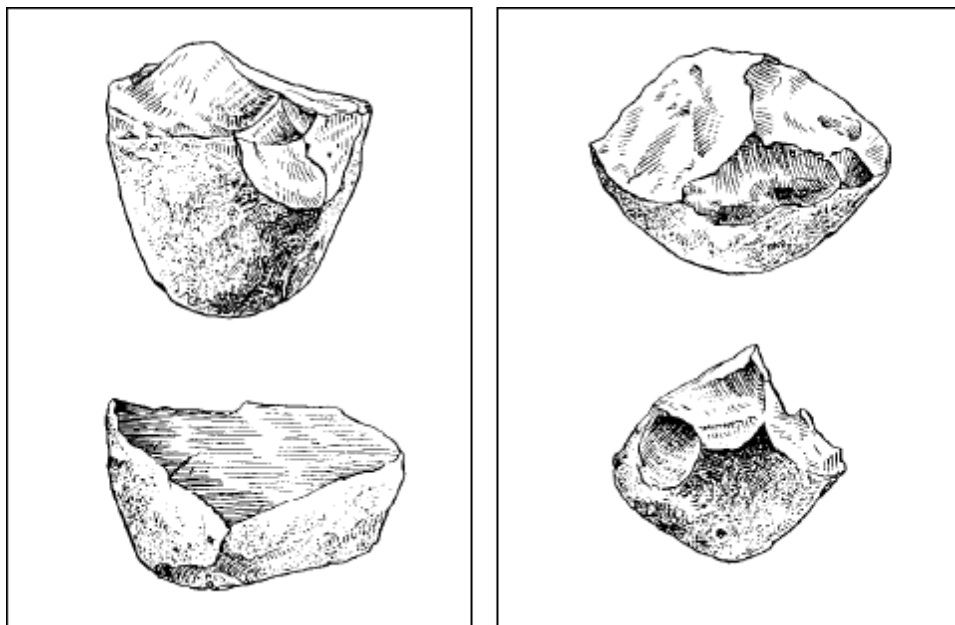


Рис. 175. Древнейшие орудия первых людей (человека умелого)

Экология и практическая деятельность человека

Человек тесно связан с живой природой происхождением, материальными и духовными потребностями. Масштабы и формы этих связей неуклонно росли от локального использования отдельных видов растений и животных до практически полного вовлечения живого покрова планеты в жизнеобеспечение современного промышленно развитого общества.

Положение человека в биосфере двояко. Как биологические объекты, мы тесно зависим от физических факторов среды и связаны с нею через питание, дыхание, обмен веществ. Человеческий организм имеет свои приспособительные возможности, которые выработались в ходе биологической эволюции. Изменения физической среды – газового состава воздуха, качества воды и пищи, климата, потока солнечной радиации и другие факторы отражаются на здоровье и работоспособности людей. В отклоняющихся, экстремальных условиях затрачивается много сил и средств на искусственное создание и поддержание «комфортной» среды. Однако главной особенностью человека, отличающей его от других видов, является новый способ взаимодействия с природой через создаваемую им культуру. Как мощная социальная система, человечество создает на Земле свою, интенсивно развивающуюся культурную среду, передавая от поколения к поколению трудовой и духовный опыт.

Процесс этот противоречив. Масштабы взаимодействия современного общества с природой определяются в основном небиологическими потребностями человека. Они связаны с непрерывно нарастающим уровнем технического и социального развития. Техническая мощь человека достигла масштабов, соизмеримых с биосферными процессами. Так, строительная и горнодобывающая техника ежегодно «перемещает на поверхности Земли больше материала, чем сносится в моря всеми реками мира в результате водной эрозии. Человеческая деятельность на планете изменяет климат, влияет на состав атмосферы и Мирового океана.

В прошлом было немало примеров деградации среды и подрыва экономики целых народов в результате стихийного развития взаимоотношений с природой. В настоящее время эта опасность грозит всему человечеству. В условиях современной хозяйственной деятельности человека реальна возможность полного подрыва естественных воспроизводительных сил природы, множатся примеры безвозвратных потерь отдельных популяций и видов живых организмов, ухудшается экологическая обстановка на нашей планете. К. Маркс указывал, что «культура, если она развивается стихийно, а не направляется сознательно... оставляет после себя пустыню».

Однако вместе с техническим оснащением растет и научная вооруженность человеческого общества. Одним из успехов естествознания XX в. явилось осознание неразрывного диалектического единства общества и природы, необходимости перехода от концепции господства человека над природой к концепции взаимодействия с ней.

В. И. Вернадский в первой половине нашего века предвидел развитие биосферы в *ноосферу* – сферу разума. Определяя сегодняшний этап развития биосферы и населяющего ее человеческого общества, можно сказать, что в биосферных явлениях технологические и вообще антропогенные процессы будут играть все возрастающую роль.

Развитие экологии как науки, изучающей взаимоотношения организмов с окружающей средой, привело к пониманию того, что человеческое общество в своих связях с природой также должно подчиняться экологическим законам. Это резко изменило роль экологии, которая приобрела особую ответственность за решение многих проблем, связанных со способами хозяйствования человека на планете. Главные из них – проблемы рационального использования природных ресурсов и обеспечение устойчивости среды жизни.

Задача современного естествознания – разработать такую систему мероприятий, которая обеспечила бы функционирование биосферы в новых условиях и неограниченно долгое существование человечества на нашей планете.

В сложной иерархической организации живой природы заложены огромные резервы саморегуляции, но для вскрытия этих резервов необходимо грамотное вмешательство в процессы, протекающие в биосфере. Стратегию такого вмешательства может определить экология, опирающаяся на достижения естественных и социальных наук.

Глобальный характер экологических проблем приводит к тому, что при их решении сталкиваются интересы различных общественных групп, социальных институтов, отдельных стран, регионов, социально-экономических систем, поэтому они становятся объектом острой идеологической и политической борьбы, столкновения мировоззренческих установок. Дискуссии, которые ведутся вокруг экологических проблем, все больше выходят за чисто научные рамки и привлекают активное внимание мировой общественности.

В основу всех отраслей народного хозяйства должны быть положены фундаментальные экологические принципы. Это обеспечит успешное развитие всех производительных сил и получение высококачественной продукции в количестве, достаточном для всего населения.

Интенсивное развитие экологии в последнее время существенно продвинуло ее теорию и создало основу для успешного решения многих практических задач. Экология продолжает развивать свои методы и подходы, внедряясь во все формы взаимоотношения с природой и смыкаясь с широким фронтом других наук.

Предметный указатель

- Абиотические факторы 19
- Абиссальная зона 96
- Абиссопелагиаль 97
- Автотрофы 31
- Агроценоз 358, 362
- Агроэкосистема 357
- Адаптация 21
- Адаптивные биологические ритмы 139
- Акклиматизация 24
- Акклимация 24, 47
- Активный путь приспособления 93
- Активная жизнь 31

Аллелопатия 199
Аменсализм 196
Анабиоз 34
Ангидробиоз 35
Анемохория 113
Анемофилия 112
Аноксибиоз 35
Антропогенные факторы 20
Атмобионты 165
Аутэкология 17
Афотическая зона 105
Ацидофильные виды 118
Аэробий 184
Аэропланктон 113

Базальный метаболизм 56
Базифильные виды 118
Базовый спектр 234
Батимальная зона 96
Батипелагиаль 97
Безынерционные механизмы 302
Бенталь 96
Бентос 97
Биогенное вещество 365
Биогеохимический круговорот 372
Биогеоценоз 324
Биогеоценология 325
Биогеоценологические парцеллы 325
Биокосное вещество 365
Биологическая продуктивность 15
Биологические часы 144
Биологический нуль развития 45
Биологический тип 156
Биолюминесценция 105
Биомасса 334

Биосфера 364
Биотическая среда 167
Биотические факторы 19, 167
Биотический потенциал 273
Биотоп 181
Биоценоз 10, 167
Биоценология 169
Бриобий 183

Валовая первичная продукция 334
Взаимодействие факторов 26
Видовое богатство 173
Видовое разнообразие 173
Видовая структура биоценоза 173
Викарирующие виды 186
Виоленты 218
Внешние ритмы 139
Внеярусные растения 181
Внутренние циклы 138
Вожак 268
Возрастная структура популяций 229
– у животных 237
– у растений 230
Возрастной спектр ценопопуляции 232
– неполночленный 233
– полночленный 233
Возрастные состояния растений в онтогенезе 230
– имматурные 231
– молодые вегетативные 231
– молодые генеративные 231
– отмирающие 232
– проростки 231
– сенильные 232
– средневозрастные генеративные 231
– старые вегетативные 232

- старые генеративные 231
- субсенильные 232
- ювенильные 231

Галофиты 118

Гелиофиты 69

Гемикриптофиты 157

Гемизафические формы 165

Геоботаника 17

Геохимическая работа живого вещества 369

Герпетобий 183

Герпетобионты 165, 213

Гетеротермия 44, 64

Гетеротрофы 31

Гигромезофиты 84

Гигрофилы 89

Гигрофиты 84

Гидатофиты 83

Гидробиология 17

Гидробионт 95

Гидросфера 365

Гидрофиты 84

Гиперосмобиоз 35

Гипобиоз 35

Голозои 31

Гомеостаз популяций 220, 287

Гомойогидрические растения 82

Гомойосмотические виды 102

Гомойотермия 62

Гомойотермные животные 43

Джут 121

Диета 37

Дигрессия 345

Динамика

- сообществ 342, 345
- ценопопуляций 284
- экосистем 342
- Дисперсия популяции 280
- Дисфотическая зона 195
- Диффузное распределение 243
- Диффузная конкуренция 201
- Длиннодневные растения 149
- Дневные зоонекрофаги 213
- Доминанты 177

Жаровыносливые

- прокариоты 41
- эукариоты 42
- Живое вещество 365, 368
- Жизненная форма
 - животных 163
 - организмов 154
 - растений 155

- Закон конкурентного исключения 197
 - оптимума 22
 - Хопкинса 151
- Запас популяции 240
- Зона оптимума экологического фактора 22
- Зоопланктон 100
- Зоофаги 213
- Зоохория 206

- Иерархическая система популяций 225**
- Иерархическое соподчинение особей 267
- Избегание неблагоприятных воздействий 94
- Инвазия 281
- Индекс разнообразия 180
- Индифферентные виды 118

Инерционные механизмы 302

Интенсивная корневая система 79

Каннибализм 202, 288

Карпофаги 213

Квазисенильное состояние 232

Климакс 354

Климаксовое сообщество 354

Климат местности 119

Колонии 259

Комменсал 192

Комменсализм 192

Конвергенция 152

Конкуренты 197, 218

Конкурентное высвобождение 211

Конкуренция 197

Консорция 206

Консументы 323

Короткодневные растения 149

Косвенные связи 203

Косное вещество 365

Кочевой образ жизни 245

Кривая Раункиера 178

Криобиоз 35

Криофилы 39

Криптобиоз 35

Криптофиты 158

Критическая длина дня 150

Круговорот

– азота 377

– биологический 375

– биологический гидросферы 373

– биологический суши 373

– воды 377

– глобальный 373

– углерода 374

Ксерофилы 89

Ксерофиты 85

Ксилофаги 308

Лидер 266

Литораль 96

Литосфера 365

Ложная гомойотермия 44

Льдоустойчивые растения 51

Макрофауна 129

Математическая экология 317, 318

Математические модели 318

Математическое моделирование 317

Мегафауна 130

Межъярусные растения 181

Мезогигрофиты 84

Мезотрофные растения 118

Мезофауна 128

Мезофилы 89

Мезофиты 84

Микроклимат 120

Микрофауна 126

Микроценопопуляции 243

Модели 321

– стратегические 321

– тактические 321

– эколого-экономические 321

Модификация 297

Модифицирующие факторы 297

Мозаичность 184

– фитогенная 185

Мозаично-циклическая организация экосистем 327

Моновольтинные виды 275

Монокарпические виды 275
Моноцикличность 275
Морозоустойчивые растения 51
Мутуализм 194

Нахлебничество 192
Нашествия 293
Нежаростойкие виды 52
Нейстон 100
Нейтрализм 196
Некрофаги 31
Нектон 100
Неморозостойкие растения 51
Нехолодостойкие растения 51
Нидиколы 193
Нитрофилы 118
Ноосфера 400
Ночные зоофаги 213

Обилие вида 180
Обитатели нор 131
Ограничивающие факторы 27
Одиночный образ жизни 256
Олиготрофные растения 118
Оптимум 22
Опушечный эффект 174
Оседлый образ жизни 245
Отношения паразит – хозяин 187
Отношения хищник – жертва 187

Палеоэкология 17
Паразитизм 189
Паразиты 189
Параллельные ряды жизненных форм 160
Пассивный путь приспособления 93

Пастьба 188
Пациенты 218
Пелагиаль 96
Пелагос 97
Петробионты 166
Петрофиты 118
Пирамида биомассы 336
Пирофиты 52
Планктон 98
Пленки жизни 368
Плотность популяции 220
Поведение организмов 61
Поведенческие различия 213
Погодные изменения 118
Пограничный эффект 174
Пойкилогидрические растения 82
Пойкилосмотические виды 102
Пойкилотермия 62
Пойкилотермные организмы 43
Покой вынужденный 35
Покой физиологический 35
Поливариантность онтогенеза 235
Поливольтинные виды 275
Поликарпические виды 275
Полифазный ритм 141
Пополнение 241
Популяции биотопические 225
– временные 226
– географические 225
– карликовые 226
– клональные 226
– клонально-панмиктические 226
– локальные 225
– местные 225
– независимые 226

- нестабильные 225
- панмиктические 226
- полузависимые 226
- постоянные 226
- суперпопуляции 226
- экологические 225
- элементарные 225
- Популяционная структура вида 221
- Популяционная экология 17
- Популяция 219
- Поступательные изменения в сообществе 342
- Поток энергии 327
- Правило Аллена 59
- Правило Бергмана 58
- Пределы выносливости организмов 23
- Приливо-отливные ритмы 140
- Прирост популяции 220
- Продуктивность автотрофов 340
 - биологическая 339
 - вторичная 342
 - Земли 339, 340
 - экосистем 340
- Продукция биологическая 13
 - валовая первичная 334
 - вторичная 334
 - первичная 334
 - чистая первичная 334
- Продуценты 323
- Пространственная дифференциация 214
- Пространственная структура популяций 241
 - диффузная 251
 - мозаичная 252
 - переложная 253
 - пульсирующая 253
 - циклическая 253

Прямые связи 203
Псаммобионты 166
Псаммофиты 118
Пульсирующие жизненные формы 161

Размерная дифференциация 213
Ранг особи 267
Расселение 280
Реализованная ниша 210
Регулирующие факторы 298
Регуляция 297
Регуляция численности популяций 297
Редуценты 323
Ресурсы среды 21
Рождаемость 220
Рудералы 218

Самоизреживание 287
Сапрофаги 31
Сапрофиты 31
Световой режим 104
Светолюбивые растения 69
Симбиоз 194
Симбионт 195
Синодический ритм 145
Синэкологический оптимум 209
Синэкология 17, 202
Система доминирования-подчинения 268
Склерофиты 86
Скрытая жизнь 31
Смены восстановительные 351
– демулационные 351
– дигрессионные 345
– конвейерные 352
– поточные 352

- экзогенетические 345
- эндогенетические 346
- Смертность 220
- Собирательство 188
- Среда обитания 19
- Стабильность биосферы 372
- Стада 265
- Стаи с лидерами 263
 - эквипотенциальные 263
- Стенобатные виды 23
- Стенобионтные виды 23
- Стеногалинные виды 23
- Стеноксобионты 100
- Стенотермные виды 23
- Стенофотные виды 73
- Степень доминирования 180
- Стипаксерофиты 86
- Стратегии выживания 279, 280
- Стресс-реакция 293
 - неспецифическая 293
 - специфическая 293
- Строматолиты 383
- Структура биологическая 227
 - биоценоза 172
 - возрастная 229
 - половая 227
 - пространственная 241
 - этологическая 255
- Сублиторальная зона 96
- Субпопуляции 243
- Суккуленты 85
- Сукцессионная серия 348
- Сукцессия 345, 346
 - вторичная 351
 - конвейерная 352

- первичная 350
- поточная 352
- экогенетическая 350

Сумма эффективных температур 46

Супралитораль 96

Суточный ритм 139, 140

Сциофиты 70

Тамнобионты 165

Температурные адаптации

- животных 55
- растений 44, 48

Температурный порог развития 45

Темп роста популяции 281

Теневыносливые растения 69, 71

Тенелюбивые растения 69

Термонейтральная зона 57

Термофилы 41

Терофиты 158

Территориальное поведение животных 246

Типы домовых участков у животных 246

- одиночные разобщенные 246
- одиночные перекрывающиеся 246
- групповые разобщенные 246
- групповые перекрывающиеся 246

Типы динамики численности 305

- стабильной 305
- флюктуирующей 306
- взрывной 306

Толерантность 44

Топические связи 205

Торпидное состояние 64, 65

Трата на дыхание 330

Трофаллаксис 262

Трофические связи 203

Трофические сети 328
Трофические цепи 329, 332
Трофический уровень 329

Ультраабиссаль 96
Условия среды 21

Фабрические связи 208
Фазовость 281
Факультативные гелиофиты 69, 71
Фанерофиты 157
Фенология 151
Физиологическая радиация 67
Физиологический оптимум 209
Физическая терморегуляция 51, 57
Филлобий 183
Фильтраторы 31
Фильтрация 108
Фитогенная мозаичность 185
Фитогенное поле 185, 237
Фитопланктон 100
Фитофаги 31
Фитоценоз 11
Фитоценоотипы 217
Флюктуация 307
Форезия 206
Форические связи 206
Формы роста 156
Фотоавтотрофы 31
Фотопериодизм 148
Фотосинтетическая активная радиация 67, 339, 341
Фототрофы 31
Фотофилы 73
Фотофобы 73
Фундаментальная ниша 210

Хамефиты 157
Хемотрофы 31
Химическая терморегуляция 56
Хищники 188
Хоминг 245
Хортобионты 165

Ценопопуляционные локусы 243
Ценопопуляция 230
– инвазионная 233
– нормальная 233
– нормальная неполночленная 233
– полночленная 233

Цепи выедания 332
– пастбищные 332
– питания 329
– потребления 332
– разложения 332

Циклические изменения сообществ 342

Циркадные ритмы 143

Цирканные ритмы 147

Частота встречаемости 180

Численность популяции 220

Эврибатные виды 23

Эврибионтные виды 23

Эвригалинные виды 23, 103

Эвриоксибионты 100

Эвритермные виды 23

Эврифотные виды 73

Эвтрофные растения 118

Эдафические факторы 117

Эдификаторы 177

Экзогенное тепло 42
Экобиоморфа 156
Экологическая валентность 23
Экологическая индивидуальность видов 26, 200
Экологическая ниша 210
Экологические факторы 19
Экологический спектр вида 25
Экологическое мышление 18
Экология 6, 9
– ландшафтов 17
– микроорганизмов 17
– млекопитающих
– насекомых 17
– общая 17
– популяций 11, 202
– птиц 17
– растений 17
– рыб 17
– эволюционная 17
Экосистема 13, 322
Экотоп 325
Эксплеренты 218
Экстенсивная корневая система 79
Экстремальные условия 24
Эндогенный ритм 138
Эндогенное тепло 42
Эпипелагиаль 97
Эремобионты 165
Эуксерофиты 86
Эуфотическая зона 105
Эуэдафические виды 165
Эффект группы 272, 312
Эффективная температура 45, 46

Ярусное сложение 181

Рекомендуемая учебная литература

Основная

Шилов И. А. Экология. М.: Высшая школа, 1997.

Христофорова Н.К. Основы экологии. Владивосток: Дальнаука, 1999.

Гиляров А. М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990.

Дополнительная

Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 1989.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции, сообщества. В 2 т. М.: Мир, 1989.

Горышина Т. К. Экология растений. М.: Высшая школа, 1979.

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1986.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978.

Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963.

Никольский Г. В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974.

Новиков Г. А. Очерк истории экологии животных. Ленинград: Наука, 1980.

Одум Ю. Экология. В 2 т. М.: Мир, 1986.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981.

Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979.

Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М.: Колос, 1971.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Наука, 1975.

Чернышев В. Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир, 1982.