



# ЭКОЛОГИЯ

## И РАЦИОНАЛЬНОЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

*Учебное пособие*



2021





МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ  
ДОНЕЦКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ  
Государственное образовательное учреждение  
Высшего профессионального образования  
«ДОНЕЦКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
Биологический факультет  
Кафедра ботаники и экологии

# ЭКОЛОГИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

учебное пособие

Издание третье, стереотипное



Донецк 2021



Экология и рациональное природопользование :  
учебное пособие. Издание третье, стереотипное /  
[сост. А. И. Сафонов] ; ГОУ ВПО Донецкий  
национальный университет, Биологический факультет,  
Кафедра ботаники и экологии. -  
Донецк : ДонНУ, 2021. - 104 с.

Рецензенты: А.К. Поляков, д.б.н., проф.; С. П. Жуков, к.б.н., ст.н.с.

*Представлены материалы для работы по дисциплине Экология и  
рациональное природопользование*



*Рекомендовано к изданию решением заседания кафедры ботаники и экологии Донецкого  
национального университета. Протокол № 13 от 10.06.2021 г.*

*Рекомендовано к изданию решением заседания ученого совета биологического  
факультета Донецкого национального университета. Протокол № 10 от 18.06.2021 г.*

## 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, пытается 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 приспосабливаться 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 вычленяться особое – биоценологическое 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 Риё 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. Макатуру, 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 изучать 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 переосмысления 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 приспособляясь 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 биоценозов и популяций; рассмотрение их относится к области синэкологии.

**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.

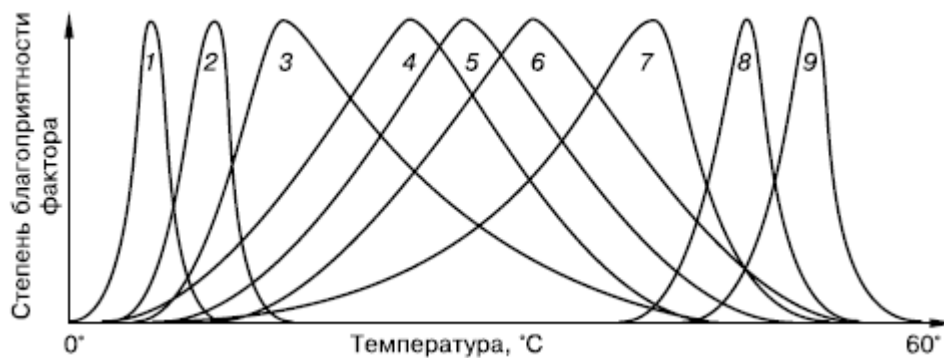
#### 1. Закон оптимума

Каждый фактор имеет определенные пределы положительного влияния на организмы. 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.



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 *Copilia 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.



Положение кривых оптимума на температурной шкале для разных видов:  
 1, 2 — стенохолодные виды, криофилы; 3–7 — эврихолодные виды; 8, 9 — стенохотные виды, термофилы

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

Неспособность переносить значительные колебания фактора, или узкая экологическая валентность, характеризуется приставкой «стено» — *стенохолодные*, *стенохотные*, *стенохалинные* 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 закалки 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 закалка, — 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. Оптимум для одних процессов может являться пессимумом для других. Так, температура воздуха от +40 до +45 °C у холоднокровных животных сильно увеличивает скорость обменных процессов в организме, но тормозит двигательную активность, и животные впадают в тепловое оцепенение. Для многих рыб температура воды, оптимальная для созревания половых продуктов, неблагоприятна для икрометания, которое происходит при другом температурном интервале.

Жизненный цикл, в котором в 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.

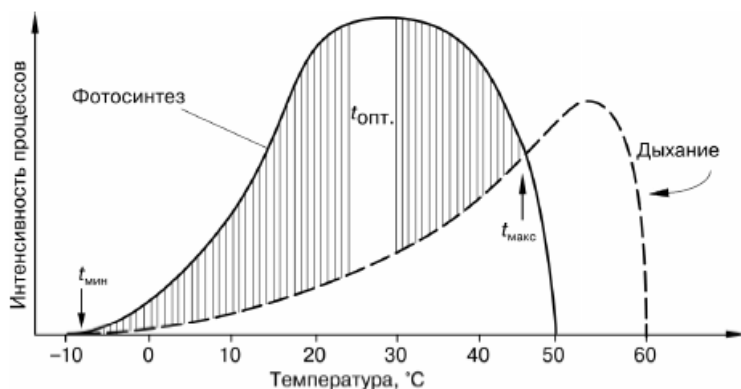
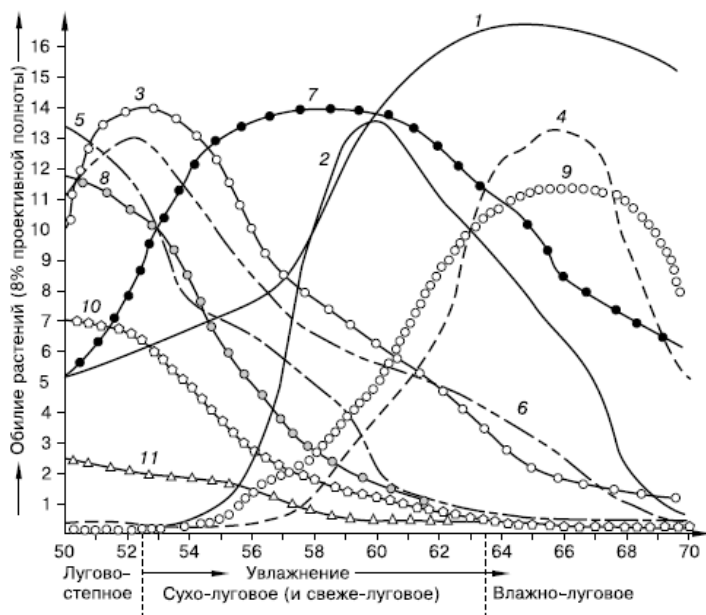


Схема зависимости фотосинтеза и дыхания растения от температуры (по В. Лархеру, 1978):

$t_{мин}$ ,  $t_{опт}$ ,  $t_{макс}$  — температурный минимум, оптимум и максимум для прироста растений (заштрихованная область)



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 — козлородник коротконосиковый

**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  $-7^{\circ}\text{C}$ , для взрослых форм  $-22^{\circ}\text{C}$ , а для яиц  $-27^{\circ}\text{C}$ . Мороз в  $-10^{\circ}\text{C}$  губит гусениц, но не опасен для имаго и яиц этого вредителя. Следовательно, экологическая валентность вида всегда шире экологической валентности каждой отдельной особи.

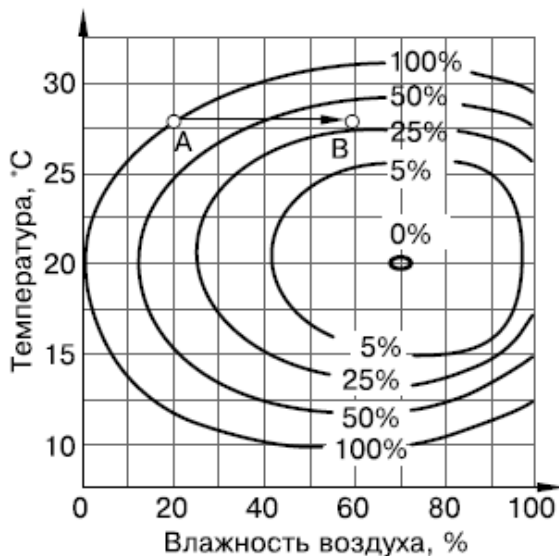
**4. Относительная независимость приспособления организмов к разным факторам.** Степень выносливости к какому-нибудь фактору не означает соответствующей экологической валентности вида по отношению к остальным факторам. Например, виды, переносящие широкие изменения температуры, совсем не обязательно должны 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.

*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. Эта закономерность получила название

**взаимодействия факторов.** Например, жару легче переносить в сухом, а не во влажном воздухе. Угроза заморозания 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.



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. 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.

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 уток, хотя все они относятся к одному отряду усонюгих 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. 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.

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 и т. п.) и целый ряд других групп. Так, несмотря на большое несходство в организации, одинаковый способ овладения добычей приводит у львов и мух-ктырей 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. 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.

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 °С), жидком водороде (-259,4 °С), жидком гелии (-269,0 °С), 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-хинономусов – *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

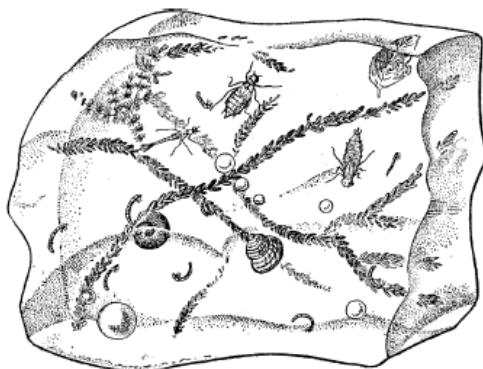
(споры бактерий, грибов и дрожжей), развившиеся впоследствии на обычных питательных средах. Возраст соответствующих горизонтов льда достигает 10–13 тыс. лет. Споры некоторых жизнеспособных бактерий выделены и из более глубоких слоев возрастом в сотни тысяч лет.

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. 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.

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. 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.

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 Q<sub>10</sub>. 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 Q<sub>10</sub> 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 такую же температурой. 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 °С. Ниже этих температур роста и развития одноклеточных организмов не происходит.

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 °С, 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 °С с замерзанием внеклеточной, но не внутриклеточной влаги. Морские обитатели практически не сталкиваются с температурами ниже -2 °С, но беспозвоночные приливно-отливной зоны (моллюски, усоногие раки и др.) зимой во время отлива переносят замерзание до – (15–20) °С. 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 °С.

**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  $+(60-75)^\circ\text{C}$ , есть как среди аэробных, так и анаэробных бактерий, спорообразующих, молочнокислых, актиномицетов, метанообразующих и др. В неактивном состоянии спорообразующие бактерии выдерживают до  $+200^\circ\text{C}$  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  $+(60-62)^\circ\text{C}$ . Известны десятки видов, способных быть активными при  $+50^\circ\text{C}$  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  $+(54-56)^\circ\text{C}$ . Высшие растения могут переносить краткосрочные нагревания до  $+(50-60)^\circ\text{C}$ , но активный фотосинтез даже у пустынных видов тормозится температурами, превышающими  $+40^\circ\text{C}$ . Так, в клетках суданской травы при  $+48^\circ\text{C}$  движение цитоплазмы останавливается уже через 5 мин. Критические температуры тела некоторых животных, например пустынных ящериц, могут достигать  $+(48-49)^\circ\text{C}$ , но для большинства видов температуры тела, превышающие  $+(43-44)^\circ\text{C}$ , 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  $+(40-45)^\circ\text{C}$ , то специализированные виды (криофилы и термофилы) расширяют его более чем вдвое (от  $-10$  до примерно  $+110^\circ\text{C}$ ), а в состоянии криптиобиоза 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**. 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.

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  $+(3-5)^\circ\text{C}$ . Растения дождевых тропических лесов не способны переносить снижение температуры до  $+(5-8)^\circ\text{C}$ . Коралловые полипы живут только в диапазоне температур воды от  $+20,5$  до  $+30^\circ\text{C}$ , т. е. в тропическом поясе океана. Голотурия *Elpidia glacialis* обитает при температуре воды от 0 до  $+1^\circ\text{C}$  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.

Для осуществления генетической программы развития пойкилотермным 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.

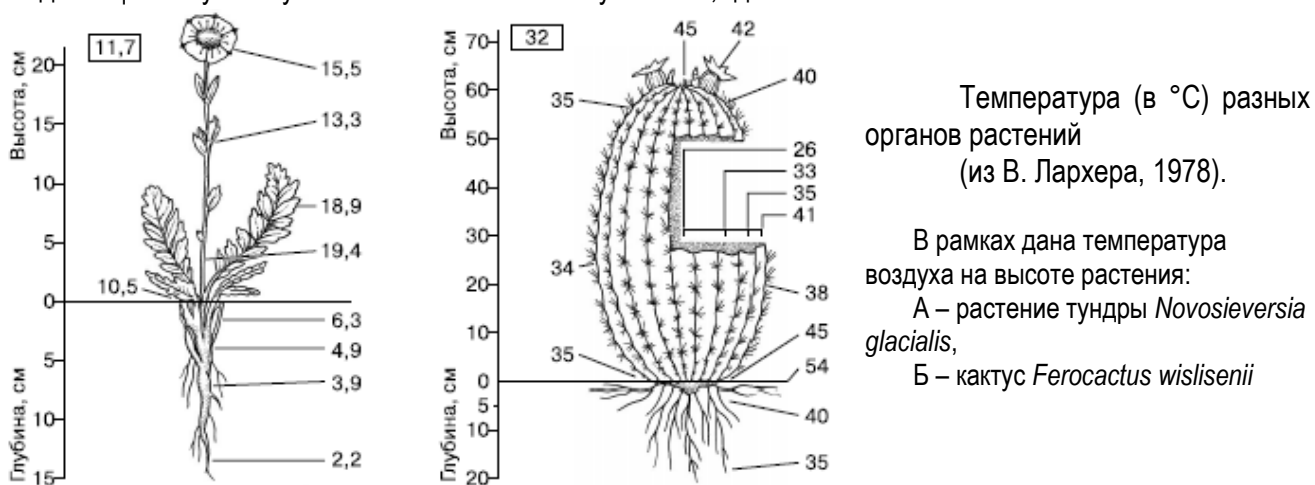
**Температурная компенсация.** Ряд пойкилотермных видов, обитающих в условиях переменных температур, развивает возможность поддерживать более или менее постоянный уровень обмена веществ в довольно широких пределах изменения температуры тела. Это явление называется температурной компенсацией и происходит 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, избежать 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. 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.



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 достигает более чем до  $20^\circ\text{C}$ , как, например, у крупных мясистых стеблей пустынных кактусов или стволов одиночно стоящих деревьев.

Основное средство отведения избытка тепла и предотвращения ожогов – *устычная 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, глянцевитая 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 адаптаций**, 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 чапаррала. 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  $+37^\circ\text{C}$  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  $+10^\circ\text{C}$ . Во время полета температура грудного отдела поддерживается на уровне  $40-41^\circ\text{C}$ . 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  $+5^\circ\text{C}$ , имея температуру тела  $36-38^\circ\text{C}$ . 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  $5-6^\circ\text{C}$  в диапазоне внешних температур от  $+25$  до  $+33^\circ\text{C}$ . 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.

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. Чередую 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 **термонеutralной 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 насекомых 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.

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. 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.

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. В войлокообразном гнезде синицы-ремеза, имеющем лишь один узкий боковой вход, тепло и сухо в любую погоду.

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 °С 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.

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 восполнения 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.

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. 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.

**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 впасть 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. 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 кожаные 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.

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 соответствующее 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

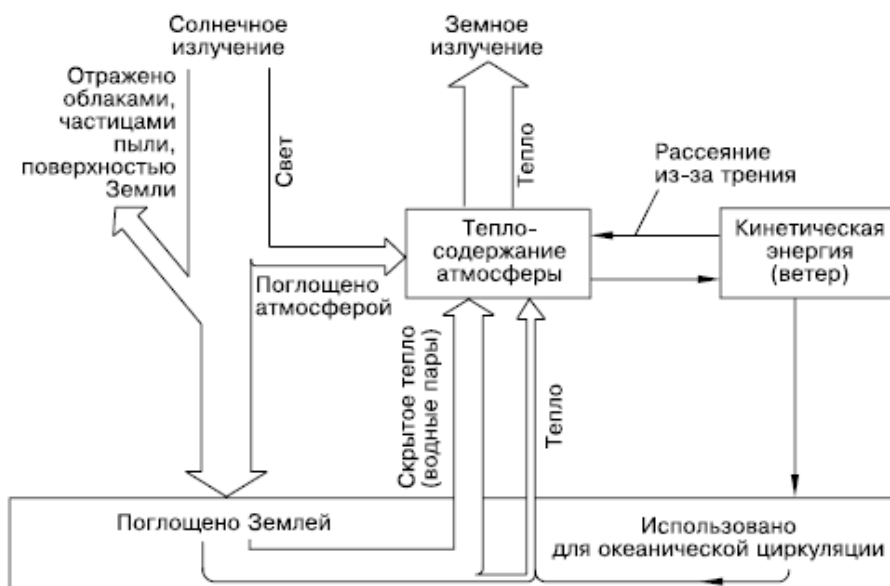
### 3.2.1. Солнечная радиация

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 %.

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.





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

**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 О<sub>3</sub>. 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<sub>2</sub>, 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, приспосабливаясь 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) **светолюбивые** (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**, (**умброфиты**) – 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  $\text{CO}_2$  идет путем  $\text{C}_4$ -дикарбоновых кислот, световое насыщение фотосинтеза не достигается даже при самой сильной освещенности. Это растения из засушливых областей (пустынь, саванн). Особенно много  $\text{C}_4$ -растений среди семейств мятликовых, осоковых, айзовых, портулаковых, амарантовых, маревых, гвоздичных, молочайных. Они способны к вторичной фиксации и реутилизации  $\text{CO}_2$ , освобождающегося при световом дыхании, и могут фотосинтезировать при высоких температурах и при закрытых устьицах, что часто наблюдается в жаркие часы дня.

Обычно  $\text{C}_4$ -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  $\text{CO}_2$ , 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 – теневые листья с теневой структурой, сходной со структурой листьев сциофитов.

*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 развитом 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 побегах 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 посевы 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.

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 цветковые 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.

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 цветковое 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.

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

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 застает 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 выбирать 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.

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. Когда медосбор очень обилен, 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

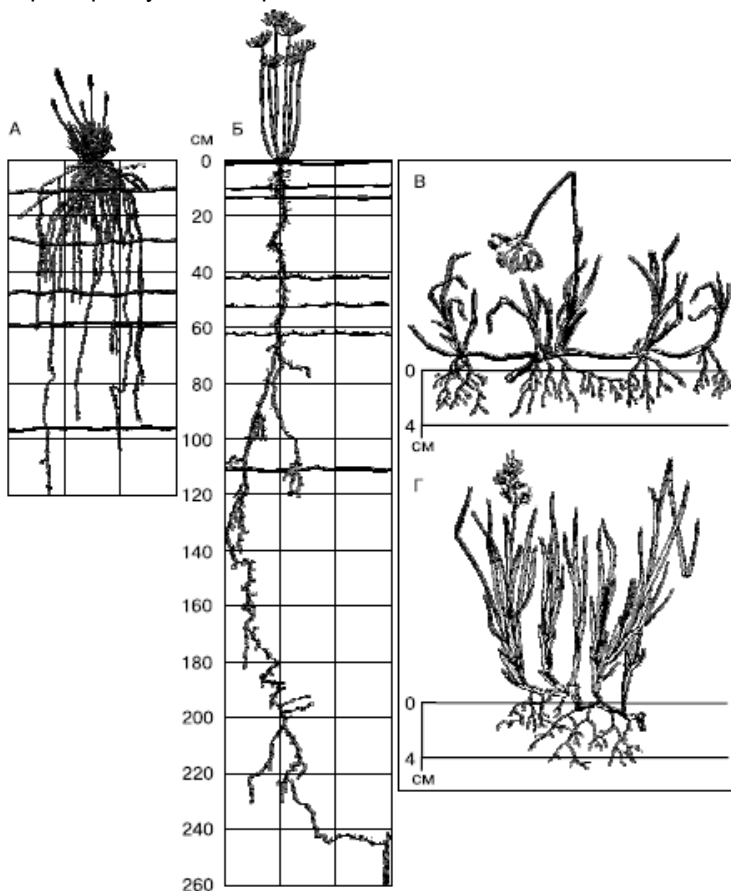
Протекание всех биохимических процессов в клетках и нормальное функционирование организма в целом возможны только при достаточном обеспечении его водой – необходимым условием жизни. Поддержание водного баланса имеет огромное значение для всех живых организмов.

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 набухшем 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.



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

А – *Festuca sulcata*;

Б – *Euphorbia Gerardiana* на черноземах;

В – *Eriophorum scheuchzeri*;

Г – *Hierochloa alpina* – из тундр

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<sup>3</sup> почвы варьирует от 90 м до 13 км, а поверхность корневых волосков может увеличиться в 400 раз.

Всасывание воды корнями затруднено при большой сухости почвы, засолении или сильной кислотности, при низкой температуре. Например, ясень 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. 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.

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, 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*.

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.

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<sub>2</sub>. 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.

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 широколиственного леса, 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 – аспарагус. В пустынях Центральной Америки и Южной Африки суккуленты могут определять облик ландшафта (рис. 33).

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  $\text{CO}_2$  внутрь растения. Поэтому многие суккуленты из семейств лилейных, бромелиевых, кактусовых, толстянковых ночью при открытых устьицах поглощают  $\text{CO}_2$ , который только на следующий день перерабатывают в процессе фотосинтеза. Поглощенный  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$ , который используется в процессе фотосинтеза. Таким образом, крупные вакуоли с клеточным соком запасают не только воду, но и  $\text{CO}_2$ . 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.

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.

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 водоемам 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. 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 водоемов, 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.

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 эпикуткулы 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 эпикуткулой.

*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. Основным 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. 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 крупной влагой, содержание которой, в зависимости от влажности воздуха, составляет от 10 до 18 %.

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 адаптации.

## 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. Водоёмы 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 водоёмы и подземные воды. В любом водоёме 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**. В зависимости от глубины бенталь делится на **сублиторальную** зону – область плавного понижения суши до глубины примерно 200 м, **батиальную** – 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**.

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  $1 \text{ г/см}^3$  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 *Priapulul 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).

В составе планктона – одноклеточные и колониальные водоросли, простейшие, медузы, сифонофоры, гребневика, крылоногие и килевоногие 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 тяжелой, 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 **нейстона** («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.

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,  $CO_2$  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 туфельки *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 пойкилосмотические виды переходят к неактивному состоянию – анабиозу в результате дефицита воды в теле при возрастании солёности. 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 солёности воды.

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

**Температурный режим** водоёмов более устойчив, чем на суше. Это связано с физическими свойствами воды, прежде всего высокой удельной теплоёмкостью, благодаря которой получение или отдача значительного количества тепла не вызывает слишком резких изменений температуры. Испарение воды с поверхности водоёмов, 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 водоёмах – 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 водоёмах 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 водоёмах 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 водоёма 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-зелёные проникают значительно глубже. Сгущающиеся с глубиной сумерки в океане имеют сначала зелёный, затем голубой, синий и сине-фиолетовый цвет, сменяясь наконец постоянным мраком. Соответственно сменяют друг друга с глубиной зелёные, 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 sublиторальной 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 чёрный. 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.

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 *биолюминесценции*. Светящиеся виды есть почти во всех классах водных животных от простейших до рыб, а также среди бактерий, низших растений и грибов. Биолюминесценция, по-видимому, многократно возникала в разных группах на разных этапах эволюции.

Химия биолюминесценции сейчас довольно хорошо изучена. Реакции, используемые для генерации света, разнообразны. Но во всех случаях это окисление сложных органических соединений (*люциферин*ов) 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.

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.

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.

## **4.2. 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, 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.

Малая плотность воздуха обуславливает низкую сопротивляемость передвижению. Поэтому многие наземные животные использовали в ходе эволюции экологические выгоды этого свойства воздушной среды, приобретя 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. Анемохорные семена и плоды растений обладают также либо очень мелкими размерами (например, семена орхидей), либо разнообразными крыловидными и парашютovidными придатками, увеличивающими их способность к планированию.

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 (ногостопки, 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  $\text{CO}_2$  от 15 до 22 кг/га в час, а неудобренная песчаная всего 2 кг/га.

В современных условиях мощным источником поступления дополнительных количеств  $\text{CO}_2$  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.

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

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 ( $\text{SO}_2$ ), 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. Некоторые виды растений особо чувствительны к  $\text{SO}_2$  и служат чутким индикатором его накопления в воздухе. Например, многие лишайники погибают даже при следах оксида серы в окружающей атмосфере. 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. «эдаφος» – 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. 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.

**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 непериодические 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 °С 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.

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.

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 среднем на 1 м<sup>2</sup> 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<sup>2</sup> 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 А**, в котором накапливается и преобразуется органическое вещество и из которого промывными водами часть соединений выносятся вниз; 2) **горизонт** вымывания, или иллювиальный **В**, где оседают и преобразуются вымытые сверху вещества, и 3) материнскую породу, или **горизонт С**, 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 А состоит из подстилки ( $A_0$ ) – слоя рыхлого скопления растительных остатков, темноокрашенного гумусового слоя ( $A_1$ ), в котором частицы органического происхождения перемешаны с минеральными, и подзолистого слоя ( $A_2$ ) – 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 В, 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. 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, 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 амебы 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.

Для дышащих воздухом несколько более крупных животных почва предстает как система мелких пещер. Таких животных объединяют под названием **мезофауна**. 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 эпикутиколой в сочетании с примитивной трахейной системой, обеспечивающей дыхание.

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.

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 *Bdellovibrio*, 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. 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.

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 пластинчатожабренных моллюсков, окружаются и замуровываются отложениями перламутра – возникает жемчужина. Чаще, однако, защитная роль зооцецидиев 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. 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.

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.

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. 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 прикомлеву 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.

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.

## Глава 5. 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. 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. 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.

Среди самых разнообразных по внешнему облику планктонных организмов (одноклеточных водорослей, кишечнополостных, ракообразных, моллюсков, червей, личинок разных групп беспозвоночных, пелагической икры рыб и т.д. 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, 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**.

### 5.1. Жизненные формы растений

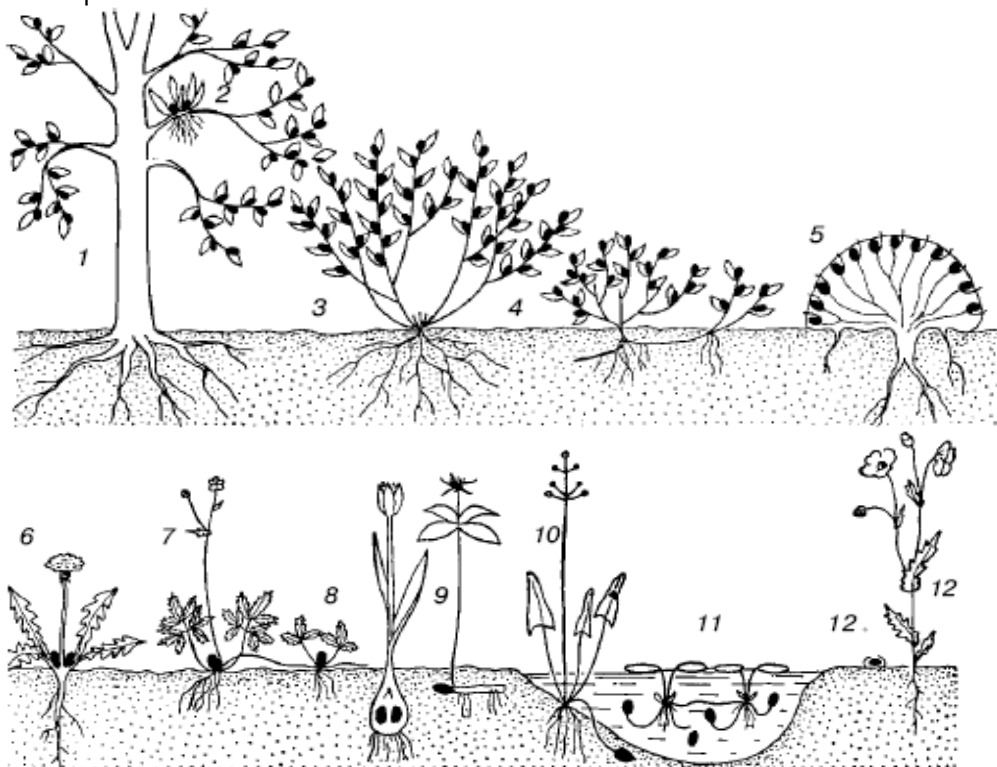
Понятие жизненной формы зародилось при изучении растительного покрова. Сам термин вошел в науку только в конце XIX в., но большое разнообразие форм растений в природе, определяющих ландшафты разных территорий, привлекало ботаников еще в древности.

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, наличию луковиц 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.



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



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».

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.

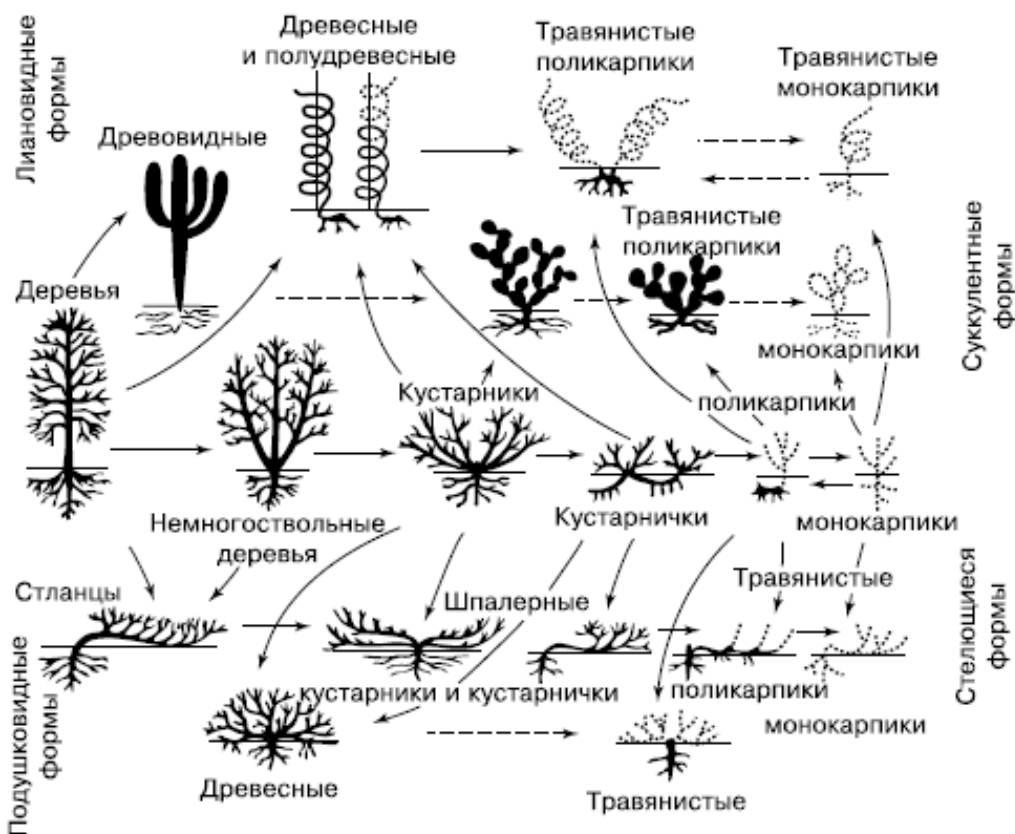
Липа сердцевидная относится к отделу древесных растений, классу кронаобразующих с полностью одревесневшими удлиненными побегами, подклассу наземных, группе с подземными корнями, подгруппе прямостоячих, секции одноствольных (лесного типа), к листопадным деревьям.

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 кистекорневое 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.). 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.

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 тимopheевку луговую (злаки), ожику волосистую (ситниковые), осоку заячью (осоковые) и т. д.



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

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**.

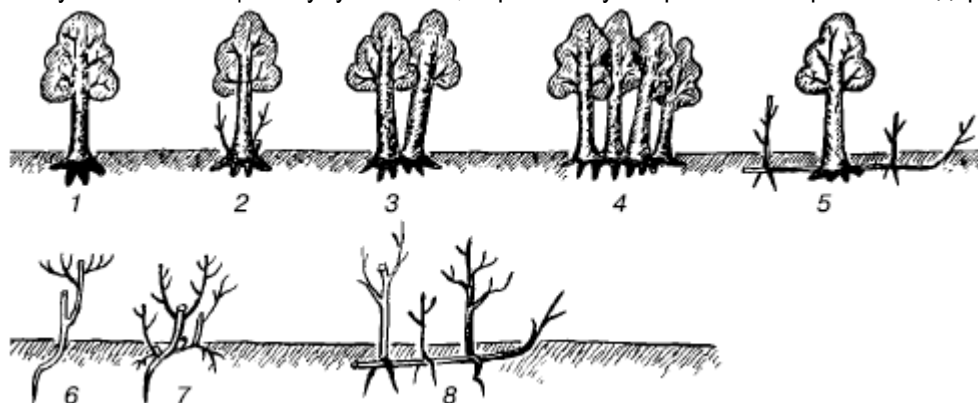
Жизненная форма вида может меняться в пределах ареала в разных географических и экологических условиях. Многие виды деревьев на границах ареала образуют кустарниковые, нередко стелющиеся формы, например, ель обыкновенная на Крайнем Севере, ель сибирская на Южном Урале и в Хибинах.

Отдельные виды деревьев представлены разными жизненными формами в одних и тех же географических районах и даже в одних и тех же фитоценозах (рис.). 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.



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 стланник

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.

## 5.2. 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 удлинненными 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.

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.).

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 тонкопородных слоев почвы – отличаются мелкими размерами, сильным укорочением придатков, редукцией вилки, полным отсутствием глаз и пигмента. **Гемиздафические формы** характеризуются промежуточными чертами: частичной редукцией глаз, рассеянным пигментом, укороченной вилкой и др.

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.

## Глава 6. БИОЦЕНОЗЫ

### 6.1. 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 **биоценотическую 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.). 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.



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

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

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

**В – биоценоз зарослей зостеры:** 16– зостера; 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 *Trochoporsis*;

**Ж – сероводородное царство бактерий;**

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

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 листья 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 непрямых, 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 биоценологические 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 уравновешивания 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 простираться 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.

## 6.2. Структура биоценоза

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

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.

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.).

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. Разнообразные 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. 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. 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.

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). Удаление вида-эдификатора из биоценоза обычно вызывает изменение физической среды, в первую очередь микроклимата биотопа.

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.

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 биоценотические 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.

**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 дм<sup>3</sup> воды в водоеме или число птиц, гнездящихся на 1 км<sup>2</sup> 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  $\Sigma$  – знак суммы,  $p_i$  – доля каждого вида в сообществе (по численности или массе), а  $\log_2 p_i$  – двоичный логарифм  $p_i$ .

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 (борцы, 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. 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.

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. 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).

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 CO<sub>2</sub>. 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. 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.

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 неменьшей 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.

### 6.3. 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.

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. По существу, типичный паразитический характер имеют связи насекомых-вредителей с растениями. Паразиты обычно намного мельче своего хозяина.

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. 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 трипаносомы 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 листьев насекомыми стимулирует ростовые процессы, в результате чего растения более полно развивают фотосинтетический аппарат, таким образом, некоторая степень «вред» 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.

**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 находящихся 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 молодой муравьями, 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.

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 b-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, лишённые возможности потреблять мягкий кал, худеют или плохо прибавляют в массу и чаще подвержены различным заболеваниям. Мягкий кал кроликов – это почти неизменное содержимое слепой кишки, обогащенное витаминами (преимущественно В<sub>12</sub>) 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. *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.).

**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.

**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 санным 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.

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. Парка 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.

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.

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 двойное 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.

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. 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. 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**.

**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 короледам 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. Любой биоценоз пронизан пищевыми связями и представляет собой более или менее локализованный в пространстве участок общей трофической сети, связывающей все живое на Земле.

**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 самый сложный консорций, это – целый мир. Полевка с ее эктопаразитами, с гельминтами, с простейшими, бактериями, населяющими ее внутренние органы, опять есть целый консорций».

*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.*

**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.

**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.).

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. 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 морозостойчивости враги гессенского комарика вымерзают почти полностью. Это дает возможность вредителю быстро восстановить собственную численность, сокращенную морозами, и беспрепятственно размножаться в угрожающем для урожая количестве.

#### 6.4. 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 биоценологические 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 уживаться 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 перекрыванием – 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.

Совместно могут обитать по несколько видов из одной трофической группы. Механизмы выхода из конкуренции и разграничения экологических ниш при этом следующие.

1. **Размерная дифференциация.** 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.

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, головастиков 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. 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, повилка, 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), оказываются в иных условиях температуры, освещенности, газового режима, чем плавающие на поверхности (телорез, 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 пылью 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.

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*. 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.

### 6.5. 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 ценотических стратегий Раменского-Грайма можно относить к общеэкологической.

## Глава 7. ПОПУЛЯЦИИ

### 7.1. 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 надиндивидуальной системы. Адаптивные возможности вида в целом как системы популяций значительно шире приспособительных особенностей каждой конкретной особи.

### 7.2. 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.

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 внутривидовыми 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.



### 7.3. 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.

**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. Среди цветковых растений встречается немало двудомных видов, у которых существуют мужские и женские особи: виды ив, тополей, щавель малый, бодяк полевой и др. Есть и виды с женской двудомностью, когда одни особи имеют обоеполые цветки, а другие – женские, т.е. с неразвитым андроцеумом.

**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. 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.

**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.

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 плотнодерновинных злаков (типчак, ковыли, змеевка и др.) счетной единицей наряду с молодыми особями может быть компактный клон, который в отношениях со средой выступает как единое целое.

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.

В зависимости от особенностей размножения члены **популяции животных** 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 листовёртки, 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. 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.

**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. 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, 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 имматурных). 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.

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 «станций 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.

**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.

#### 7.4. Динамика популяций

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  $\Delta N$  за отрезок времени  $\Delta t$ , 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 козули 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. 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  $r$ .

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)**.

**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.

**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, 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.

**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 бессилён, 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.

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 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 видового ареала. Проникновение расселяющихся особей на не занятые еще видом территории, заселение их и образование новых популяций называют **инвазией**.

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.

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.

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.

### Типы динамики численности популяций

**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.

## Глава 8. ЭКОСИСТЕМЫ

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.

**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: **эктоп** – совокупность условий абиотической среды и **биоценоз** – совокупность всех живых организмов.

*Эктоп* часто рассматривают как абиотическую среду, не преобразованную растениями (первичный комплекс факторов физико-географической среды), а *биотоп* – 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). **Биогеоценолотические парцеллы** включают в себя растения, животное население, микроорганизмы, мертвую органику, почву и атмосферу по всей вертикальной толще биогеоценоза, создавая его внутреннюю мозаику. Биогеоценолотические 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, крупнопоротниковая 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.



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.

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.

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.

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.

В большинстве наземных экосистем действует также **правило пирамиды биомасс**, т. е. суммарная масса растений оказывается больше, чем биомасса всех фитофагов и травоядных, а масса тех, в свою очередь, превышает массу всех хищников.

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.

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-типчачовая 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.

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.

## ГЛАВА 9. ПРИНЦИПЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ

Рациональное природопользование, по **Н.Ф. Реймерсу**, – это система деятельности, призванная обеспечить экономную эксплуатацию природных ресурсов и условий и наиболее эффективный режим их воспроизводства с учетом перспективных интересов развивающегося хозяйства и сохранения здоровья людей. Только рациональное природопользование может обеспечить условия для устойчивого развития человечества и получение материальных благ, максимальное использование каждого природно-территориального комплекса и одновременно не допустить негативного влияния процессов природопользования на биосферу.

Таким образом, **рациональное природопользование – это высокоэффективное хозяйствование, не приводящее к резким изменениям природно-ресурсного потенциала и не ведущее к глубоким переменам в окружающей среде.** Совершенствование ресурсных циклов является магистральным путем перехода к рациональному природопользованию и базируется на нескольких общих правилах и принципах, которые можно использовать в любой области природопользования и производства. Эти принципы можно сформулировать следующим образом:

**Принцип системного подхода** предусматривает всестороннюю комплексную оценку воздействия производства на окружающую среду и ее ответных реакций. С позиции системного подхода ни один ресурс не может использоваться или охраняться независимо от другого.

**Принцип оптимизации природопользования** заключается в применении наиболее целесообразных решений об использовании природных ресурсов и природных систем на основе одновременного экологического и экономического подхода, прогноза развития различных отраслей и регионов.

**Принцип опережения темпов заготовки сырья темпами выхода конечной продукции** основан на снижении количества образующихся в процессе производства отходов, т. е. на более полном использовании и уменьшении количества исходного сырья, затрачиваемого на единицу продукции.

**Принцип гармонизации отношений природы и производства** заключается в создании и эксплуатации природно-технических систем, обеспечивающих, с одной стороны, высокие производственные показатели, а с другой – поддержание в зоне своего влияния благоприятной экологической обстановки. Гармонизация отношений природы и человека изучается теорией коэволюции. **Козволюция — это взаимосвязанная совместная эволюция человека и природы.** Общество может жить и развиваться только внутри биосферы и за счет ее ресурсов, поэтому оно жизненно заинтересовано в ее сохранении. Однако из-за того, что эволюция природы идет очень медленно, а социальная эволюция человека быстро, многие виды не успевают приспособиться и вымирают. Общество должно сознательно ограничить свое воздействие на природу, чтобы обеспечить возможность дальнейшей коэволюции.

**Принцип (правило) меры преобразования природных систем.** В ходе эксплуатации природных систем нельзя переходить пределы, позволяющие этим системам сохранить свойство самоподдержания (саморегуляции и самоорганизации), т. е. необходимо учитывать их ассимиляционную емкость, количество изымаемого природного ресурса, структуру экосистемы и другие факторы, обеспечивающие ее функционирование.

**Принцип саморегуляции.** При создании техногенных комплексов необходимо учитывать, что способностью к саморегуляции и саморазвитию могут обладать не только биологические, но отчасти и рационально созданные производственные и природно-техногенные системы, что позволяет значительно снизить их негативное влияние на биосферу и затраты на поддержание устойчивости.

**Принцип комплексного использования природных ресурсов и концентрации производства** на базе имеющихся в регионе сырьевых, энергетических, демографических ресурсов заключается в создании территориальных производственных комплексов, которые позволяют более полно использовать природные ресурсы, тем самым снизив количество отходов и вредную нагрузку на окружающую среду. Такие комплексы имеют специализацию, сконцентрированы на определенной территории, обладают единой производственной структурой и совместными усилиями обеспечивают охрану окружающей среды.

**Принцип безотходности.** Отходы, образующиеся в результате использования одного природного ресурса, должны использоваться или служить сырьем для другого производства. Этот принцип фактически дополняет предыдущий, так как его можно сформулировать и несколько иначе – **необходимо создание таких производственных комплексов, в которых образующие их предприятия утилизируют отходы друг друга.**

Таким образом, рациональное природопользование и экологическая оптимизация промышленности предусматривают создание эколого-производственных комплексов, направленных на комплексное использование и полную утилизацию вовлекаемых в ресурсные циклы веществ (в том числе включение в замкнутый производственный цикл, необходимой для большинства процессов воды) и энергии, подобно тому, как в природе миллионы лет осуществляется естественный биогеохимический круговорот. Внедрение таких замкнутых циклов означало бы полностью безотходное производство. Однако в реальной жизни какое-то количество отходов неизбежно, поэтому необходимо стремиться к малоотходным и ресурсосберегающим производствам. Под **безотходной (малоотходной) технологией** подразумевается такой способ производства, при котором наиболее рационально и комплексно используются сырье и энергия в цикле «сырье — производство — потребление — вторичные сырьевые ресурсы». **Основные направления развития** малоотходных и ресурсосберегающих технологий следующие:

- все производственные процессы должны осуществляться при минимальном числе технологических этапов, поскольку на каждом образуются отходы, и теряется сырье;
- технологические процессы должны быть непрерывны, что позволяет наиболее эффективно использовать сырье, оборудование и энергию;
- мощность технологического оборудования должна быть оптимальной, что определяет максимальный коэффициент полезного действия и минимальные потери;
- при разработке технологического оборудования необходимо предусматривать широкое использование автоматических систем, обеспечивающих оптимальное ведение технологических процессов и качество продукции, с минимальным выходом вредных веществ;
- выделяющаяся в различных технологических процессах теплота должна быть использована, что позволит сэкономить энергоресурсы и снизить тепловую нагрузку на окружающую среду.

Постепенный переход на малоотходные и ресурсосберегающие технологии в производстве приведет к значительному снижению нагрузки на окружающую среду и повышению эффективности природопользования. О колоссальном потенциале малоотходных технологий свидетельствуют следующие цифры: из-за несовершенства технологий извлечения в земных недрах остается до 30% угля, 20 — железной руды, нефти — до 50, а степень ее переработки в России составляет всего 65-70% (в развитых странах до 90%), водопотери в городах и сельском хозяйстве достигают 40-50% и т. д. Если же взять цветные и редкие металлы, то доля полезного компонента составляет лишь сотые и тысячные доли процентов от объема добываемой руды и попутно извлекаемой пустой породы. Остаточные отходы в лучшем случае представляют собой громадные скопления, захламляющие и загрязняющие земную поверхность.

К сожалению, современный технологический уровень не позволяет в короткие сроки осуществить переход к малоотходному хозяйствованию и ликвидировать негативные последствия развития производства. С учетом этого в различных отраслях промышленности могут реализоваться различные природоохранные мероприятия:

- инженерные мероприятия направлены на совершенствование существующих и разработку новых технологических процессов, материалов и машин с целью исключения или смягчения негативных воздействий на природную среду;
- технологические мероприятия позволяют изменить показатели и характеристики источников воздействия на биосферу, определяющие их интенсивность;
- организационные мероприятия связаны с совершенствованием управления, структуры и функционирования новых или действующих природно-промышленных систем;
- экологические мероприятия обеспечивают использование потенциала самоочищения или самовосстановления природной среды.

## ГЛАВА 10. ЗАКОНЫ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ

Природопользование — молодая наука, но древнейшая отрасль человеческого знания. Основы рационального взаимодействия с биосферой закладывались еще в античный период. Марк Порций Катон (234-149 г. до н. э.) в книге «Земледелие» привел классификацию пахотных почв Древнего Рима и рассмотрел возможности улучшения их состояния (путем внесения органических удобрений и посева бобовых культур). Были предприняты также попытки улучшить прилегающий к городам ландшафт с помощью складирования различных отходов. Например, в Древнем Риме твердыми отбросами укрепляли берега Тибра (с утилизацией мусора). В результате здесь появился холм Коллина-ди-Теста (Холм глиняных горшков), который порос в настоящее время деревьями и кустарниками. Первые письменные законодательные акты по охране биосферы (в современном понимании) в России датируются X-XII вв. Так, уже в «Русской Правде» Ярослава Мудрого ограничивалась добыча зверей и птиц.

Длительный период эксплуатации человеком ресурсов биосферы и их разнообразие, причастность к природопользованию многих наук привели к накоплению большого количества информации в области природопользования и формированию системы различных законов, принципов, правил. Поэтому, несмотря на относительную «молодость» природопользования как науки, ее междисциплинарность позволила в сравнительно короткие сроки сформировать свой понятийный аппарат и постулаты, которые обобщают наиболее важные сведения и причинно-следственные связи, установленные различными науками в применении к задачам природопользования и взаимодействия человека с биосферой. Эти законы группируются авторами по-разному.

От нескольких законов экологии **Б. Коммонера** (*все связано со всем; все должно куда-то деваться; природа «знает» лучше; ничто не дается даром*) до законов всеобщей экологии **Ю.Н. Куражковского** и масштабных обобщений **Н.Ф. Реймерса**. Большинство специалистов выделяют 10-15 законов, позволяющих сформулировать основные особенности природопользования. С учетом наших дополнений и уточнений формулировок их можно разделить на три группы:

- *фундаментальные законы биосферы, лимитирующие природопользование;*
- *процессы и причинно-следственные связи в природе, проявляющиеся под воздействием антропогенеза;*
- *основные задачи и тенденции развития современного этапа природопользования в направлении коэволюции и перехода к ноосфере.*

Первая группа характеризует фундаментальные законы биосферы (для условий Земли постоянные), а две других имеют исторический характер. Эти законы проявляются во взаимодействии общества с природой, поэтому они временны и зависят от этапа развития человечества.

Фундаментальным законом, имеющим непосредственное отношение к природопользованию, является **закон внутреннего динамического равновесия** — вещество, энергия, информация и динамические качества природных систем взаимосвязаны настолько, что любое изменение одного из этих показателей вызывает сопутствующие функционально-структурные количественные и качественные изменения, сохраняющие общую сумму вещественно-энергетических, информационных динамических качеств систем, где эти изменения происходят, или в их иерархии.

По мнению Н.Ф. Реймерса, этот закон один из ключевых в природопользовании. Поскольку до тех пор, пока производимые изменения не очень велики, каждая система в соответствии с принципом Ле-Шателье стремится измениться таким образом, чтобы свести к минимуму эффект внешнего воздействия и таким образом восстановить исходное состояние (фактор саморегуляции и самоорганизации). Но как только производимые перемены достигают существенных масштабов, они становятся необратимыми и передаются на другие иерархические уровни, сопряженные системы и биосферу в целом.

Другим важным следствием этого закона является тот факт, что взаимодействие вещественно-энергетических, экологических компонентов (энергии, газов, организмов, субстратов) не линейно, т. е. слабое воздействие или изменение одного из показателей может вызвать сильные отклонения в других (и во всей системе в целом). Следствием этого закона является *правило интегрального ресурса*. В соответствии с ним конкурирующие в сфере использования определенных природных систем отрасли хозяйства неминуемо наносят ущерб друг другу и тем сильнее, чем значительнее они изменяют совместно

эксплуатируемый объект (например, водные ресурсы — гидроэнергетика, речной транспорт, рыболовство, орошаемое земледелие, коммунальное хозяйство).

Одним из фундаментальных законов, устанавливающих направление и движущие силы эволюции биосферы как материальной основы природопользования, является **закон биогенной миграции атомов**, сформулированный и названный **А.И. Перельманом геохимическим законом В.И. Вернадского**. Согласно этому закону миграция химических элементов на земной поверхности и в биосфере в целом осуществляется или при непосредственном участии живого вещества (биогенная миграция), или же она протекает в среде, геохимические особенности которой ( $O_2$ ,  $CO_2$ ,  $H_2$  и т.д.) обусловлены живым веществом, как тем, которое в настоящее время населяет биосферу, так и тем, которое действовало на Земле в течение всей геологической истории. Этот закон устанавливает ведущую и регулирующую роль живого вещества в эволюции Земли и формировании ответных реакций на антропогенное воздействие.

Логическим продолжением является следующий закон В.И. Вернадского – **все живое вещество Земли физико-химически едино**. Этот закон имеет важное следствие: вредное для одной части живого вещества не может быть безразлично для другой его части, или: вредное для одних существ вредно и для других. Поэтому любые физико-химические агенты, смертельные для одних организмов, не могут не оказывать вредного влияния на другие организмы. Вся разница состоит лишь в степени устойчивости видов и разнокачественности особей. По Н.Ф. Реймерсу, менее очевидно, но вполне возможно следующее следствие, заключающееся в том, что внутри глобального живого вещества имеется сложная взаимосвязь, – в данный геологический период существует как бы единая «сеть жизни». Разрывы этой «сети» создают в ней нечто подобное дырам и снижают устойчивость системы в целом.

Возможным следствием вышеописанного закона является **закон ускорения эволюции** — скорость формообразования с ходом геологической истории увеличивается, а средняя продолжительность существования видов снижается. Если принять во внимание **закон усложнения организации организмов и природных систем** (К.Ф. Рулье) в процессе исторического развития, получается, что высокоорганизованные и более специализированные формы существуют меньшее время, чем низкоорганизованные. Но буферные свойства биологических и биокосных систем тем выше, чем эти системы сложнее. Таким образом, в процессе развития, дифференциации и отмирания экосистем происходит усложнение и ускорение заполнения пробелов в «сети жизни», что повышает устойчивость биосферы в целом.

Очевидно, что в условиях постепенной специализации и усложнения экосистем усиливается и проявление **закона экологической корреляции**. По Н.Ф. Реймерсу, в экосистеме, как и в любом другом природно-системном образовании, особенно в биотическом сообществе, все входящие в нее виды живого вещества и абиотические компоненты функционально соответствуют друг другу. Выпадение одной части системы неминуемо ведет к изменению или выпадению всех тесно связанных с ней других частей и функциональному изменению всего целого в соответствии с законом внутреннего динамического равновесия.

Согласно экологическому **закону минимума Ю. Либиха** при совокупном воздействии нескольких факторов решающее влияние на биологические процессы оказывает тот из них, который находится в минимуме. Таким образом, выносливость организма (экосистемы) определяется или лимитируется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей, дальнейшее снижение потенциала которого ведет к гибели организма или деструкции экосистемы. Роль таких факторов могут выполнять температура, свет, вода, содержание химических элементов и т.д. В системах с неустойчивым состоянием, когда поступление в них различных веществ и энергии меняется закономерно, лимитирующими попеременно или одновременно могут становиться различные факторы.

Этот закон уточняется **законом толерантности В. Шелфорда**, в соответствии с которым лимитирующим фактором процветания организма (или экосистемы) может стать как минимум, так и максимум экологического воздействия, диапазон между которыми определяет величину выносливости (толерантности) организма к данному фактору (иначе говоря, много плохо и мало плохо, все хорошо в меру). Например, при определенном количестве осадков максимальной биологической продуктивности можно добиться только в соответствующем интервале температур, и наоборот.

Одним из ведущих законов, проявившихся в процессе эксплуатации человеком природных ресурсов, является **закон ограниченности (исчерпаемости) природных ресурсов**, который основан на том, что Земля как планета представляет ограниченное целое и на ней не могут существовать бесконечные части.

Частным проявлением и близким по смыслу к предыдущему является **закон убывающего естественного плодородия**, который устанавливает, что вследствие постоянного изъятия с урожаем полезных компонентов и длительного выращивания монокультур происходит нарушение процессов почвообразования, накопление токсичных веществ и снижение плодородия угодий.

Согласно **закону необратимости взаимодействия «человек – биосфера»**, сформулированному П. Дансеро, даже часть возобновимых природных ресурсов (животных, растений) может стать исчерпаемой, невозобновляемой, если человек в результате нерационального природопользования делает невозможным их жизнедеятельность и воспроизводство. В результате разрушительной деятельности человека за последние 400 лет с лица Земли исчезло более 160 видов только млекопитающих и птиц. Этот процесс привел к установлению Н.Ф. Реймерсом **закона эволюционно-экологической необратимости** – экосистема, потерявшая часть элементов или сменившаяся другой, в результате дисбаланса компонентов не может вернуться к своему первоначальному состоянию и к ней нужно подходить как к новому индивидуальному природному образованию.

**Закон падения ресурсного потенциала** – в рамках одной общественно-экономической формации (способа производства) и одного типа технологий природные ресурсы делаются все менее доступными и требуют увеличения затрат труда и энергии на их извлечение и транспортировку.

Законом, дополняющим данную формулировку, является **закон снижения энергетической эффективности**, в котором отражается факт увеличения затрат на получение единицы продукции с течением времени и истощением природных ресурсов. Его ярким проявлением являются современные проблемы с обеспечением мировой экономики нефтью. Несмотря на то, что как 10, 20, 30 и более лет назад обеспеченность нефтью оценивалась в 30-50 лет, цены на нее растут ввиду истощения легкодоступных залежей и введения в эксплуатацию месторождений с высокой стоимостью извлечения или доставки. Поэтому энергетическая эффективность нефтедобычи постоянно падает. Если в начале прошлого века, затратив условно 1 баррель нефти, можно было добыть 100 баррелей, то к концу 30-х гг. это соотношение снизилось до 1:80, в 60-х – 1:40, в настоящее время – 1:20, а в ближайшем будущем ожидается 1:5.

**Закон соответствия между уровнем развития производственных сил и природно-ресурсным потенциалом** устанавливает, что развитие производственных сил происходит относительно постоянно до момента истощения природно-ресурсного потенциала, который характеризуется как социально-экономический или экологический кризис. Кризис разрешается через революционное изменение производственных сил (промышленная, аграрная, научно-техническая революция). В частности, формирующийся вследствие удорожания нефти энергетический кризис может быть разрешен введением новых источников энергии – водородная энергетика, термоядерная и др., что приведет к новой научно-технической революции.

Последние законы проявляют действие другого – **закона о неизбежном увеличении наукоемкое общественного развития**, что делает опережающее развитие науки одним из основных факторов устойчивого развития человечества.

**Закон совокупности действия природных факторов** (или закон физиологических взаимодействий) – величина урожая зависит не от отдельного, пусть даже лимитирующего фактора, но от всей совокупности экологических факторов одновременно. Влияние каждого фактора различно и может быть подсчитано.

**Закон предельной урожайности** (правило территориального экологического равновесия), описанный К. Праттом, устанавливает, что повышение урожайности имеет тенденцию к замедлению, по мере того как необоснованно растет количество вносимых удобрений.

Следующий **закон** подчеркивает, что климатические зоны – это не только природные зоны, но и зоны природопользования, включающего в себя и хозяйственную деятельность, и здравоохранение. Каждому типу климата соответствует определенный связанный с ним комплекс общих особенностей развития природных процессов и систем. Поэтому **устойчивость и продуктивность экосистем**

**определяется соответствием их видового состава условиям жизни и степени развитости этих систем.** Это особенно ярко проявляется в сельском хозяйстве. Например, на Северном Кавказе по степени уменьшения устойчивости хозяйственного использования и усиления преобразования природных ландшафтов (проявляющегося в изменении рельефа, гидрологического режима, химизма почвенных растворов, содержаний и соотношений химических элементов в почвах) применяемые агротехнологии образуют следующий ряд: Пастбищные луговостепные < Богарные однолетние < Орошаемые однолетние < Пастбищные на полупустынях < Виноградные < Садовые < Чайные < Рисовые. Как видим, наиболее «капризными» и особенно значительно трансформирующими ландшафты региона являются интродуцированные или выращиваемые на краю ареала сельскохозяйственные культуры (рис и чай), требующие повышенного внимания и затрат со стороны человека.

В практике природопользования очень важно знать и предвидеть результаты интеграции различных природных ландшафтообразующих факторов: климата, геологии, геоморфологии, гидрологии, почвообразования, растительного покрова, ветровой эрозии и их взаимодействие с различными видами природопользования. В связи с этим целесообразно привести несколько **законов развития эколого-геохимических изменений в ландшафтах под влиянием антропогенной деятельности:**

1. Изменения, происшедшие в определенной части (ярусе) ландшафта, скажутся во всех частях этого ландшафта за счет связей между ними. Поэтому нельзя техногенным путем произвести изменения только в одной части ландшафта. Причем, как подчеркивал Ю.Н. Куражковский, соотношение воздействия различных факторов можно изобразить в виде пирамиды, в основании которой лежит климат, выше – геология, гидрология, почвы, растительность и животный мир. Изменение каждой ступени этой пирамиды (ландшафтообразующего фактора) коренным образом меняет состояние вышележащих ступеней и лишь частично сказывается на нижележащих.

2. Коренные изменения ландшафтно-геохимической обстановки (смена одного ландшафта другим) сказываются в соседних ландшафтах, при отсутствии непосредственного воздействия на них, за счет связей между ландшафтами.

3. Резкое изменение ландшафтно-геохимических условий существования живых организмов приводит к изменению соотношения концентраций ряда химических элементов в этих организмах, часто сопровождается болезнями.

К законам, характеризующим новый этап социально-экономического развития общества и взаимоотношений с биосферой, который Ю.Н. Куражковский называет **протоноосферой**, относятся следующие.

**Закон снижения природоемкости готовой продукции** – удельное содержание природного вещества в усредненной единице продукции неуклонно снижается (современная тенденция).

**Закон увеличения темпов оборота вовлекаемых природных ресурсов** – в процессе развития мирового хозяйства быстрота оборачиваемости вовлеченных ресурсов непрерывно возрастает на фоне относительного уменьшения объемов их вовлечения в общественное производство.

**Закон растущей урожайности** – прогрессивные агротехнические приемы ведения сельского хозяйства, появляющиеся в практике земледелия, ведут к увеличению урожайности урожий.

**Закон ограничения потребностей общества** – в результате того, что эволюция природы идет очень медленно, а социальная эволюция человека – быстро, многие виды живых организмов не успевают приспособиться и вымирают. Общество должно сознательно ограничить воздействие на природу, чтобы обеспечить возможность дальнейшей коэволюции.



**Прогнозирование в природопользовании базируется на следующих принципах:** системности, научной обоснованности, адекватности, альтернативности, целенаправленности.

**Принцип системности** прогнозирования предполагает исследование количественных и качественных закономерностей в социально-экономических системах, построение такой логической цепочки исследования, согласно которой процесс выработки и обоснования любого решения исходит из определения общей цели системы и подчинения достижению этой цели деятельности всех входящих подсистем. При этом данная система рассматривается как часть более крупной системы, также состоящей из определенного количества подсистем. Под системностью методов и моделей прогнозирования следует понимать их совокупность, позволяющую разработать согласованный и непротиворечивый прогноз по каждому направлению. Однако в условиях переходной экономики построить целостную систему моделей социально-экономического прогнозирования очень сложно, поскольку это сопряжено с рядом трудностей методологического и организационного характера.

Решение этой проблемы может быть достигнуто на основе унификации блочных моделей, вычислительных способов решения, создании информационного банка данных.

**Принцип научной обоснованности** означает, что в прогнозах всех уровней всесторонний учет требований объективных экономических законов должен базироваться на применении научного инструментария, глубоком изучении достижений отечественного и зарубежного опыта формирования прогнозов. Прогнозирование должно строиться на широком использовании методик и моделей как условия научного формирования прогнозов отдельных блоков комплексной системы, их обоснованности, действенности и своевременности.

**Принцип адекватности** (равный, тождественный, вполне соответствующий) прогноза объективным закономерностям характеризует не только процесс выявления, но и оценку устойчивых тенденций и взаимосвязей в развитии народного хозяйства и создание теоретического аналога реальных процессов с их полной и точной имитацией.

Реализация принципа адекватности предполагает учет вероятностного, стохастического характера реальных процессов. Это означает необходимость оценки как сложившихся отклонений, так и таких, которые могут иметь место, а также господствующих тенденций; определение возможной области их расхождения, т.е. оценку вероятности реализации выявленной тенденции.

**Принцип альтернативности** (один из двух: необходимость выбора между взаимоисключающими возможностями и альтернативный – допускающий одну из двух или нескольких возможностей) прогнозирования связан с возможностью развития народнохозяйственного комплекса и его отдельных звеньев по разным траекториям, при разных взаимосвязях и структурных соотношениях. При переходе имитации сложившихся процессов и тенденций к предвидению их будущего развития возникает необходимость построения альтернатив, т.е. определения одного из двух или нескольких возможных, а зачастую и противоположных, взаимоисключающих путей развития хозяйства.

**Принцип целенаправленности** предопределяет активный характер прогнозирования, поскольку содержание прогноза не сводится только к предвидению, а включает и цели, которые предстоит достигнуть путем активных действий органов государственной власти и управления.

Рассмотрение принципов прогнозирования непосредственно связано с понятием, категорией «подходы» к прогнозированию. В качестве основных подходов можно выделить:

— исторический, в ходе, с учетом которого оценивается исторический этап развития явлений или прогнозирование явления;

— комплексный подход;

— системный подход;

— структурный подход.

Составлению прогнозов разного уровня значимости во многом предшествует информационная основа, которая включает:

— накопленный опыт прогнозирования (основа для экспертного прогнозирования);

— экстраполяцию информации, уже имеющейся и возможной для прогнозирования, так как выявлена тенденция на основе изучения предшествующего развития явления;

— модели, в основе которых лежат нормативные параметры возможных прогнозных явлений.

## Фонд тестовых заданий по дисциплине

### Тема 1

1. Термин «экология» ввел в науку в 1869 г.: 1) М. Мебиус 2) Э. Геккель 3) А. Тенсли 4) В. Сукачев
2. Раздел экологии, изучающий группы или сообщества организмов и их взаимосвязи в природных экосистемах, называется: 1) аутэкология 2) демэкология 3) синэкология
3. Ведущие климатические факторы: 1) температура 2) свет 3) ветер 4) влажность 5) давление
4. Главный составляющий элемент земной атмосферы: 1) кислород 2) азот 3) аргон 4) углекислый газ
5. Совокупность популяций разных видов, характеризующихся определенными отношениями как между собой, так и с органической средой на определенной территории: 1) биоценоз 2) биогеоценоз 3) экосистема
6. Образование и разложение озона (O<sub>3</sub>) в атмосфере связано с поглощением:  
1) видимой радиации 2) ультрафиолетовой радиации 3) инфракрасной радиации
7. Растения, живущие при хорошем освещении, но переносящие незначительное затенение:  
1) гелиофиты 2) факультативные гелиофиты 3) сциофиты
8. ФАР (фотосинтетически активная радиация) совпадает с диапазоном:  
1) ультрафиолетовой радиации 2) инфракрасной радиации 3) видимого света
9. Виды растений и животных, малоустойчивые к колебаниям температуры, называются:  
1) эвритермные 2) мезотермные 3) стенотермные
10. Виды растений и животных, устойчивые к колебаниям солености воды и засоленности почв, называются: 1) эвригалинные 2) мезогалинные 3) стеногалинные
11. Виды растений и животных, требовательные к высокому содержанию кислорода, называются:  
1) термофилами 2) оксифилами 3) гигрофилами 4) криофилами
12. Структурные части горизонтального расчленения биоценоза, отличающиеся составом, структурой, свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена:  
1) консорции 2) парцеллы 3) синузии
13. Тип биоценологических отношений, в которые вступает вид, используя для своих сооружений продукты выделения или мертвые остатки, или даже живых особей другого вида:  
1) трофические 2) топические 3) форические 4) фабрические
14. Первичные консументы в трофической цепи занимают:  
1) первый трофический уровень 2) второй трофический уровень 3) третий трофический уровень
15. Количество органического вещества, накопленного гетеротрофными организмами, называется:  
1) валовая первичная продуктивность 2) чистая первичная продуктивность 3) вторичная продуктивность
16. Совокупность необходимых для организма элементов среды, с которыми он находится в неразрывном единстве и без которых существовать не может:  
1) среда обитания 2) условия существования 3) экологическая ниша
17. Тип биоценологических отношений, когда один вид питается другим, либо живыми особями, либо их мертвыми остатками, либо продуктами их жизнедеятельности:  
1) трофический 2) топический 3) форический 4) фабрический
18. Неразделимые взаимопользные связи особей двух видов, предполагающие обязательное тесное сожительство организмов: 1) симбиоз 2) мутуализм 3) паразитизм 4) комменсализм
19. Растения, наиболее активно и глубоко преобразующие среду и определяющие условия существования для других сообитателей: 1) доминанты 2) эдификаторы 3) ассектаторы 4) созидификаторы
20. Графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных порядков, выраженное в единицах биомассы: 1) пирамиды численности (чисел) 2) пирамиды биомассы 3) пирамиды энергии

### Тема 2

1. Графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных порядков, выраженное в единицах заключенной в массе живого вещества энергии:  
1) пирамиды численности (чисел) 2) пирамиды биомассы 3) пирамиды энергии
2. Фактор, уровень которого в качественном или количественном отношении (недостаток или избыток) оказывается близким к пределам выносливости данного организма:  
1) сигнальный 2) ограничивающий 3) модифицирующий
3. Совокупность популяций организмов, жизнедеятельность которых в пределах одного биоценоза трофически или топически связана с центральным видом – автотрофным организмом:  
1) парцелла 2) консорция 3) синузия
4. Относительно стабильное состояние биоценоза (экосистемы):  
1) сукцессия 2) климакс 3) гомеостаз
5. Динамическое равновесие процессов, протекающих в организме, популяции, биоценозе, экосистеме:  
1) гомеостаз 2) климакс 3) сукцессия
6. Совокупность сообществ организмов (экосистем) какой-либо крупной территории:  
1) биота 2) биом 3) биотоп
7. Закон минимума сформулировал в 1840 г.: 1) В. Шелфорд 2) Ю. Либих 3) А. Тенсли 4) М. Мебиус

8. **Вещество биосферы, которое создается и перерабатывается жизнью, совокупностями живых организмов:** 1) биокосное 2) биогенное 3) живое
9. **Вещество, которое создается в биосфере одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя систему динамического равновесия тех и других:** 1) биокосное 2) биогенное 3) живое
10. **В состав биосферы входят:** 1) только живое вещество 2) только живое и косное 3) только живое и биокосные тела 4) живое, косное вещество и биокосные тела

### Тема 3

1. **Согласно учению В. Вернадского о биосфере, в биогенной миграции принимают участие:**  
 1) микроорганизмы и многоклеточные растения 2) микроорганизмы и многоклеточные животные  
 3) все многоклеточные организмы 4) микроорганизмы, все многоклеточные организмы, в том числе и человек
2. **Накопление в атмосфере углекислого газа в результате антропогенного воздействия может вызвать:**  
 1) образование озоновых дыр 2) парниковый эффект  
 3) усиление фотосинтеза 4) образование ископаемых форм углерода – угля, нефти и природного газа
3. **Основателем учения о биосфере является:**  
 1) Э. Геккель 2) В. Сукачев 3) В. Докучаев 4) В. Вернадский
4. **Тип пространственного распределения особей в популяции с образованием группировок особей, между которыми остаются достаточно большие незаселенные территории:**  
 1) равномерный 2) диффузный 3) агрегированный (мозаичный)
5. **Ценопопуляции, включающие все (или почти все) возрастные группы, называются:**  
 1) инвазийные 2) нормальные 3) регрессивные
6. **Фундаментальная и реализованная экологические ниши:**  
 1) равны 2) фундаментальная больше 3) реализованная больше
7. **Тип межпопуляционного взаимодействия, когда одна популяция подавляется другой, а другая воздействия не испытывает:** 1) конкуренция 2) мутуализм 3) комменсализм 4) аменсализм 5) хищничество
8. **Тип межпопуляционного взаимодействия, когда одна популяция стремится истребить другую:**  
 1) конкуренция 2) мутуализм 3) комменсализм 4) аменсализм 5) хищничество
9. **Между популяциями взаимодействие отсутствует:**  
 1) мутуализм 2) комменсализм 3) аменсализм 4) нейтрализм
10. **Тип межпопуляционного взаимодействия, когда одна и другая популяции помогают друг другу:**  
 1) мутуализм 2) комменсализм 3) аменсализм 4) нейтрализм

### Тема 4

1. **К климатическим факторам относятся:** 1) свет 2) влажность 3) ветер 4) почвы 5) рельеф
2. **Климатодиаграммы отражают сочетание:**  
 1) температуры и света 2) температуры и влажности 3) температуры и почвы 4) света и влажности
3. **На каждый последующий трофический уровень переходит процентов энергии (согласно правила Линдемана):** 1) 1 % 2) 10 % 3) 100 %
4. **Растения умеренно увлажненных местообитаний:** 1) гигрофиты 2) мезофиты 3) ксерофиты 4) суккуленты
5. **Действие сигнальных экологических факторов:**  
 1) вызывает приспособительные изменения у организмов  
 2) обуславливает невозможность существования организмов в данных условиях  
 3) вызывает структурно-функциональные изменения у организмов  
 4) свидетельствует об изменениях других факторов среды
6. **Наиболее эффективно проявляется действие экологического фактора на организм при его значениях:**  
 1) Минимальных 2) максимальных 3) оптимальных 4) минимальных и максимальных
7. **Экологические факторы воздействуют на живые организмы:**  
 1) одновременно и совместно друг с другом 2) одновременно и изолированно друг от друга  
 3) совместно друг с другом, но в определенной последовательности  
 4) изолированно друг от друга и в определенной последовательности
8. **Термин «экосистема» ввел в науку в 1935 г.:** 1) К. Мёбиус 2) А. Тенсли 3) Ч. Элтон 4) В.М. Сукачев
9. **Учение о биогеоценозе разработал:** 1) В.И. Вернадский 2) В.М. Сукачев 3) Т.Ф. Морозов
10. **Объектами исследований в экологии являются:** 1) клетка 2) орган 3) организм 4) сообщества 5) биосфера

### Тема 5

1. **Относительная влажность воздуха измеряется:**  
 1) анемометром 2) психрометром 3) люксметром 4) анероидом 5) барометром
2. **Скорость ветра измеряется:** 1) анемометром 2) психрометром 3) люксметром 4) анероидом 5) барометром
3. **Освещенность измеряется:** 1) анемометром 2) психрометром 3) люксметром 4) анероидом 5) барометром
4. **Давление измеряется:** 1) анемометром 2) психрометром 3) люксметром 4) анероидом 5) барометром
5. **В процессе фотосинтеза растения поглощают лучи видимой части света:**  
 1) оранжево-красные 2) сине-фиолетовые 3) желто-зеленые 4) инфракрасные
6. **Растения, предпочитающие кислые почвы (рН=3,5-4,5), относятся к:**  
 1) ацидофилам 2) базифилам 3) нейтрофилам

- 7. Растения, довольствующиеся небольшим количеством питательных веществ почвы:**  
 1) эвтрофные 2) олиготрофные 3) мезотрофные
- 8. Биогенная миграция в биосфере – это круговорот:**  
 1) энергии, заключенной в живых организмах 2) элементов, входящих в состав живых организмов  
 3) органических веществ, входящих в состав живых организмов  
 4) неорганических веществ, входящих в состав живых организмов
- 9. Биомасса живого вещества в биосфере в настоящее время составляет, в тоннах:**  
 1)  $1,2 \cdot 10^8$  2)  $2,4 \cdot 10^8$  3)  $3,2 \cdot 10^8$  4)  $5,4 \cdot 10^8$
- 10. Население одного типа местообитаний (биотопа), характеризующееся общим ритмом биологических циклов и характером образа жизни:**  
 1) географическая популяция 2) экологическая популяция 3) локальная или элементарная популяция

#### Тема 6

- 1. Сигнальным фактором к сезонным изменениям в жизни растений и животных является:**  
 1) температура окружающей среды 2) относительная влажность 3) длина дня и ночи 4) давление
- 2. Сочетание физико-химических характеристик среды (газовый состав, влажность, температура и т.д.), существенных для населяющих эту среду организмов и их сообществ, называется:**  
 1) климатоп 2) эдафотоп 3) биотоп
- 3. Совокупность условий среды обитания организмов и их сообществ, создаваемых почвой, называется:**  
 1) климатоп 2) эдафотоп 3) биотоп
- 4. Организмы - гетеротрофы, превращающие в ходе своей жизнедеятельности органические остатки в неорганические:** 1) продуценты 2) консументы 3) редуценты 4) деструкторы
- 5. Организмы – гетеротрофы, потребляющие готовые органические вещества, созданные организмами – автотрофами:** 1) продуценты 2) консументы 3) редуценты 4) деструкторы
- 6. Организмы - автотрофы, производящие органические вещества из неорганических и являющиеся первичным звеном в пищевых цепях экосистем:** 1) продуценты 2) консументы 3) редуценты 4) деструкторы
- 7. Прирост живого вещества, производимый популяцией или сообществом за единицу времени на единицу площади или объема:**  
 1) биомасса 2) чистая первичная продуктивность 3) валовая первичная продуктивность
- 8. Модель роста численности популяций, отражающая ее потенциальные возможности размножения:**  
 1) экспоненциальная 2) логистическая 3) мальтузианская
- 9. Организмы, присутствие, количество или особенности развития которых служат показателями естественных процессов, условий или антропогенных изменений среды обитания:**  
 1) эдификаторы 2) биоиндикаторы 3) ассектаторы
- 10. Скорость образования органического вещества в биосфере определяет его:**  
 1) суммарные запасы 2) продуктивность 3) биомассу

#### Тема 7

- 1. Действие экологических факторов на живые организмы в качестве раздражителей:**  
 1) вызывает приспособительные изменения у организмов  
 2) обуславливает невозможность существования организмов в данных условиях  
 3) вызывает структурно-функциональные изменения у организмов  
 4) свидетельствует об изменениях других факторов среды
- 2. Тип стратегии видов растений, устойчивых к неблагоприятным воздействиям и способных осваивать местообитания, недоступные для других видов:** 1) виолентный 2) патиентный 3) эксплерентный
- 3. Численность популяции какого-либо вида из года в год остается постоянной потому, что:**  
 1) каждый год гибнет примерно одинаковое число особей  
 2) каждый год рождается примерно одинаковое число особей  
 3) различные факторы среды противодействуют репродуктивному потенциалу популяции  
 4) организмы прекращают размножаться после того, как численность популяции превысит средний уровень
- 4. Рост численности популяции какого-либо вида может происходить в геометрической прогрессии (экспоненциально):** 1) только при полном отсутствии хищников  
 2) когда единственным ограничивающим ресурсом является пища  
 3) когда популяция впервые попадает в подходящее место обитания, не занятое другими видами
- 5. По мере увеличения плотности популяции рост ее численности:**  
 1) не изменяется 2) замедляется 3) ускоряется  
 4) в одних случаях замедляется, в других – ускоряется
- 6. Термин «биоценоз» ввел в науку в 1877 г.:**  
 1) А. Тенсли 2) Э. Геккель 3) В. Сукачев 4) М. Мебиус
- 7. Из общего количества энергии, передающейся в пищевой цепи с одного трофического уровня на другой, примерно 10 %:** 1) изначально поступает от Солнца 2) превращается в бесполезную теплоту  
 3) расходуется в процессе дыхания 4) идет на построение новых тканей

**8. Истинные редуценты в экосистемах:**

- 1) сапрофитные бактерии
- 2) сапрофитные бактерии и некоторые грибы
- 3) все бактерии, дождевые черви и почвенные клещи
- 4) все бактерии, дождевые черви, почвенные клещи и некоторые грибы

**9. Первичные консументы в экосистемах:**

- 1) растительноядные насекомые
- 2) травоядные млекопитающие
- 3) все растительноядные животные и паразиты растений
- 4) все растительноядные животные, за исключением крупных травоядных млекопитающих

**10. Вторичные консументы в экосистемах:**

- 1) все плотоядные животные
- 2) плотоядные и всеядные животные
- 3) мелкие плотоядные млекопитающие и хищные насекомые
- 4) крупные плотоядные млекопитающие и хищные птицы

**Тема 8**

**1. Первичные продуценты в экосистемах:**

- 1) высшие растения, способные к фотосинтезу
- 2) высшие растения, способные к фотосинтезу, и цианобактерии
- 3) все растения, способные к фотосинтезу, за исключением водорослей
- 4) все растения, способные к фотосинтезу, цианобактерии и некоторые бактерии

**2. Длина пищевой цепи в экосистемах ограничивается:**

- 1) количеством пищи
- 2) потерей энергии
- 3) скоростью накопления органического вещества
- 4) скоростью потребления органического вещества

**3. Продуктивность экосистемы при смене одного биогеоценоза другим (экологическая сукцессия):**

- 1) уменьшается
- 2) увеличивается
- 3) не изменяется
- 4) в одних случаях уменьшается, в других – увеличивается

**4. В природных экосистемах через трофические уровни постоянно осуществляется:**

- 1) круговорот веществ и круговорот энергии
- 2) круговорот веществ и однонаправленный поток энергии
- 3) однонаправленный поток веществ и круговорот энергии
- 4) однонаправленный поток веществ и энергии

**5. Различия в биомассе и продуктивности между экосистемами суши и океана:**

- 1) биомасса и продуктивность экосистем суши выше, чем у экосистем океана
- 2) биомасса и продуктивность экосистем суши ниже, чем у экосистем океана
- 3) биомасса экосистем суши выше, чем у экосистем океана, а продуктивность ниже
- 4) биомасса экосистем суши ниже, чем у экосистем океана, а продуктивность выше

**6. Термин «жизненная форма» в адаптивном смысле этого понятия был применен:**

- 1) А. Гумбольдтом
- 2) Е. Вармингом
- 3) К. Раункиером

**7. Термин «популяция» ввел в науку в 1903 г.:**

- 1) Ч. Элтон
- 2) В. Иогансен (Иохансен)
- 3) Ф. Клементс
- 4) А. Тенсли

**8. Величина отдельностей почвы лежит в пределах от 5 до 1 мм и относится к одному из видов структуры:**

- 1) ореховатая
- 2) гороховидная
- 3) пороховидная

**9. С процессами почвообразования генетически связаны:**

- 1) включения
- 2) новообразования
- 3) биогенные элементы

**10. Совокупность организмов, обитающих в толще воды и не способных активно противостоять течениям:**

- 1) бентос
- 2) планктон
- 3) нейстон

**11. Совокупность организмов, обитающих на дне водоемов, в его грунте и на грунте:**

- 1) бентос
- 2) планктон
- 3) нейстон

**12. Накопление в водных экосистемах биогенных элементов под воздействием антропогенных или природных факторов:**

- 1) нитрификация
- 2) эвтрофикация
- 3) гумификация

**13. Составные части природной экосистемы:**

- 1) биоценоз и эдафотоп
- 2) биоценоз и экотоп
- 3) фитоценоз, зооценоз и экотоп

**14. Биогеоценоз входит в число объектов:**

- 1) биологических
- 2) биокосных
- 3) косных

**15. Экологическая ниша – это:**

- 1) комплекс абиотических и биотических условий среды обитания
- 2) комплекс абиотических условий среды обитания
- 3) комплекс биотических условий среды обитания

**16. Ярусная структура лиственного леса состоит из:**

- 1) 5-6 ярусов
- 2) 3-4 ярусов
- 3) 9-10 ярусов

**17. Какие дожди определяются как кислые:**

- 1) имеющие рН 5,8 и ниже
- 2) имеющие рН 3,4
- 3) имеющие рН 7,8 –8,0

**18. Экосистемы по Ю. Одуму это:**

- 1) частичные и глобальные
- 2) антропогенные и техногенные
- 3) микро-, мезо-, макроэкосистемы

**19. Территория, содержащая особей одного вида, называется:**

- 1) биоценоз
- 2) экосистема
- 3) ареал

**20. Благоприятная для организмов интенсивность действия фактора окружающей среды:**

- 1) максимум
- 2) минимум
- 3) оптимум
- 4) пессимум

## Содержание

Глава 1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ЭКОЛОГИИ.....	3
Глава 2. ОРГАНИЗМ И СРЕДА. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ.....	9
2.1. Экологические факторы.....	9
2.2. Адаптации организмов.....	10
2.3. Общие законы действия факторов среды на организмы.....	11
2.4. Принципы экологической классификации организмов.....	15
2.5. Активная и скрытая жизнь.....	15
Глава 3. ВАЖНЕЙШИЕ АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И АДАПТАЦИИ К НИМ ОРГАНИЗМОВ.....	18
3.1. Температура.....	18
3.2. Свет.....	30
3.3. Влажность.....	36
3.4. Основные пути приспособления живых организмов к условиям среды.....	42
Глава 4. ОСНОВНЫЕ СРЕДЫ ЖИЗНИ И АДАПТАЦИИ К НИМ ОРГАНИЗМОВ.....	43
4.1. Водная среда обитания. Специфика адаптации гидробионтов.....	43
4.2. Наземно-воздушная среда жизни.....	47
4.3. Почва как среда обитания.....	51
4.4. Живые организмы как среда обитания.....	54
Глава 5. АДАПТИВНАЯ МОРФОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ.....	57
5.1. Жизненные формы растений.....	57
5.2. Жизненные формы животных.....	62
Глава 6. БИОЦЕНОЗЫ.....	63
6.1. Понятие о биоценозе.....	63
6.2. Структура биоценоза.....	66
6.3. Отношения организмов в биоценозах.....	70
6.4. Экологическая ниша.....	78
6.5. Ценотические стратегии видов.....	80
Глава 7. ПОПУЛЯЦИИ.....	81
7.1. Понятие о популяции в экологии.....	81
7.2. Популяционная структура вида.....	81
7.3. Биологическая структура популяций.....	83
7.4. Динамика популяций.....	86
Глава 8. ЭКОСИСТЕМЫ.....	89
ГЛАВА 9. ПРИНЦИПЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ.....	93
ГЛАВА 10. ЗАКОНЫ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ.....	95
Фонд тестовых заданий по дисциплине.....	100