

А.С. СТЕПАНОВСКИХ

ЭКОЛОГИЯ

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

Книга представлена отдельными главами



Москва» 2003

УДК 574(075.8)
ББК 28.081
С 79

Рекомендовано Учебно-методическим центром «Профессиональный учебник» в качестве учебника для студентов высших учебных заведений

Рецензенты:

*д-р с.-х. наук, проф., Засл. деятель науки РФ А.Г. Таскаева
(Челябинский агроинженерный университет);*

д-р биол. наук, проф. Т.В. Теплякова

(Сибирский университет потребительской кооперации);

*д-р с.-х. наук, проф., Засл. деятель науки РФ В.А. Чулкина
(Новосибирский аграрный университет)*

Главный редактор издательства *Н.Д. Эриашвили*

Степановских А.С.

С 79 Экология: Учебник для вузов. — М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001. — 703 с.

ISBN 5-238-00284-X

В учебнике излагаются главные положения современной экологии, строение биосферы, роль живого вещества в биосфере, рассматриваются основные среды жизни и адаптации к ним организмов, экологии популяций, сообществ и экосистем, дается концепция ноосферы, освещаются вопросы антропогенного воздействия на природу в целом и на отдельные компоненты — воздух, воду, растительный и животный мир, значительное внимание уделено воздействию сельскохозяйственной деятельности человека на природу, путям решения экологических проблем, экологической регламентации хозяйственной деятельности.

Для студентов вузов, а также всех, интересующихся экологией.

ББК 28.081

ISBN 5-238-00284-X

© А.С. Степановских, 2001

© 000 "ИЗДАТЕЛЬСТВО ЮНИТИ-ДАНА", 2001

Воспроизведение всей книги или любой ее части
запрещается без письменного разрешения
издательства

Степановских Анатолий Сергеевич



Доктор сельскохозяйственных наук, профессор, академик Международной академии аграрного образования и Международной академии наук экологии и безопасности жизнедеятельности, проректор по научной работе и заведующий кафедрой экологии и защиты растений Курганской государственной сельскохозяйственной академии имени Т.С. Мальцева.

А.С. Степановских — видный ученый в области сельскохозяйственной науки и образования. Его научные интересы связаны с экологией и защитой растений. Автор 150 научных и методических работ общим объемом более 350 печатных листов, в том числе 2 монографий, 15 книг и брошюр, 30 учебников и учебных пособий для студентов вузов.

Международной академией наук экологии и безопасности жизнедеятельности за вклад в экологию А.С. Степановских удостоен медали М.В. Ломоносова.

Оглавление

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
2. БИОСФЕРА: ОПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА. ЖИВОЕ ВЕЩЕСТВО	5
2.1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА БИОСФЕРЫ	5
2.2. ЖИВОЕ ВЕЩЕСТВО БИОСФЕРЫ	11
3. ФАКТОРЫ СРЕДЫ И ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ДЕЙСТВИЯ НА ОРГАНИЗМЫ	16
3.1. СРЕДА И УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ОРГАНИЗМОВ	16
3.2. СОВМЕСТНОЕ ДЕЙСТВИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ.....	21
4. ВАЖНЕЙШИЕ АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И АДАПТАЦИИ К НИМ ОРГАНИЗМОВ	25
4.1. ИЗЛУЧЕНИЕ: СВЕТ	25
4.2. ТЕМПЕРАТУРА	35
4.3. ВЛАЖНОСТЬ	50
4.4. СОВМЕСТНОЕ ДЕЙСТВИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ.....	62
4.5. АТМОСФЕРА.....	64
4.6. ТОПОГРАФИЯ	66
6. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ	70
6.1. ГОМОТИПИЧЕСКИЕ И ГЕТЕРОТИПИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ.....	70
6.2. ЗООГЕННЫЕ ФАКТОРЫ	72
6.3. ФИТОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ	81
6.4. АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ	91
12. ЭКОСИСТЕМЫ	95
12.1. ПОНЯТИЕ ОБ ЭКОСИСТЕМАХ.....	95
12.2. КЛАССИФИКАЦИЯ ЭКОСИСТЕМ	96
12.3. ЗОНАЛЬНОСТЬ МАКРОЭКОСИСТЕМ	97
12.4. СТРУКТУРА ЭКОСИСТЕМ.....	102
12.5. СОЛНЦЕ КАК ИСТОЧНИК ЭНЕРГИИ.....	105
12.6. КРУГОВОРОТЫ ВЕЩЕСТВ	107
12.7. ПОТОК ЭНЕРГИИ В ЭКОСИСТЕМАХ	127
12.8. ПРОДУКТИВНОСТЬ ЭКОСИСТЕМ	143
12.9. ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ.....	147
13. АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ПРИРОДУ	158
13.1. ПОНЯТИЕ ПРИРОДЫ, ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ.....	158
13.2. РОСТ НАРОДОНАСЕЛЕНИЯ	160
13.3. АНТРОПОГЕННЫЙ МАТЕРИАЛЬНЫЙ БАЛАНС	162
13.4. АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ПОТОКИ ЭНЕРГИИ И КРУГОВОРОТЫ ВЕЩЕСТВ.....	169
13.5. КЛАССИФИКАЦИЯ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ	180
13.6. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КРИЗИСЫ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КАТАСТРОФЫ	182
13.7. ПОНЯТИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ. ВИДЫ ЗАГРЯЗНИТЕЛЕЙ.....	185

ПРЕДИСЛОВИЕ

Специалист в любой сфере деятельности должен обладать экологическими знаниями, понимать сущность современных проблем взаимодействия общества и природы, разбираться в причинной обусловленности возможных негативных воздействий хозяйственной деятельности на окружающую природную среду, уметь квалифицированно оценить характер, направленность и последствия влияния конкретной деятельности человека на природу, увязывая решение производственных задач с соблюдением соответствующих природоохранных требований, вырабатывать и осуществлять научно обоснованные решения экологических проблем. Отсюда велика роль подготовки экологических кадров, экологического образования и воспитания населения страны.

В предлагаемом учебнике излагаются основные положения современной экологии, строение биосферы, роль живого вещества в биосфере, рассматриваются основные среды жизни и адаптации к ним организмов, экологии популяций, сообществ и экосистем, дается концепция ноосферы, освещаются вопросы антропогенного воздействия на природу в целом и на отдельные компоненты, такие, как воздух, вода, растительный и животный мир. Значительное внимание уделено воздействию сельскохозяйственной деятельности человека на природу, путям решения экологических проблем, экологической регламентации хозяйственной деятельности.

При подготовке учебника широко использованы материалы учебников и учебных пособий по экологии, охране окружающей среды, природопользованию отечественных и зарубежных авторов. Всем им выражается глубокая признательность и благодарность.

2. БИОСФЕРА: ОПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА. ЖИВОЕ ВЕЩЕСТВО

2.1. Определение и структура биосферы

Космический корабль Земля уникален среди планет Солнечной системы. В тонком слое, где встречаются и взаимодействуют воздух, вода и земля, обитают удивительные объекты — живые существа, среди которых и мы с вами. Согласно современным представлениям, *биосфера — это своеобразная оболочка Земли, содержащая всю совокупность живых организмов и ту часть вещества планеты, которая находится в непрерывном обмене с этими организмами.*

По физическим природным условиям биосфера может быть подразделена на три среды: атмосферу, гидросферу и литосферу (рис. 2.1).

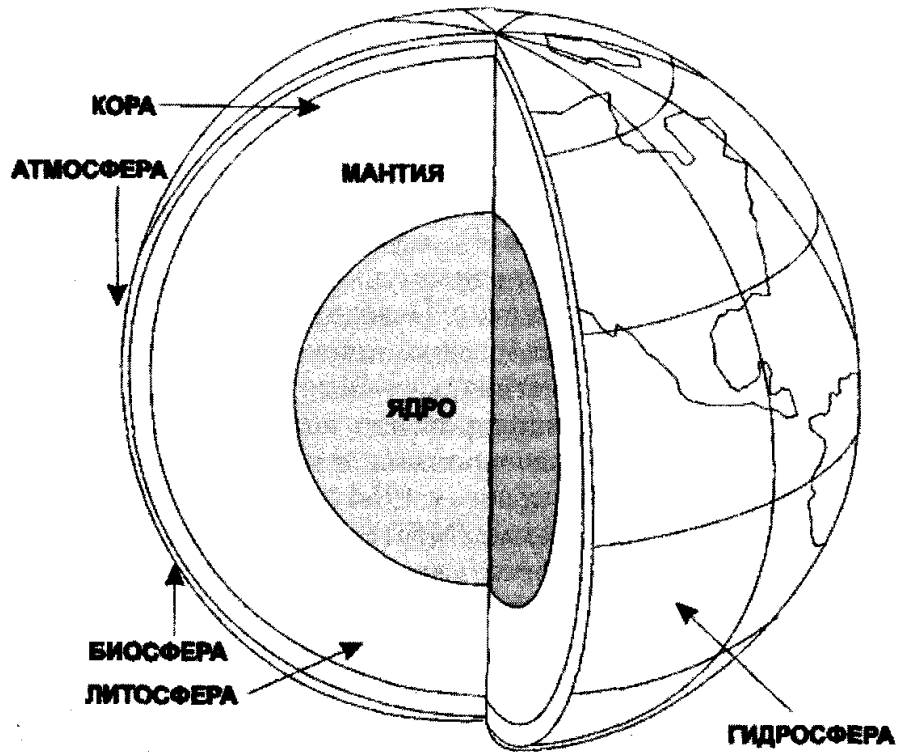


Рис. 2.1. Общая структура Земли.

Основные компоненты геосферы Земли представлены в табл. 2.1.

Пределы биосферы обусловлены прежде всего *полем существования жизни* (В.И. Вернадский, 1926). Всю совокупность организмов на планете Вернадский назвал *живым веществом*, рассматривая в качестве его основных характеристик суммарную массу, химический состав и энергию.

Косное вещество, по Вернадскому, — совокупность тех веществ в биосфере, в образовании которых живые организмы не участвуют.

Таблица 2.1

Основные компоненты геосферы Земли

Показатели	Атмосфера	Гидросфера	Литосфера	Мантия	Ядро Земли
Глубина (толщина), км	1000-1300 (до 2000)	Средняя для океана - 3,8. Максимум 11,022 (по другим данным - 11,034)	Средняя — около 17, континенты – в среднем 35 (до 70), под океанами - 5-7	До 2900	2900-6371
Объем, 10^{18} м^3	1320	1,4	10,2	896,6	175,2
Плотность, г/см^3	У поверхности Земли -10^{-3} , на высоте 750 км $- 10^{-16}$	0,99-1,03	2,7-3,32	3,32-5,68	9,43-17,20

Показатели	Атмосфера	Гидросфера	Литосфера	Мантия	Ядро Земли
Масса	5,15 - 5,9	1455,8	$5 \cdot 10^4$	$405 \cdot 10^4$	$188 \cdot 10^4$
Процент от общей массы Земли	Около 10^{-6}	0,02	0,48	67,2	32,3

Биогенное вещество создается и перерабатывается жизнью, совокупностями живых организмов. Это источник чрезвычайно мощной потенциальной энергии (каменный уголь, битумы, известняки, нефть). После образования биогенного вещества живые организмы в нем малодейтельны.

Особой категорией является *биокосное вещество*. В. И. Вернадский (1926) писал, что оно «создается в биосфере одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя системы динамического равновесия тех и других». Организмы в биокосном веществе играют ведущую роль. Биокосное вещество планеты, таким образом, — это почва, кора выветривания, все природные воды, свойства которых зависят от деятельности на Земле живого вещества. Следовательно, *биосфера* — это та область Земли, которая охвачена влиянием живого вещества. Жизнь на Земле — самый выдающийся процесс на ее поверхности, получающий живительную энергию Солнца и вводящий в движение едва ли не все химические элементы таблицы Менделеева.

Биосферу как место современного обитания организмов вместе с самими организмами можно разделить на три подсферы (рис. 2.2): *аэроббиосферу*, населенную аэробиионтами, субстратом жизни которых служит влага воздуха; *гидробиосферу* — глобальный мир воды (водная оболочка Земли без подземных вод), населенный гидробионтами; *геобиосферу* — верхнюю часть земной коры (литосфера), населенную геобионтами.

Гидробиосфера распадается на мир континентальных, главным образом пресных, вод — *аквабиосферу* (с аквабионтами) и область морей и океанов — *маринобиосферу* (с маринобионтами).

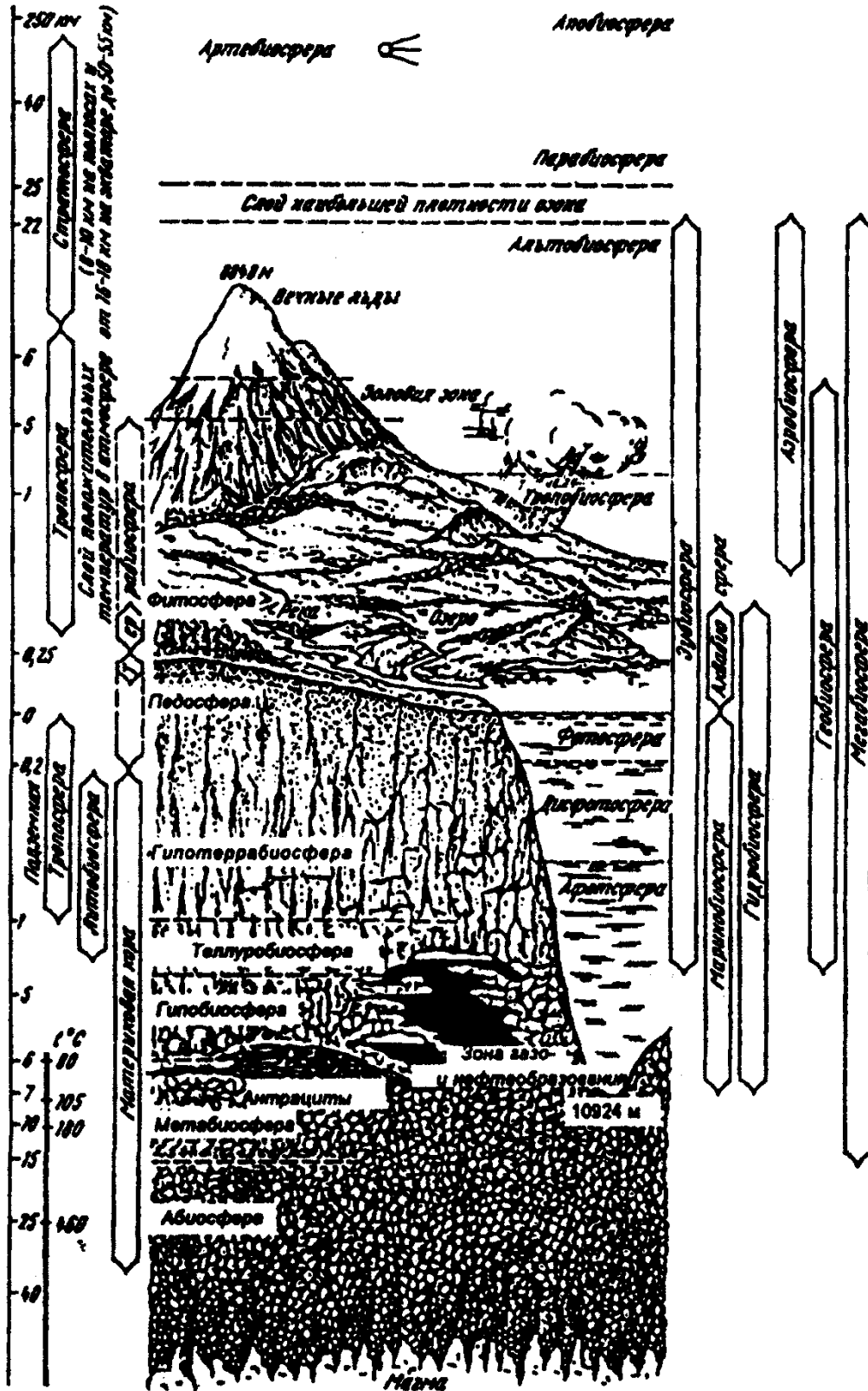


Рис. 2.2. Общая структура биосферы

Геобиосфера состоит: из области жизни на поверхности суши — *террабиосферы* (с террабионтами), которая подразделяется на *фитосферу* (от поверхности земли до верхушек деревьев) и *педосферу* (почвы и лежащие под ними подпочвы, нередко сюда включают всю кору выветривания) с

педобионтами; *узлитобиосферы* — жизни в глубинах Земли (с литобионтами, живущими в порах горных пород). Литобиосфера распадается на два слоя: *гипотерра-биосферу* — слой, где возможна жизнь аэробов (или подтеррабиосфера) и *теллуриобиосферу* — слой, где возможно обитание анаэробов (или глубинобиосфера). Жизнь в толще литосферы существует в основном в подземных водах.

Подобные слои существуют и в гидробиосфере, но они связаны главным образом с интенсивностью света. Выделяют три слоя: *фотосферу* — относительно ярко освещенный, *дисфотосферу* — всегда очень сумеречный (до 1% солнечной инсоляции), *афо-тосферу* — абсолютной темноты, где невозможен фотосинтез.

Лимитирующим фактором развития жизни в *аэробииосфере* служит наличие капель воды и положительных температур, а также твердых аэрозолей, поднимающихся с поверхности Земли. От вершин деревьев до высоты наиболее частого расположения кучевых облаков простирается *тропобиосфера* (с тропобионтами). Пространство — это более тонкий слой, чем атмосферная тропосфера. Выше тропобиосферы лежит слой крайне разряженной микробиоты — *альтобиосфера* (с альтобионтами). Над ней простирается пространство, куда жизнь проникает лишь случайно и не часто, где организмы не размножаются, — *парабиосфера*.

На больших высотах в горах, там, где уже невозможна жизнь высших растений и вообще организмов-продуцентов, но куда ветры приносят с более низких вертикальных поясов органическое вещество и где при отрицательных температурах воздуха еще достаточно тепла от прямой солнечной инсоляции для существования жизни, расположена высотная часть террабиосферы — *эоловая зона*. Это царство членистоногих и некоторых микроорганизмов — эолобионтов. Жизнь в океанах достигает их дна. Под ним, в базальтах, она едва ли возможна. В глубинах литосферы есть два теоретических уровня распространения жизни — изотерма 100°C, ниже которой при нормальном атмосферном давлении вода кипит, а белки свертываются, и изотерма 460°C, где при любом давлении вода превращается в пар, т. е. в жидком состоянии быть не может. Жизнь в глубинах Земли фактически не идет дальше 3—4 км, максимум 6—7 км и лишь случайно в неактивных формах может проникнуть глубже — в *гипобиосферу* («под-биосфера» — аналог парабиосферы в атмосфере). Следует отметить, что здесь, где залегают биогенные породы, образно выражаясь, следы былых сфер, расположена *метабиосфера*. Метабиосфера, начинаясь с поверхности Земли, простирается далеко в глубь литосферы, теряясь там, где процессы метаморфоза горных пород стирают признаки жизни.

Между верхней границей гипобиосферы и нижней парабио-сферы лежит собственно биосфера — *зубиосфера*. Ее наиболее насыщенный жизнью слой называют *биофильмом*, или, по В. И. Вернадскому (1926), «*пленкой жизни*».

Выше парабиосферы расположена *апобиосфера*, или «над-биосфера», где сравнительно обильны биогенные вещества (ее верхняя граница трудноуловима). Под метабиосферой расположена *абиосфера* («небиосфера»).

Весь слой нынешнего или прошлого воздействия жизни на природу Земли называют *мегабиосферой*, а вместе с *артебио-сферой* (пространством человеческой экспансии в околоземной космос) — *панбиосферой*.

Таким образом, «поле существования жизни», особенно активной, по новейшим данным, ограничено в вертикальном пределе высотой около 6 км над уровнем моря, до которой сохраняются положительные температуры в атмосфере и могут жить хлорофилло-носные растения (6,2 км в Гималаях). Выше, в *эоловой зоне*, обитают лишь жуки, ногохвостки и некоторые клещи, питающиеся зернами растительной пыльцы, спорами растений, микроорганизмами и другими органическими частицами, заносимыми ветром и т. д. Еще выше живые организмы попадают лишь случайно (микроорганизмы могут сохранять жизнь в виде спор). Нижний предел существования активной жизни традиционно ограничивают дном океана и изотермой 100°C в литосфере, расположенными соответственно на отметках около 11 км и, по данным сверхглубокого бурения на Кольском полуострове, около 6 км. Фактически жизнь в литосфере распространена до глубины 3—4 км. Таким образом, вертикальная мощность биосферы в океанической области Земли достигает более 17 км, в сухопутной — 12 км. *Парабиосфера* еще более асимметрична, поскольку верхнюю ее границу определяет озоновый экран. Более значительны колебания толщи мегабиосферы, охватывающей осадочные породы, но она не опускается на материках глубже отметок самых больших глубин океана, т. е. 11 км (здесь температура достигает 200°C), и не поднимается выше наибольших плотностей озонового экрана (22—24 км), следовательно, ее максимальная толщина 33—35 км.

Теоретически пределы биосферы шире, поскольку в гидротермах дна океана (их называли «черными курильщиками» из-за темного цвета извергающихся вод) на глубинах около 3 км обнаружены организмы при температуре до 250°C (рис. 2.3).

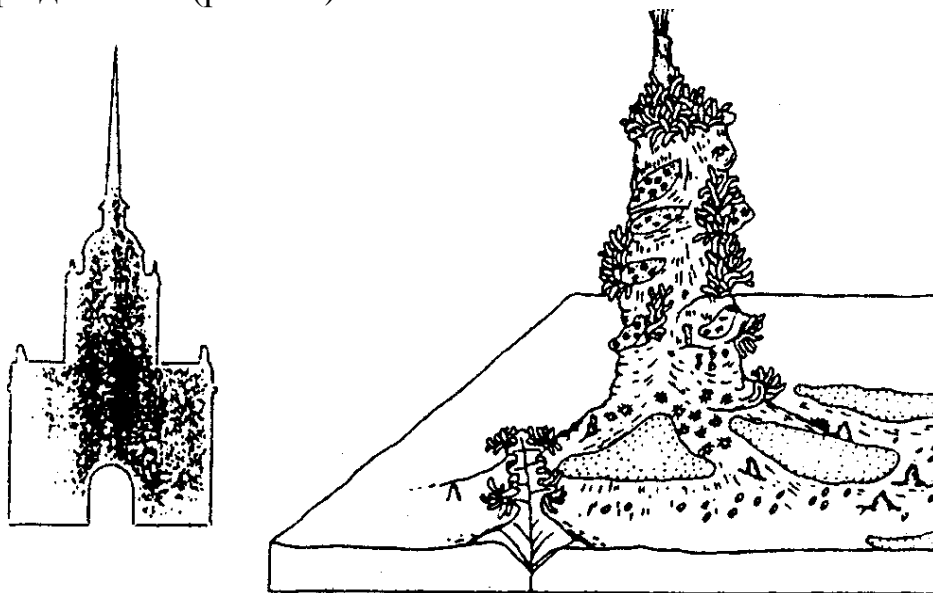


Рис. 2.3. «Черный курильщик», его высота около 120 м (для сравнения приведен силуэт «Адмиралтейства» в Санкт-Петербурге)

При давлении около 300 атмосфер вода здесь не кипит (пределы жизни ограничены точками превращения воды в пар и сворачивания белков). Перегретая жидкая вода обнаружена в литосфере до глубин 10,5 км. Глубже 25 км, по оценкам, должна существовать критическая температура 460°C, при которой при любом давлении вода превращается в пар и жизнь принципиально невозможна.

2.2. Живое вещество биосферы

Длительное время считалось, что *живое* отличается от *неживого* такими свойствами, как обмен веществ, подвижность, раздражаемость, рост, размножение, приспособляемость. Однако порознь все эти свойства встречаются и среди неживой природы, а следовательно, не могут рассматриваться как специфические свойства живого.

Особенности живого Б. М. Медников (1982) сформулировал в виде *аксиом теоретической биологии*:

1. Все живые организмы оказываются единством фенотипа и программы для его построения (генотипа), передающейся по наследству из поколения в поколение (*аксиома А. Вейсмана*)*.

2. Генетическая программа образуется матричным путем. В качестве матрицы, на которой строится ген будущего поколения, используется ген предшествующего поколения (*аксиома Н.К. Кольцова*).

3. В процессе передачи из поколения в поколение генетические программы в результате различных причин изменяются случайно и ненаправленно, и лишь случайно такие изменения могут оказаться удачными в данной среде (*1-я аксиома Ч. Дарвина*).

4. Случайные изменения генетических программ при становлении фенотипа многократно усиливаются (*аксиома Н. В. Тимофеева-Ресовского*).

5. Многократно усиленные изменения генетических программ подвергаются отбору условиями внешней среды (*2-я аксиома Ч. Дарвина*).

Из данных аксиом можно вывести все основные свойства живой природы, и в первую очередь такие, как *дискретность* и *целостность* — два фундаментальных свойства организации жизни на Земле. Среди живых систем нет двух одинаковых особей, популяций и видов. Эта уникальность проявления дискретности и целостности основана на явлении конвариантной редупликации.

Конвариантная редупликация (самовоспроизведение с изменениями) осуществляется на основе матричного принципа (сумма трех первых аксиом). Это, вероятно, единственное специфическое для жизни, в известной для нас форме ее существования на Земле, свойство. В основе его лежит уникальная способность к самовоспроизведению основных управляющих систем (ДНК, хромосом, генов).

* Аксиомы названы по именам ученых, впервые описавших данное явление. Приводимые же краткие формулировки аксиом не принадлежат данным ученым.

Таблица 2.2

Масса живого вещества в биосфере

Подразделения биосферы	Масса, г	Сравнение
Живое вещество	$2,4 \cdot 10^{12}$	1
Атмосфера	$5,15 \cdot 10^{15}$	2146
Гидросфера	$1,5 \cdot 10^{18}$	602 500
Земная кора	$2,8 \cdot 10^{19}$	1 670000

По своему активному воздействию на окружающую среду живое вещество занимает особое место и качественно резко отличается от других оболочек земного шара, так же как живая материя отличается от мертвой.

В. И. Вернадский подчеркивал, что живое вещество — самая активная форма материи во Вселенной. Оно проводит гигантскую геохимическую работу в биосфере, полностью преобразовав верхние оболочки Земли за время своего существования. Все живое вещество нашей планеты составляет $1/11000000$ часть массы всей земной коры. В качественном же отношении живое вещество представляет собой наиболее организованную часть материи Земли.

При оценке среднего химического состава живого вещества, по данным А. П. Виноградова (1975), В. Лархера (1978) и др., главные составные части живого вещества — это элементы, широко распространенные в природе (атмосфера, гидросфера, космос): водород, углерод, кислород, азот, фосфор и сера (табл. 2.3, рис. 2.5).

Таблица 2.3

Элементарный состав звездного и солнечного вещества в сопоставлении с составом растений и животных

Химический элемент	Содержание, %			
	Звездное вещество	Солнечное вещество	Растения	Животные
Водород (H)	81,76	87,00	10,0	10,00
Гелий (He)	18,17	12,90	—	
Азот (N)		0,28	3,00	
Углерод (C)	0,33	0,33	3,00	18,00
Магний (Mg)		0,08	0,05	
Кислород (O)	0,03	0,25	79,00	65,00
Кремний (Si)				
Сера (S)	0,01	0,04	0,15	0,254
Железо (Fe)				
Другие элементы	0,001	0,04	7,49	3,696

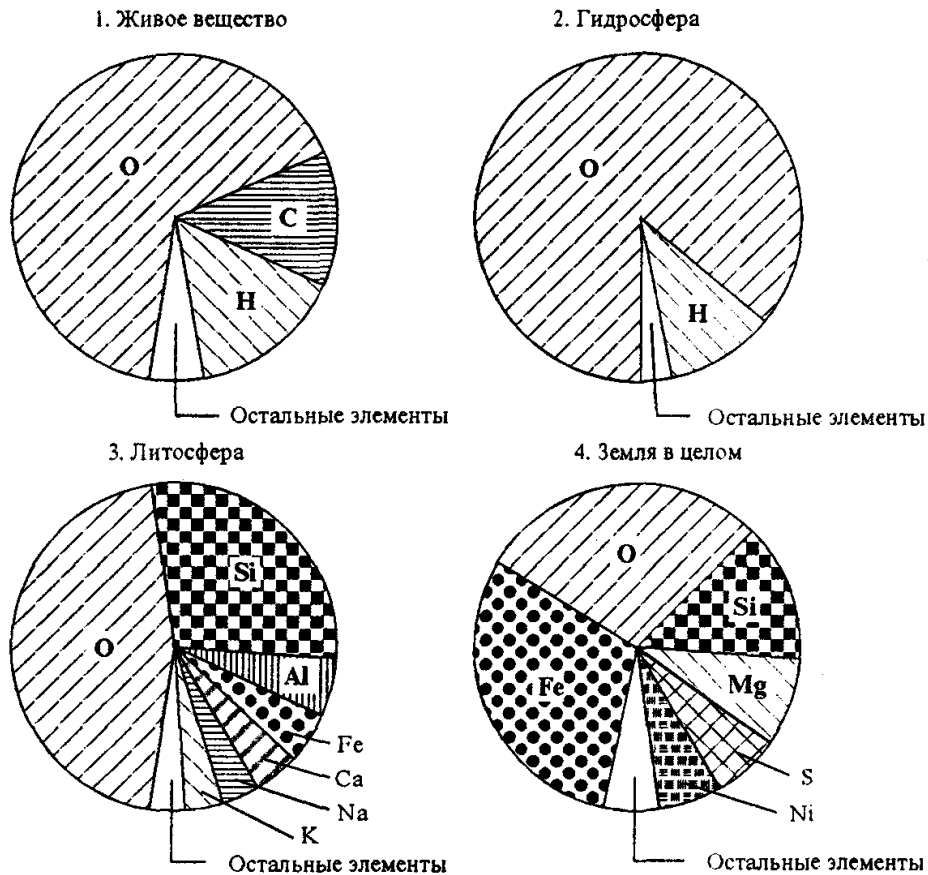


Рис. 2.5. Соотношение химических элементов в живом веществе, гидросфере, литосфере и в массе Земли в целом

Живое вещество биосферы состоит из наиболее простых и наиболее распространенных в космосе атомов.

Средний элементарный состав живого вещества отличается от состава земной коры высоким содержанием углерода. По содержанию других элементов живые организмы не повторяют состава среды своего обитания. Они избирательно поглощают элементы, необходимые для построения их тканей.

В процессе жизнедеятельности организмы используют наиболее доступные атомы, способные к образованию устойчивых химических связей. Как уже было отмечено, водород, углерод, кислород, азот, фосфор и сера являются главными химическими элементами земного вещества и их называют *биофильными*. Их атомы создают в живых организмах сложные молекулы в сочетании с водой и минеральными солями. Эти молекулярные постройки представлены углеводами, липидами, белками и нуклеиновыми кислотами. Перечисленные части живого вещества находятся в организмах в тесном взаимодействии. Окружающий нас мир живых организмов биосферы представляет собой сочетание различных биологических систем разной структурной упорядоченности и разного организационного положения. В связи с этим выделяют разные уровни существования живого вещества — от крупных молекул до растений и животных различных организаций.

1. *Молекулярный* (генетический) — самый низкий уровень, на котором

биологическая система проявляется в виде функционирования биологически активных крупных молекул — белков, нуклеиновых кислот, углеводов. С этого уровня наблюдаются свойства, характерные исключительно для живой материи: обмен веществ, протекающий при превращении лучистой и химической энергии, передача наследственности с помощью ДНК и РНК. Этому уровню свойственна устойчивость структур в поколениях.

2. *Клеточный* — уровень, на котором биологически активные молекулы сочетаются в единую систему. В отношении клеточной организации все организмы подразделяются на одноклеточные и многоклеточные.

3. *Тканевый* — уровень, на котором сочетание однородных клеток образует ткань. Он охватывает совокупность клеток, объединенных общностью происхождения и функций.

4. *Органный* — уровень, на котором несколько типов тканей функционально взаимодействуют и образуют определенный орган.

5. *Организменный* — уровень, на котором взаимодействие ряда органов сводится в единую систему индивидуального организма. Представлен определенными видами организмов.

6. *Популяционно-видовой*, где существует совокупность определенных однородных организмов, связанных единством происхождения, образом жизни и местом обитания. На этом уровне происходят элементарные эволюционные изменения в целом.

7. *Биоценоз и биогеоценоз* (экосистема) — более высокий уровень организации живой материи, объединяющий разные по видовому составу организмы. В биогеоценозе они взаимодействуют друг с другом на определенном участке земной поверхности с однородными абиотическими факторами.

8. *Биосферный* — уровень, на котором сформировалась природная система наиболее высокого ранга, охватывающая все проявления жизни в пределах нашей планеты. На этом уровне происходят все круговороты вещества в глобальном масштабе, связанные с жизнедеятельностью организмов.

По способу питания живое вещество подразделяется на авто-трофы и гетеротрофы.

Автотрофами (от греч. autos — сам, trof— кормиться, питаться) называют организмы, берущие нужные им для жизни химические элементы из окружающей их костной материи и не требующие для построения своего тела готовых органических соединений другого организма. Основной источник энергии, используемый автотрофами, — Солнце.

Автотрофы подразделяются на фотоавтотрофы и хемоавто-трофы. *Фотоавтотрофы* используют в качестве источника энергии солнечный свет, *хемоавтотрофы* используют энергию окисления неорганических веществ.

К автотрофным организмам относятся водоросли, наземные земные растения, бактерии, способные к фотосинтезу, а также некоторые бактерии, способные окислять неорганические вещества (хемоавтотрофы). Автотрофы являются первичными продуцентами органического вещества в биосфере.

Гетеротрофы (от греческого *geter* — другой) — организмы, нуждающиеся для своего питания в органическом веществе, образованном другими организмами. Гетеротрофы способны разлагать все вещества, образуемые автотрофами, и многие из тех, что синтезирует человек.

Живое вещество устойчиво только в живых организмах, оно стремится заполнить собой все возможное пространство. «Давлением жизни» называл данное явление В. И. Вернадский.

На Земле из существующих живых организмов наибольшей силой размножения обладает гриб-дождевик гигантский. Каждый экземпляр данного гриба может дать до 7,5 млрд спор. Если каждая спора послужила бы началом новому организму, то объем дождевиков уже во втором поколении в 800 раз превысил размеры нашей планеты.

Таким образом, наиболее общее и специфическое свойство *живого* — способность к самовоспроизведению, конвариантной редупликации на основе матричного принципа. Эта способность вместе с другими особенностями живых существ и определяет существование основных уровней организации живого. Все уровни организации жизни находятся в сложном взаимодействии как части единого целого. На каждом уровне действуют свои закономерности, определяющие особенности эволюции всех форм орга

низации живого. Способность к эволюции выступает как атрибут жизни, непосредственно вытекающий из уникальной способности живого к самовоспроизведению дискретных биологических единиц. Специфические свойства жизни обеспечивают не только воспроизведение себе подобных (наследственности), но и необходимые для эволюции изменения самовоспроизводящих структур (изменчивость).

3. ФАКТОРЫ СРЕДЫ И ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ДЕЙСТВИЯ НА ОРГАНИЗМЫ

3.1. Среда и условия существования организмов

Различают такие понятия, как среда и условия существования организмов.

Среда — это часть природы, окружающая живые организмы и оказывающая на них прямое или косвенное воздействие. Из среды организмы получают все необходимое для жизни и в нее же выделяют продукты обмена веществ. Среда каждого организма складывается из множества элементов неорганической и органической природы и элементов, привносимых человеком и его производственной деятельностью. При этом одни элементы могут быть частично или полностью безразличны организму, другие необходимы, а третьи оказывают отрицательное воздействие. Например, заяц-беляк (*Lepus timidus*) в лесу вступает в определенные взаимоотношения с пищей, водой, химическими соединениями, кислородом, без которых он обойтись не может, в то время как

ствол дерева, пень, кочка, валун на его жизнь не оказывают существенного влияния. Заяц вступает с ними во временные связи (укрытие от врага, непогоды), но не обязательные связи.

Условия жизни, или условия существования, — это совокупность необходимых для организма элементов среды, с которыми он находится в неразрывном единстве и без которых существовать не может.

Приспособления организмов к среде носят название *адаптации*. Способность к адаптациям — одно из основных свойств жизни вообще, обеспечивающее 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. Все приспособления организмов к существованию в различных условиях выработались исторически. В результате сформировались специфические для каждой географической зоны группировки растений и животных.

Отдельные свойства или элементы среды, воздействующие на организмы, называются *экологическими факторами* (табл. 3.1).

Многообразие экологических факторов подразделяется на две большие группы: абиотические и биотические.

Абиотические факторы — это комплекс условий неорганической среды, влияющих на организм.

Биотические факторы — это совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на другие. В отдельных случаях антропогенные факторы выделяют в самостоятельную группу факторов наряду с абиотическими и биотическими, подчеркивая тем самым чрезвычайное действие антропогенного фактора. Соглашаясь с вышеуказанным, мы все же считаем более правильным классифицировать его как часть факторов биотического влияния, так как понятие «биотические факторы» охватывает действия всего органического мира, к которому принадлежит и человек.

Таблица 3.1

Различные подходы к классификации экологических факторов

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ		
АБИОТИЧЕСКИЕ		БИОТИЧЕСКИЕ
Свет, температура, влага, ветер, воздух, давление, течения, долгота дня и т. д.		Влияние растений на других членов биоценоза
Механический состав почвы, ее проницаемость, влагоемкость		Влияние животных на других членов биоценоза
Содержание в почве или воде элементов питания, газовый состав, соленость воды		Антропогенные факторы, возникающие в результате деятельности человека
ПО ВРЕМЕНИ	ПО ПЕРИОДИЧНОСТИ	ПО ОЧЕРЕДНОСТИ
Эволюционный	Периодический	Первичный
Исторический	Непериодический	Вторичный
ПО ПРОИСХОЖДЕНИЮ		ПО СРЕДЕ ВОЗНИКНОВЕНИЯ

Космический	Атмосферный
Абиотический (абиогенный)	Водный (влажности)
Биогенный	Геоморфологический
Биотический	Эдафический
Биологический	Физиологический
Природно-антропогенный	Генетический
Антропогенный (в том числе техногенный, загрязнение среды, в том числе беспокойстве)	Популяционный
	Биоценотический
	Экосистемный
	Биосферный

Совокупность факторов одного рода составляет верхний уровень понятий. Нижний уровень понятий связан с познанием отдельных экологических факторов.

Влияние факторов среды определяется прежде всего их воздействием на обмен веществ организмов. Отсюда все экологические факторы по их действию можно подразделить на прямодействующие и косвеннодействующие. Те и другие могут оказывать существенные воздействия на жизнь отдельных организмов и на все сообщество. Экологические факторы могут выступать то в виде прямодействующего, то в виде косвенного. Каждый экологический фактор характеризуется определенными количественными показателями, например силой и диапазоном действия.

Для разных видов растений и животных условия, в которых они особенно хорошо себя чувствуют, неодинаковы. Например, некоторые растения предпочитают очень влажную почву, другие — относительно сухую. Одни требуют сильной жары, другие лучше переносят более холодную среду и т. д.

Интенсивность экологического фактора, наиболее благоприятная для жизнедеятельности организма, называется оптимумом, а дающая наихудший эффект — пессимумом, т. е. условия, при которых жизнедеятельность организма максимально угнетается, но он еще может существовать. Так, при выращивании растений при различных температурах точка, при которой наблюдается максимальный рост, и будет *оптимумом*. В большинстве случаев это некий диапазон температур, составляющий несколько градусов, поэтому лучше здесь говорить о *зоне оптимума*. Весь интервал температур, от минимальной до максимальной, при которых еще возможен рост, называют *диапазоном устойчивости* (выносливости) или толерантности. Точки, ограничивающие его, т. е. максимальная и минимальная, пригодные для жизни температуры, — это *пределы устойчивости*. Между зоной оптимума и пределами устойчивости по мере приближения к последним растение испытывает все нарастающий стресс, т. е. речь идет о *стрессовых зонах* или *зонах угнетения* в рамках диапазона устойчивости (рис. 3.1). По мере удаления от оптимума вниз и вверх по шкале не только усиливается стресс, а в конечном итоге по достижении пределов устойчивости организма происходит его гибель.

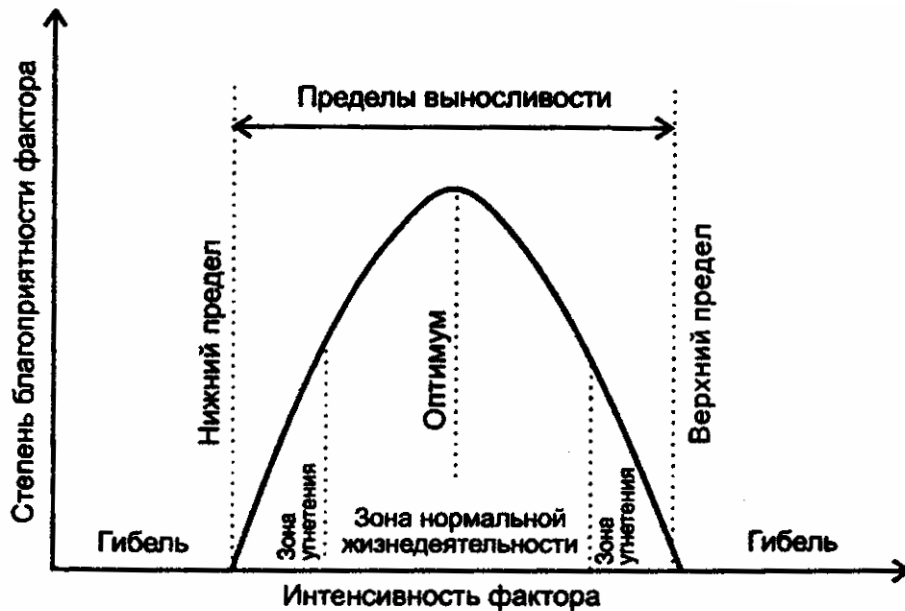


Рис. 3.1. Зависимость действия экологического фактора от его интенсивности

Подобные эксперименты можно провести и для проверки влияния других факторов. Результаты графически будут соответствовать кривой подобного же типа.

Повторяемость наблюдаемых тенденций дает возможность сделать заключение, что здесь речь идет о фундаментальном биологическом принципе. Для каждого вида растений (животных) существуют оптимум, стрессовые зоны и пределы устойчивости или выносливости в отношении каждого средового фактора.

При значении фактора, близком к пределам выносливости или толерантности, организм обычно может существовать лишь непродолжительное время. В более узком интервале условий возможно длительное существование и рост особей. Еще в более узком диапазоне происходит размножение, и вид может существовать неограниченно долго. Обычно где-то в средней части диапазона устойчивости имеются условия, наиболее благоприятные для жизнедеятельности, роста и размножения. Эти условия называют оптимальными, в которых особи данного вида оказываются наиболее приспособленными, т. е. оставляют наибольшее число потомков. На практике выявить такие условия сложно, и обычно определяют оптимум для отдельных показателей жизнедеятельности — скорости роста, выживаемости и т. п.

Свойство видов адаптироваться к тому или иному диапазону факторов среды обозначается понятием «экологическая пластичность» (экологическая валентность) вида. Чем шире диапазон колебаний экологического фактора, в пределах которого данный вид может существовать, тем больше его экологическая пластичность.

Виды, способные существовать при небольших отклонениях от фактора, от оптимальной величины, называются узкоспециализированными, а

выдерживающие значительные изменения фактора — широкоприспособленными. К узкоспециализированным видам относятся, например, организмы пресных вод, нормальная жизнь которых сохраняется при низком содержании солей в среде. Для большинства обитателей морей, наоборот, нормальная жизнедеятельность сохраняется при высокой концентрации солей в окружающей среде. Отсюда пресноводные и морские виды обладают невысокой экологической пластичностью по отношению к солености. В то же время, например, трехиглой колюшке свойственна высокая экологическая пластичность, так как она может жить как в пресных, так и в соленых водах.

Экологически выносливые виды называют *эврибионтными* (euros — широкий): маловыносливые — *стенобионтными* (stenos — узкий). Эврибионтность и стенобионтность характеризуют различные типы приспособления организмов к выживанию. Виды, длительное время развивающиеся в относительно стабильных условиях, утрачивают экологическую пластичность и вырабатывают черты стенобионтности, тогда как виды, существовавшие при значительных колебаниях факторов среды, приобретают повышенную экологическую пластичность и становятся эврибионтными (рис. 3.2).

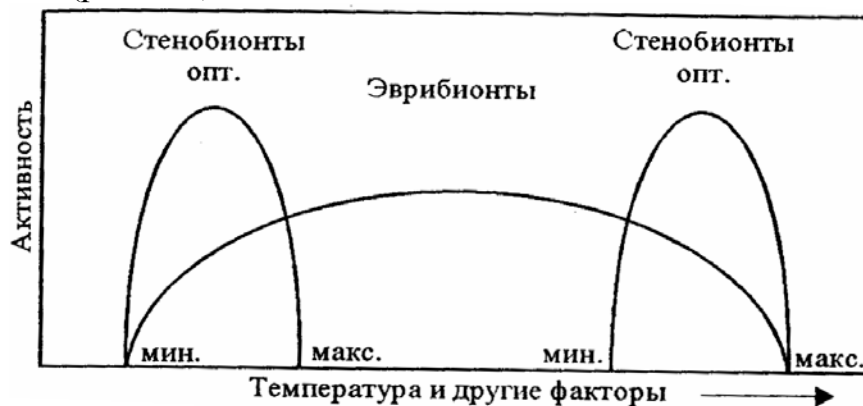


Рис. 3.2. Экологическая пластичность видов (по Ю. Одуму, 1975)

Отношение организмов к колебаниям того или иного определенного фактора выражается прибавлением приставки «эври-» или «стено-» к названию фактора. Например, по отношению к температуре различают эври- и стенотермные организмы, к концентрации солей — эвристиногалинные, к свету — эври- и стенофотные и др. По отношению ко всем факторам среды эврибионтные организмы встречаются редко. Чаще всего эври- или стенобионтность проявляется по отношению к одному фактору. Так, пресноводные и морские рыбы будут стеногалинными, тогда как ранее названная трехиглая колюшка — типичный эвригалинный представитель. Растение, являясь эвритермным, одновременно может относиться к стеногигробионтам, т. е. быть менее стойким относительно колебаний влажности.

Эврибионтность, как правило, способствует широкому распространению видов. Многие простейшие, грибы (типичные эврибионты) являются

космополитами и распространены повсеместно. Стенобионтность обычно ограничивает ареалы. В то же время, нередко благодаря высокой специализированности, стенобионтам принадлежат обширные территории. Например, рыбацкая птица скопа (*Pandion haliaetus*) — типичный стенофаг, а по отношению же к другим факторам является эврибионтом, обладает способностью в поисках пищи передвигаться на большие расстояния и занимает значительный ареал.

Все факторы среды взаимосвязаны, и среди них нет абсолютно безразличных для любого организма. Популяция и вид в целом реагируют на эти факторы, воспринимая их по-разному. Такая избирательность обуславливает и избирательное отношение организмов к заселению той или иной территории.

Различные виды организмов предъявляют неодинаковые требования к почвенным условиям, температуре, влажности, свету и т. д. Поэтому на разных почвах, в разных климатических поясах произрастают различные растения. С другой стороны, в растительных ассоциациях формируются разные условия для животных. Приспосабливаясь к абиотическим факторам среды и вступая в определенные биотические связи друг с другом, растения, животные и микроорганизмы распределяются по различным средам и формируют многообразные экосистемы, объединяющиеся в биосферу Земли. Следовательно, к каждому из факторов среды особи и формирующиеся из них популяции приспособляются относительно независимым путем. Экологическая валентность их по отношению к разным факторам оказывается неодинаковой. Каждый вид обладает специфическим экологическим спектром, т. е. суммой экологических валентностей по отношению к факторам среды.

3.2. Совместное действие экологических факторов

Экологические факторы обычно действуют не поодиночке, а целым комплексом. Действие одного какого-либо фактора зависит от уровня других. Сочетание с разными факторами оказывает заметное влияние на проявление оптимума в свойствах организма и на пределах их существования. Действие одного фактора не заменяется действием другого. Однако при комплексном воздействии среды часто можно видеть «эффект замещения», который проявляется в сходстве результатов воздействия разных факторов. Так, свет не может быть заменен избытком тепла или обилием углекислого газа, но, действуя изменениями температуры, можно приостановить фотосинтезирование растений или активность у животных и тем самым создать эффект диапаузы, как при коротком дне, а удливив активный период, создать эффект длинного дня. И в то же время это не замещение одного фактора другим, а проявление количественных показателей экологических факторов. Это явление широко используется в практике растениеводства и зоотехнии.

В комплексном действии среды факторы по своему воздействию неравноценны для организмов. Их можно подразделить на *ведущие* (главные) и *фоновые* (сопутствующие, второстепенные). Ведущие факторы различны для

разных организмов, если даже они живут в одном месте. В роли ведущего фактора на разных этапах жизни организма могут выступать то одни, то другие элементы среды. Например, в жизни многих культурных растений, таких, как злаки, в период прорастания ведущим фактором является температура, в период колошения и цветения — почвенная влага, в период созревания — количество питательных веществ и влажность воздуха. Роль ведущего фактора в разное время года может меняться. Так, в пробуждении активности у птиц (синицы, воробьи) в конце зимы ведущим фактором является свет, и в частности длина дня, то летом его действие становится равнозначным температурному фактору.

Ведущий фактор может быть неодинаков у одних и тех же видов, живущих в разных физико-географических условиях. Например, активность комаров, мошек, мокрецов в теплых районах определяется комплексом светового режима, тогда как на севере — изменениями температуры.

Понятие о ведущих факторах нельзя смешивать с понятием об *ограничивающих факторах*. Фактор, уровень которого в качественном или количественном отношении (недостаток или избыток) оказывается близким к пределам выносливости данного организма, называется *ограничивающим*, или *лимитирующим*. Ограничивающее действие фактора будет проявляться и в том случае, когда другие факторы среды благоприятны или даже оптимальны. В роли ограничивающего фактора могут выступать как ведущие, так и фоновые экологические факторы.

Понятие о лимитирующих факторах было введено в 1840 г. химиком Ю. Либихом. Изучая влияние на рост растений содержания различных химических элементов в почве, он сформулировал принцип: «Веществом, находящимся в минимуме, управляется урожай и определяется величина и устойчивость последнего во времени». Этот принцип известен под названием *правила*, или *закона минимума*, *Либиха*. В качестве наглядной иллюстрации закона минимума Либиха часто изображают бочку, у которой образующие боковую поверхность доски имеют разную высоту (рис. 3.3).



Ю. Либих

Длина самой короткой доски определяет уровень, до которого можно наполнить бочку водой. Следовательно, длина этой доски — лимитирующий фактор для количества воды, которую можно налить в бочку. Длина других досок уже не имеет значения.

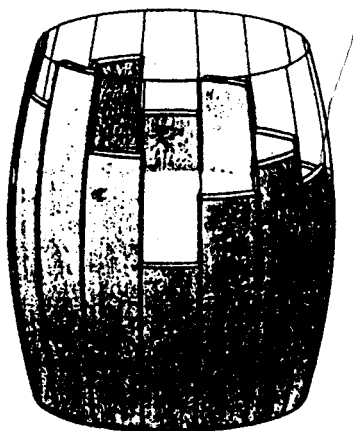


Рис. 3.3. «Бочка Либиха»

Поясним закон минимума Либиха на конкретных примерах. В почве содержатся все элементы минерального питания, необходимые для данного вида растений, кроме одного из них, например бора или цинка. Рост растений на такой почве будет сильно угнетен или вообще невозможен. Если мы теперь добавим в почву нужное количество бора (цинка), это приведет к увеличению урожая. Но если мы будем вносить любые другие химические соединения (например, азот, фосфор, калий) и даже добьемся того, что все они будут содержаться в оптимальных количествах, а бор (цинк) будет отсутствовать, это не даст никакого эффекта. Точно так же, если кислотность (рН) почвы отклоняется от оптимума, например для озимой ржи, то никакие агротехнические мероприятия, кроме снижающего кислотность известкования, не помогут существенно увеличить урожайность этой культуры на данном поле. Закон минимума Либиха относится ко всем влияющим на организм абиотическим и биотическим факторам. Это может быть, например, конкуренция со стороны другого вида, присутствие хищника и паразита. Сформулированный закон применим как к растениям, так и животным.

Лимитирующим фактором может быть не только недостаток, на что указывал Либих, но и избыток таких факторов, как, например, тепло, свет и вода. Как уже было отмечено ранее, организмы характеризуются экологическим минимумом и экологическим максимумом. Диапазоны между этими двумя величинами принято называть пределами устойчивости, выносливости или толерантности. Представление о лимитирующем влиянии максимума наравне с минимумом ввел В. Шелфорд (1913), сформулировавший *закон толерантности*. После 1910 г. по «экологии толерантности» были проведены многочисленные исследования, благодаря которым стали известны пределы существования для многих растений и животных. Таким примером по Г.В. Стадницкому, А.И. Родионову (1966) является влияние загрязняющего атмосферный воздух вещества на организм человека (рис. 3.4).

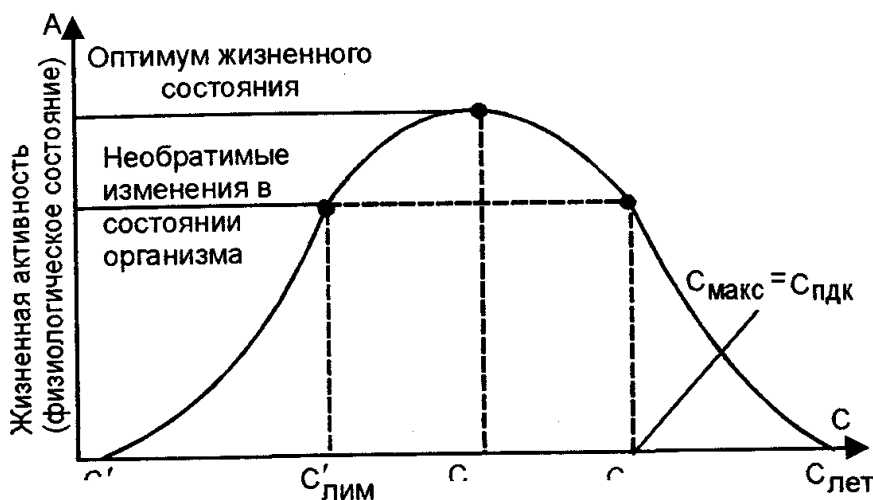


Рис. 3.4. Влияние загрязняющего атмосферный воздух вещества на организм человека

В фактора обозначена символом C (первая буква латинского слова «концентрация»). В других же случаях при поступлении вещества в организм можно говорить не о концентрации, а о дозе вещества (фактора). При значениях концентрации $C_{\text{лет}}$ и $C'_{\text{лет}}$ человек погибнет, но необратимые изменения в его организме произойдут при значительно меньших значениях: $C_{\text{лим}}$ и $C'_{\text{лим}}$. Следовательно, истинный диапазон толерантности определяется именно последними значениями. Отсюда, их необходимо экспериментально, в опытах на животных, определить для каждого загрязняющего или любого вредного химического соединения и не допускать превышения его содержания в конкретной среде. В санитарной охране окружающей среды важны не нижние пределы устойчивости к вредным веществам, а *верхние пределы*, так как загрязнение окружающей среды — это и есть превышение устойчивости организма. Ставится задача или условие: фактическая концентрация загрязняющего вещества $C_{\text{факт}}$ не должна превышать $C_{\text{лим}}$ или:

$$C_{\text{факт}} \leq C_{\text{лим}}$$

Таким образом, $C_{\text{лим}}$ одновременно является пороговой концентрацией $C_{\text{пор}}$ и максимально допустимой $C_{\text{макс}}$ для организма человека. В санитарной охране окружающей среды $C_{\text{лим}}$ имеет смысл *предельно допустимой концентрации* — $C_{\text{пдк}}$ (или просто ПДК).

Ценность концепции лимитирующих факторов состоит в том, что она дает экологу отправную точку при исследовании сложных ситуаций. Изучая конкретную ситуацию, эколог может выделить слабые звенья и сфокусировать внимание на тех условиях среды, которые с наибольшей вероятностью могут оказаться критическими или лимитирующими. Если для организма характерен широкий диапазон выносливости (устойчивости, толерантности) к фактору, отличающемуся относительным постоянством, и присутствует в среде в умеренных количествах, вряд ли такой фактор является лимитирующим. Наоборот, если известно, что тот или иной организм обладает узким диапазоном толерантности к какому-то изменчивому фактору, то именно этот

фактор и заслуживает внимательного изучения, так как он может быть лимитирующим. Так, содержание кислорода в наземных местообитаниях настолько велико и он столь доступен, что редко служит лимитирующим фактором для наземных организмов, за исключением паразитов, обитателей почв или больших высот. Тогда как в воде кислорода сравнительно мало, его содержание там нередко значительно варьируется, и вследствие этого для водных организмов, в первую очередь животных, он часто служит важным лимитирующим фактором. Поэтому эколог-гидробиолог всегда имеет наготове прибор для определения количества кислорода и измеряет содержание этого газа в ходе изучения любой незнакомой ситуации. Экологу же, изучающему наземные экосистемы, реже приходится измерять содержание кислорода. В целом же смысл анализа условий среды, например при оценке воздействия человека на природную среду, состоит в следующем:

- путем наблюдения, анализа и эксперимента обнаружить «функционально важные» факторы;
- определить, как эти факторы влияют на особей, популяции, сообщества, тогда удастся довольно точно предсказать результат нарушений среды или планируемых ее изменений.

4. ВАЖНЕЙШИЕ АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И АДАПТАЦИИ К НИМ ОРГАНИЗМОВ

Абиотический, или неживой, компонент среды подразделяется на климатические, почвенные (эдафические), топографические и другие физические факторы, в том числе воздействие волн, морских течений, огня и т. д.

4.1. Излучение: свет

Свет является одним из важнейших абиотических факторов, особенно для фотосинтезирующих зеленых растений. Солнце излучает в космическое пространство громадное количество энергии. На границе земной атмосферы с космосом радиация составляет от 1,98 до 2 кал/см²·ин, или 136 МВт/см² («солнечная постоянная»).

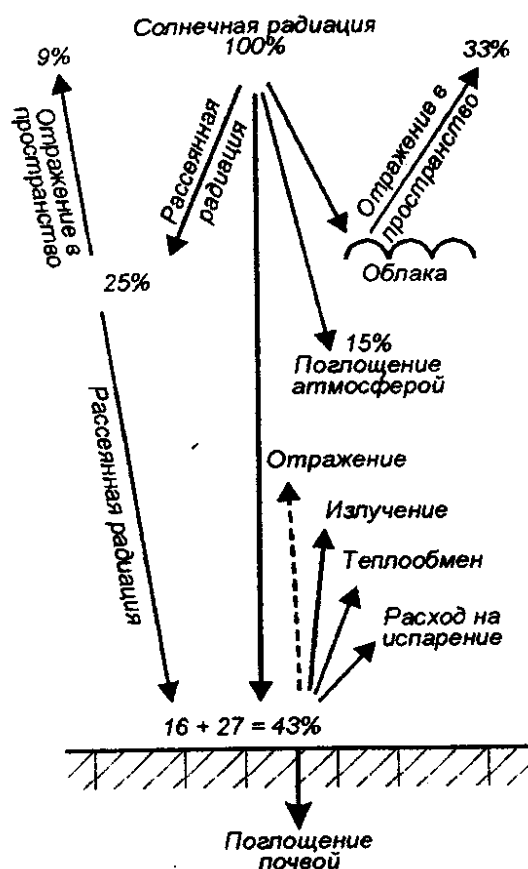


Рис. 4.1. Баланс солнечной радиации на земной поверхности в дневное время (из Т. К. Горышиной, 1979)

Как видно на рис. 4.1, 42% всей падающей радиации ($33 + 9\%$) отражается атмосферой в мировое пространство, 15% поглощается толщей атмосферы и идет на ее нагревание и только 43% достигает земной поверхности. Эта доля радиации состоит из *прямой радиации* (27%) — почти параллельных лучей, идущих непосредственно от Солнца и несущих наибольшую энергетическую нагрузку, и *рассеянной* (диффузной) радиации (16%) — лучей, поступающих к Земле со всех точек небосвода, рассеянных молекулами газов воздуха, капельками водяных паров, кристалликами льда, частицами пыли, а также отраженных вниз от облаков. Общую сумму прямой и рассеянной радиации называют *суммарной радиацией*.

Свет для организмов, с одной стороны, служит первичным источником энергии, без которого невозможна жизнь, а с другой — прямое воздействие света на протоплазму смертельно для организма. Таким образом, многие морфологические и поведенческие характеристики связаны с решением этой проблемы. Эволюция биосферы в целом была направлена главным образом на «укрощение» поступающего солнечного излучения, использование его полезных составляющих и ослабление вредных или на защиту от них. Следовательно, свет — это не только жизненно важный фактор, но и лимитирующий как на минимальном, так и максимальном уровне. С этой точки ни один из факторов так не интересен для экологии, как свет!

Среди солнечной энергии, проникающей в атмосферу Земли, на видимый

свет приходится около 50% энергии, остальные 50% составляют тепловые инфракрасные лучи и около 1 % — ультрафиолетовые лучи (рис. 4.2).

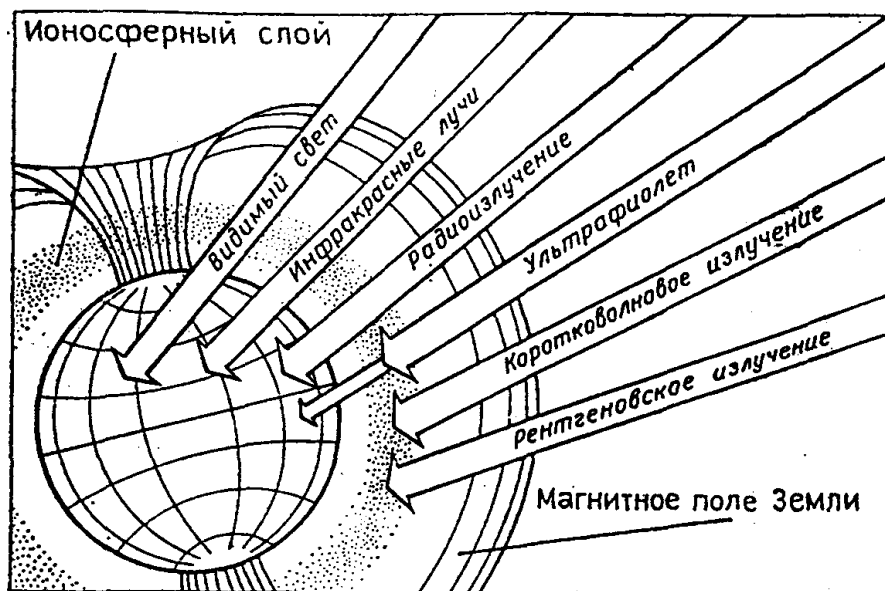


Рис. 4.2. Факторы космического воздействия на Землю

Видимые лучи («солнечный свет») состоят из лучей разной окраски и имеют разную длину волн (табл. 4.1).

Таблица 4.1

Спектр солнечного света

Лучи	Длина волны в микрометрах (мкм)
Ультрафиолетовые	0,06-0,39
Фиолетовые	0,39-0,45
Синие	0,45-0,48
Голубые	0,48-0,50
Зеленые	0,50-0,56
Желтые	0,56 -0,58
Оранжевые	0,58-0,62
Красные	0,62-0,78
Инфракрасные	0,78 - до 4 мм

В жизни организмов важны не только видимые лучи, но и другие виды лучистой энергии, достигающие земной поверхности: ультрафиолетовые, инфракрасные лучи, электромагнитные (особенно радиоволны) и некоторые другие излучения. Так, ультрафиолетовые лучи с длиной 0,25—0,30 мкм способствуют образованию витамина D в животных организмах, при длине волны 0,326 мкм в коже человека образуется защитный пигмент, а лучи с длиной волны 0,38—0,40 мкм обладают большей фотосинтетической активностью. Эти лучи в умеренных дозах стимулируют рост и размножение клеток, способствуют синтезу высокоактивных биологических соединений,

повышая в растениях содержание витаминов, антибиотиков, увеличивают устойчивость к болезням.

Инфракрасное излучение воспринимается всеми организмами, например, воздействуя на тепловые центры нервной системы животных организмов, осуществляет тем самым у них регуляцию окислительных процессов и двигательные реакции как в сторону предпочитаемых температур, так и от них.

Особое значение в жизни всех организмов имеет видимый свет. С участием света у растений и животных протекают важнейшие процессы: фотосинтез, транспирация, фотопериодизм, движение, зрение у животных, прочие процессы (табл. 4.2).

Таблица 4.2

Важнейшие процессы, протекающие у растений и животных с участием света

Фотосинтез. В среднем 1—5% падающего на растения света используется для фотосинтеза. Фотосинтез — источник энергии для всей остальной пищевой цепи.

Транспирация. Примерно 75% падающей на растения солнечной радиации расходуется на испарение воды и таким образом усиливает транспирацию.

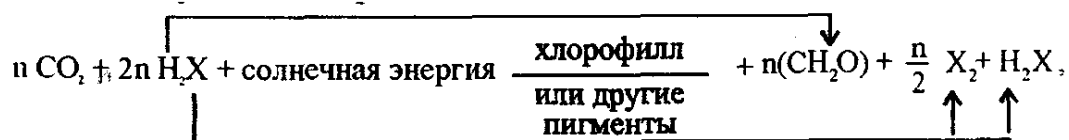
Фотопериодизм. Важен для синхронизации жизнедеятельности и поведения растений и животных (особенно размножения) с временами года.

Движение. Фотопериодизм и фотонастии у растений важны для того, чтобы обеспечить растению достаточную освещенность. Фототаксис у животных и одноклеточных растений необходим для нахождения подходящего местообитания.

Зрение у животных. Одна из главных сенсорных функций.

Прочие процессы. Синтез витамина D у человека. Длительное воздействие ультрафиолетовых лучей может вызывать повреждение тканей, особенно у животных. Выработались защитные приспособления — пигментации, поведенческие реакции избегания и т. д.

На свету происходит образование хлорофилла и осуществляется важнейший в биосфере процесс фотосинтеза. Фотосинтезирующая деятельность зеленых растений обеспечивает планету органическим веществом и аккумуляированной в нем солнечной энергией — источником возникновения и фактором развития жизни на Земле. Основная реакция фотосинтеза может быть записана следующим образом:



где H_2X — «донор» электронов; H — водород; X — кислород, сера или другие восстановители (например, сульфобактерии используют в качестве восстановителя H_2S , другие же виды бактерий — органическую субстанцию, а большинство зеленых растений, осуществляющих хлорофилльную ассимиляцию, — кислород).

Среди всех лучей солнечного света обычно выделяют лучи, которые так или иначе оказывают влияние на растительные организмы, особенно на процесс фотосинтеза, ускоряя или замедляя его протекание. Эти лучи принято

называть физиологически активной радиацией (сокращенно ФАР). Наиболее активными среди ФАР являются оранжево-красные (0,65—0,68 мкм), сине-фиолетовые (0,40—0,50 мкм) и близкие ультрафиолетовые (0,38—0,40 мкм). Меньше поглощаются желто-зеленые (0,50—0,58 мкм) лучи и практически не поглощаются инфракрасные. Лишь далекие инфракрасные принимают участие в теплообмене растений, оказывая некоторое положительное воздействие, особенно в местах с низкими температурами.

Интенсивность фотосинтеза несколько варьирует с изменением длины волны света. В наземных средах жизни качественные характеристики солнечного света не настолько изменчивы, чтобы это сильно влияло на интенсивность фотосинтеза, при прохождении же света через воду красная и синяя области спектра отфильтровываются, и получающийся зеленоватый свет слабо поглощается хлорофиллом. Однако живущие в море красные водоросли (Rhodophyta) имеют дополнительные пигменты (фикоэритрины), которые позволяют им использовать эту энергию и жить на большей глубине, чем зеленые водоросли.

Лучи разной окраски различаются животными. Например, бабочки при посещении цветков растений предпочитают красные или желтые, двукрылые насекомые выбирают белые и голубые. Пчелы проявляют повышенную активность к желто-зеленым, сине-фиолетовым и фиолетовым лучам, не реагируют на красный, воспринимая его как темноту. Гремучие змеи видят инфракрасную часть спектра. Для человека область видимых лучей — от фиолетовых до темно-красных.

Каждое местообитание характеризуется определенным световым режимом, соотношением интенсивности (силы), количества и качества света.

Интенсивность, или *сила*, *света* измеряется количеством калорий или джоулей, приходящихся на 1 см² горизонтальной поверхности в минуту. Для прямых солнечных лучей этот показатель практически не изменяется в зависимости от географической широты. Существенное же на него влияние оказывают особенности рельефа. Так, на южных склонах интенсивность света всегда больше, чем на северных.

Количество света, определяемое суммарной радиацией, от полюсов к экватору увеличивается.

Для определения светового режима необходимо учитывать и количество отражаемого света—*альбедо*. Оно выражается в процентах от общей радиации и зависит от угла падения лучей и свойств отражающей поверхности.

Например, снег отражает 85% солнечной энергии, альбедо зеленых листьев клена составляет 10%, а осенних пожелтевших — 28%.

По отношению к свету различают следующие экологические группы растений: световые (светолюбы), теневые (тенелюбы) и теневыносливые. *Световые виды* (гелиофиты) обитают на открытых местах с хорошей освещенностью, в лесной зоне встречаются редко.

Они образуют обычно разреженный и невысокий растительный покров, чтобы не затенять друг друга. Свет оказывает влияние на рост растений. Так, рост двухлетних дубов в зависимости от относительной освещенности в летний

период показан на рис. 4.3.

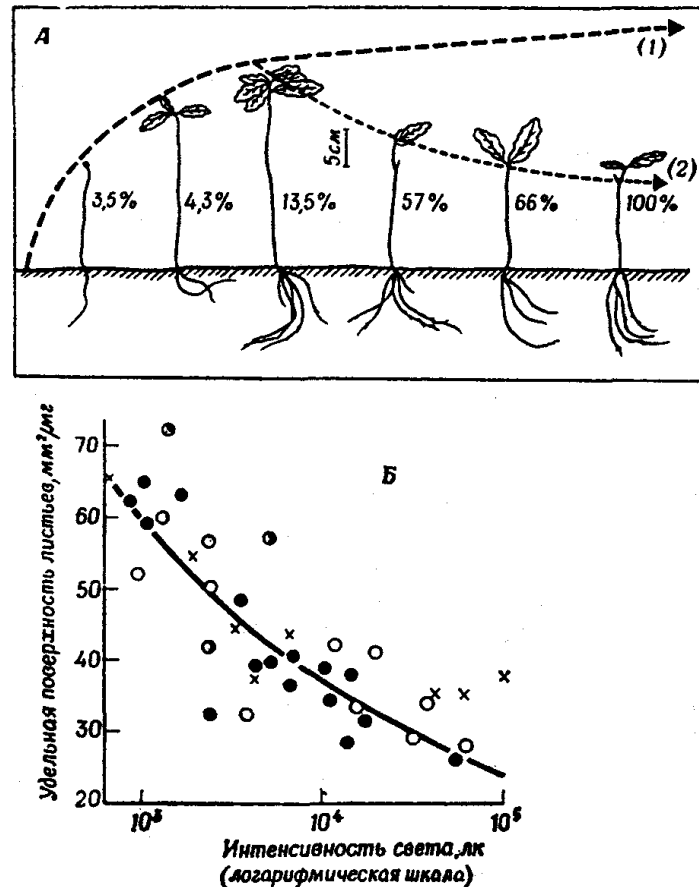


Рис. 4.3. Модифицирующее действие освещенности на рост и морфогенез растений (по В. Лархеру, 1978):

А — рост двухлетних дубов *Quercus robur* в зависимости от относительной освещенности летом;
 Б — развитие листьев у *Ranunculus ficaria* в зависимости от освещенности

При световом довольствии до 13,5% преобладает стимулирующее действие света (рис. 4.3А, кривая 1), при большем освещении (А, кривая 2) — наоборот. Листья *Ranunculus ficaria* (рис. 4.3Б) развивают меньшую поверхность при большем освещении.

Теневые растения (сциофиты) не выносят сильного освещения, живут в постоянной тени под пологом леса. Это главным образом лесные травы. При резком освещении, например на вырубках, они проявляют явные признаки угнетения и часто погибают.

Теневыносливые растения (факультативные гелиофиты) живут при хорошем освещении, но легко переносят незначительное затенение. Это большинство растений лесов. Расположение листовых пластинок в пространстве значительно варьирует в условиях избытка и недостатка света. Так, листья гелиофитов нередко «увертываются», «отворачиваются» от избыточного света, а у теневыносливых растений, растущих при ослабленном освещении, наоборот, листья направлены таким образом, чтобы получить максимальное количество падающей радиации. Это особенно хорошо заметно в лесу. При наличии в густом пологе древостоя просветов и «окон» листья растений нижних ярусов ориентированы по направлению к этому

дополнительному источнику света. Затенение одних листьев другими уменьшается из-за их расположения в виде «листовой мозаики» (рис. 4.4).

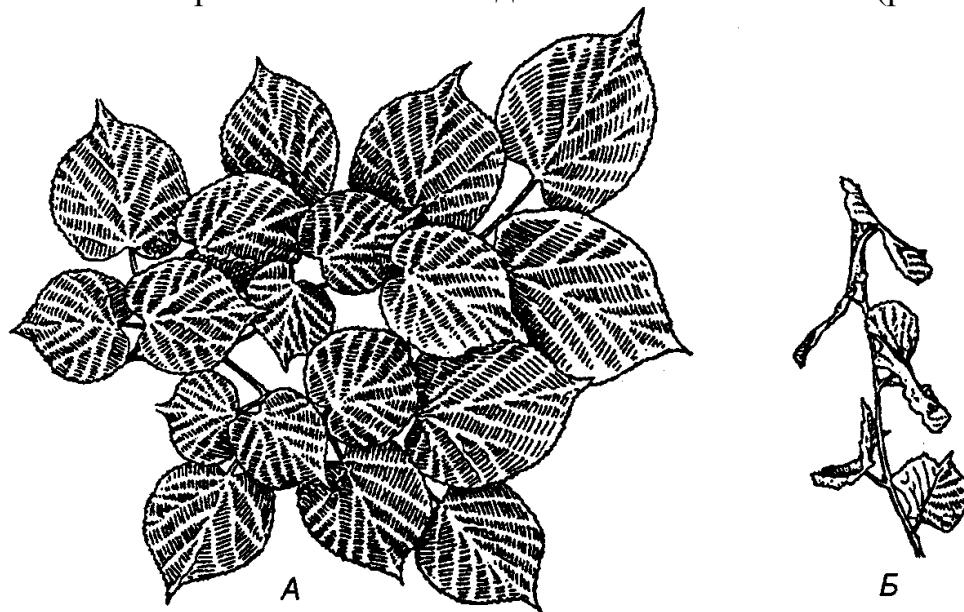


Рис. 4.4. Листорасположение у подростка липы мелколистной в разных условиях освещения (вид сверху):

А — под пологом леса, Б — на открытом месте (по Т. К. Горышиной, 1979)

Мелкие листья располагаются между крупными. Такая мозаика характерна как для древесной, так и травянистой растительности сильно затененных лесов.

Оптический аппарат гелиофитов развит лучше, чем у сциофитов, имеет большую фотоактивную поверхность и приспособлен к более полному поглощению света. На сухую массу в листьях гелиофитов приходится меньше хлорофилла, однако в них больше содержится пигментов I пигментной системы и хлорофилла P_{700} . Отношение хлорофилла d к хлорофиллу b равно примерно 5:1. Отсюда высокая фотосинтетическая способность гелиофитов. Интенсивность фотосинтеза достигает максимума при полном солнечном освещении.

У особой группы растений — гелиофитов, у которых фиксация CO_2 идет путем C-4-дикарбоновых кислот, световое насыщение фотосинтеза не достигается даже при самой сильной освещенности. Это растения из засушливых областей (пустынь, саванн), принадлежащие к 13 семействам цветковых растений (например, мятликовые, осоковые, амарантовые, маревые, гвоздичные и др.). Они способны к вторичной фиксации и реутилизации CO_2 , освобождающегося при световом дыхании, и могут фотосинтезировать при высоких температурах и при закрытых устьицах, что нередко наблюдается в жаркие часы дня.

Обычно C-4-растения отличаются высокой продуктивностью, особенно кукуруза и сахарный тростник.

Интенсивность света, падающего на автотрофный ярус, управляет всей экосистемой, влияя на первичную продукцию. Как у наземных, так и у водных

растений интенсивность фотосинтеза связана с интенсивностью света линейной зависимостью до оптимального уровня светового насыщения, за которым во многих случаях следует снижение интенсивности фотосинтеза, при высоких интенсивностях прямого солнечного света. Таким образом, здесь вступает в действие компенсация факторов: отдельные растения и целые сообщества приспособляются к разным интенсивностям света, становясь «адаптированными к тени» или «адаптированными к прямому солнечному свету».

Интенсивность освещения влияет на активность животных, определяя среди них виды, ведущие сумеречный, ночной и дневной образ жизни. Ориентация на свет осуществляется в результате «*фототаксисов*»: положительного (перемещение в сторону наибольшей освещенности) и отрицательного (перемещение в сторону наименьшей освещенности). Так, в сумерки летают бабочки бражника, охотится еж. Майские хрущи начинают летать только в 21—22 ч и заканчивают лет после полуночи, комары же активны с вечера до утра. Ночной образ жизни ведет куница. Бесшумно, обследуя одно дерево за другим, отыскивает она гнезда белок и нападает на спящих зверьков.

Освещение вызывает у растений ростовые движения, которые проявляются в том, что из-за неравномерного роста стебля или корня происходит их искривление. Это явление носит название *фототропизма*.

Одностороннее освещение смещает в затененную сторону поток ростового гормона ауксина, направленного, как правило, строго вниз. Обеднение ауксином освещенной стороны побега приводит здесь к торможению роста, а обогащение ауксином затененной стороны — к стимуляции роста, что и вызывает искривление.

Движение Земли вокруг Солнца вызывает закономерные изменения длины дня и ночи по сезонам года. Сезонная ритмичность в жизнедеятельности организмов определяется в первую очередь сокращением световой части суток осенью и увеличением — весной. В действиях организмов выработались особые механизмы, реагирующие на продолжительность дня. Так, определенные птицы и млекопитающие поселяются в высоких широтах с длинным полярным днем. Осенью, при сокращении дня, они мигрируют на юг. Летом в тундре скапливается большое количество животных, и, несмотря на общую суровость климата, они при обилии света успевают закончить размножение. Однако в тундру практически не проникают ночные хищники. За короткую летнюю ночь они не могут прокормить ни себя, ни потомство.

Уменьшение светового дня в конце лета ведет к прекращению роста, стимулирует отложение запасных питательных веществ организмов, вызывает у животных осенью линьку, определяет сроки группирования в стаи, миграции, переход в состояние покоя и спячки. Увеличение длины светового дня стимулирует половую функцию у птиц, млекопитающих, определяет сроки цветения растений (ольха, мать-и-мачеха и др.).

Растения, развитие которых нормально происходит при длинном дне, называют *длиннодневными*. Это растения наших северных зон и средней

полосы (рожь, пшеница, луговые злаки, клевер, фиалки и др.). Другие растения нормально развиваются при сокращенном световом дне. Их называют *короткодневными*. К ним относятся выходцы из южных районов (гречиха, просо, подсолнечник, астры и др.).

Доказана способность птиц к навигации. При дальних перелетах они с поразительной точностью выбирают направление полета, преодолевая иногда многие тысячи километров от гнездовых до мест зимовок (рис. 4.5), ориентируясь по солнцу и звездам, т. е. *астрономическим* источникам света. Днем птицы учитывают не только положение Солнца, но и смещение его в связи с широтой местности и временем суток

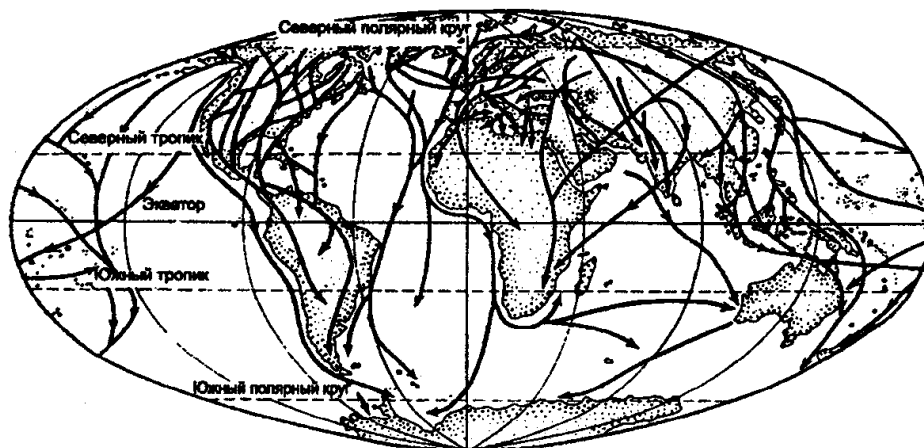


Рис. 4.5. Главнейшие пути пролетных путей птиц
(по Н. О. Реймерсу, 1990)

Опыты показали, что ориентация птиц меняется при изменении картины звездного неба в соответствии с направлением предполагаемого перелета. Навигационная способность птиц врожденная, создается естественным отбором, как система инстинктов. Способность к ориентации свойственна и другим животным. Так, пчелы, нашедшие нектар, передают другим информацию о том, куда лететь за взятком. Ориентиром служит положение солнца. Пчела-разведчица, открывшая источник корма, возвращаясь в улей, начинает на сотах танец, описывая фигуру в виде восьмерки, с наклоном поперечной оси по отношению к вертикали, соответствующим углу между направлениями на солнце и на источник корма (рис. 4.6). Угол наклона восьмерки постепенно смещается в соответствии с движением солнца по небу, хотя пчелы в темном улье и не видят его.

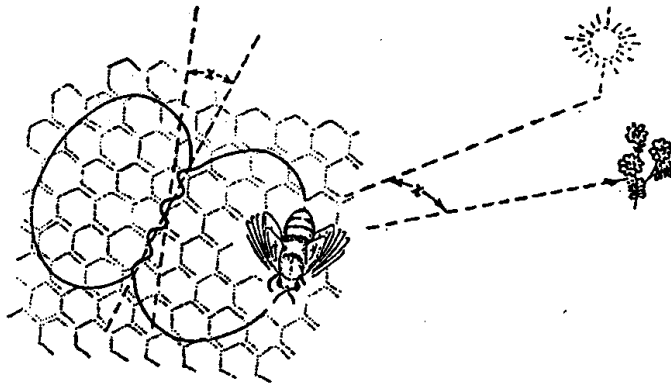


Рис. 4.6. «Виляющий» танец пчел (по В. Е. Кипяткову, 1991)

При облачной погоде пчелы ориентируются на поляризованный свет свободного участка неба. Плоскость поляризации света зависит от положения солнца. Определенное сигнальное значение в жизни животных имеет *биолюминесценция*, или способность животных организмов светиться в результате окисления сложных органических соединений люциферинов с участием катализаторов люцифераз, как правило, в ответ на раздражения, поступающие из внешней среды (рис. 4.7).

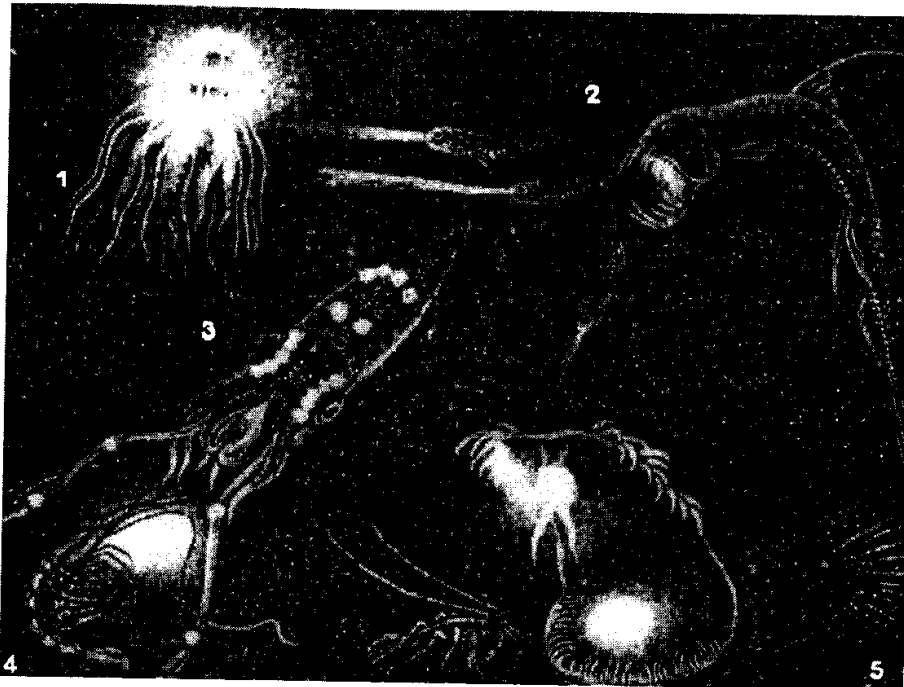


Рис. 4.7. Светящиеся животные:

1 — медуза; 2 — рыба-дракон, нападающая на светящихся анчоусов; 3 — глубоководный кальмар; 4 — глубоководная креветка, защищаясь, выбрасывает светящееся облако; 5 — глубоководный удильщик, приманивающий жертву.

Световые сигналы, испускаемые животными, зачастую служат для привлечения особей противоположного пола, приманивания добычи, отпугивания хищников, для ориентации в стае и т. д. (рыбы, головоногие моллюски, жуки семейства светляков и др.). Следовательно, растениям свет необходим в первую очередь для осуществления фотосинтеза — важнейшего процесса в биосфере по накоплению энергии и созданию органического

вещества. Для животных он имеет главным образом информационное значение.

4.2. Температура

Тепловой режим — важнейшее условие существования живых организмов, так как все физиологические процессы в них возможны при определенных условиях. Главным источником тепла является солнечное излучение.

Солнечная радиация превращается в экзогенный, находящийся вне организма, источник тепла во всех случаях, когда она падает на организм и им поглощается. Сила и характер воздействия солнечного излучения зависят от географического положения и являются важными факторами, определяющими климат региона. Климат же определяет наличие и обилие видов растений и животных в данной местности. Диапазон существующих во Вселенной температур равен тысячам градусов (табл. 4.3).

Таблица 4.3

Состав атмосферы и температура на планетах

Содержание газов в атмосфере, %	Марс	Венера	Земля без жизни	Земля
Двуокись углерода	95	98	98	0,03
Азот	2,7	1,9	1,9	78
Кислород	0,13	Следы	Следы	21
Температура, °С	-55	457	290±50	15

По сравнению с ними пределы, в которых может существовать жизнь, очень узки — около 300°С, от -200°С до +100°С. На самом деле большинство видов и большая часть активности приурочены к более узкому диапазону температур (табл. 4.4).

Таблица 4.4

Температурный диапазон активной жизни на Земле, °С

Среда жизни	Максимум	Минимум	Амплитуда
Суша	55	-70	125
Моря	35,6	-3,3	38,9
Пресные воды	93	0	93

Как правило, эти температуры, при которых возможно нормальное строение и функционирование белков: от 0 до +50°С. Однако целый ряд организмов обладает специализированными ферментными системами и приспособлен к активному существованию при температуре тела, выходящей за названные выше пределы.

Температурный фактор характеризуется ярко выраженными как сезонными, так и суточными колебаниями. В ряде районов Земли это действие фактора имеет важное сигнальное значение в регуляции сроков активности организмов, обеспечении их суточного и сезонного режимов жизни.

При характеристике температурного фактора очень важно учитывать его крайние показатели, продолжительность их действия, повторяемость. Выходящие за пределы терпимости организмов изменения температуры в местах обитания приводят к массовой их гибели. Значение температуры заключается и в том, что она изменяет скорость протекания физико-химических процессов в клетках, отражающихся на всей жизнедеятельности организмов. Температура влияет на анатомо-морфологические особенности организмов, ход физиологических процессов, их рост, развитие, поведение и во многих случаях определяет географическое распространение растений и животных.

Как к экологическому фактору, по отношению к температуре все организмы подразделяются на две группы: *холодолюбивые* и *теплолюбивые*. Холодолюбивые организмы, или *криофилы*, способны жить в условиях сравнительно низких температур и не выносят высоких. Криофилы могут сохранять активность при температуре клеток до -8 и -10 °С, когда жидкости их тела находятся в переохлажденном виде. Характерно для представителей разных групп, например бактерий, грибов, моллюсков, членистоногих, червей и др. Криофилы населяют холодные и умеренные зоны. Холодостойкость растений весьма различна и зависит от условий, в которых они обитают.

Так, древесные и кустарниковые породы Якутии не вымерзают при -70 °С, в Антарктиде при такой же температуре обитают лишайники, отдельные виды водорослей, ногохвостки, пингвины. В лабораторных экспериментах семена, споры и пыльца растений, коловратки, нематоды, цисты простейших после обезвоживания переносят температуры, близкие к абсолютному нулю, т.е. до $-271,16$ °С, возвращаясь после этого к активной жизни. Приостановка всех жизненных процессов организма называется *анабиозом*. Из анабиоза живые организмы возвращаются к нормальной жизни при условии, если не была нарушена структура макромолекул в их клетках.

У теплолюбивых, или *термофилов*, жизнедеятельность приурочена к условиям довольно высоких температур (табл. 4.5).

Это преимущественно обитатели жарких, тропических районов Земли. Среди многочисленных беспозвоночных (насекомые, паукообразные, моллюски, черви), холодно- и теплокровных позвоночных имеется много видов и целый отряд, обитающие исключительно в тропиках. Настоящими термофилами являются растения жарких тропических районов. Они не переносят низких температур и нередко гибнут уже при 0 °С, хотя физического замораживания их тканей и не происходит. Причинами гибели здесь обычно называют нарушение обмена веществ, подавление физиологических процессов, что приводит к образованию в растениях не свойственных им продуктов, в том числе и вредных, вызывающих отравление.

Таблица 4.5

Примеры видов, обладающих различной устойчивостью к температуре

Стенотермные теплолюбивые	Стенотермные холодолюбивые
Рачок <i>Thermosbaena mirabilis</i> живет при температуре 45-48°C и погибает, если температура падает ниже 30°C	Ногохвостки, долгоножки активны при температуре ниже 0°C и вплоть до -10°C Двукрылые активны при температуре между 5 и 10°C в солнечные часы дня.
Насекомые-эктопаразиты млекопитающих и птиц зависят от температуры тела животных	Эти виды очень чувствительны к повышению температуры Животные — обитатели больших глубин способны переносить температуры, близкие к 0°C

Многие организмы обладают способностью переносить очень высокие температуры. Например, некоторые виды жуков и бабочек, пресмыкающиеся выдерживают температуру до 45—50 °С. В горячих источниках Калифорнии при температуре 52 °С обитает рыбка пятнистой ципринодон, в водах горячих ключей на Камчатке постоянно живут сине-зеленые водоросли при температуре 75—80 °С, верблюжья колючка переносит нагревание воздуха до 70 °С. Таким образом, общие закономерности воздействия температуры на живые организмы проявляются в их способности существовать в определенном диапазоне температуры. Этот диапазон ограничен *нижней* летальной (смертельной) и *верхней* летальной температурой.

Температура, наиболее благоприятная для жизнедеятельности и роста, называется *оптимальной* (табл. 4.6).

Таблица 4.6

Оптимальные температуры для выращивания растений

Растение	Температура, °С	
	Дневная	Ночная
Фиалка африканская	23	18
Петуния	28	16
Цинния	27	18
Левкой	16	13
Маргаритка	16	9
Астра	24	16
Томаты	24	18
Эшшольция	18	10

Температурный оптимум большинства живых организмов находится в пределах 20—25 С, и лишь у обитателей жарких, сухих районов температурный оптимум жизнедеятельности находится несколько выше 25—28°C. Например, некоторые прямокрылые (кузнечики) проявляют полуденную активность в условиях пустыней Палестины при температуре 40°C и выше.

Для организмов умеренных и холодных зон России оптимальные температуры от 10 до 20°C. Так, у ветреницы дубравной процесс фотосинтеза

наиболее интенсивно протекает при 10°C.

В зависимости от ширины интервала температуры, в которой данный вид может существовать, организмы делятся на *эвритермные* и *стенотермные*. Эвритермные организмы выдерживают широкие колебания температуры, стенотермные живут лишь в узких пределах.

К эвритермным относится большинство организмов районов с континентальным климатом. Многие из них имеют покоящиеся стадии, переносящие особенно широкий диапазон температуры (покоящиеся яйца, цисты, куколки насекомых, находящиеся в состоянии анабиоза, взрослые животные, споры бактерий, семена растений).

Беспозвоночные, рыбы, амфибии и рептилии лишены способности поддерживать температуру тела в узких границах. Их называют *пойкилотермными* (от греч. *poikilos* — разный). Данных животных часто называют также *эктотермными*, так как они больше зависят от тепла, поступающего извне, чем от того тепла, которое образуется в обменных процессах. Характерна низкая интенсивность обмена и отсутствие механизма сохранения тепла. Раньше этих животных обычно называли холодокровными, но этот термин неточен и может вводить в заблуждение.

Птицы и млекопитающие способны поддерживать достаточно постоянную температуру тела независимо от окружающей температуры. Этих животных называют *гомойотермными* (от греч. *homoios* — подобный) или, по старой терминологии, что менее правильно, теплокровными. Гомойотермные животные относительно мало зависят от внешних источников тепла. Благодаря высокой интенсивности обмена у них вырабатывается достаточное количество тепла, которое может сохраняться. Поскольку эти животные существуют за счет внутренних источников тепла, их называют в настоящее время чаще *эндотермными*.

Растения и животные в ходе длительного эволюционного развития, приспособившись к периодическим изменениям температурных условий, выработали в себе различную потребность к теплу в разные периоды жизни. Например, прорастание семян растений происходит при более низких температурах, чем последующий их рост. Семена пшеницы, овса, ячменя прорастают при 1—2°C, всходы же появляются при 4—5°C. В период цветения растениям, как правило, необходимо больше тепла, чем в период созревания семян, плодов. Томаты лучше растут и развиваются, когда температура днем 25—26 °C, ночью 17—18°C. Температурный оптимум живых организмов зависит и от других экологических факторов. Установлено, что при полном освещении и избытке углекислого газа в воздухе оптимальная температура фотосинтеза 30 °C, а при слабом освещении и недостатке углекислого газа она снижается до 10°C (рис. 4.8).

При характеристике температуры необходимо различать температуру воздуха и температуру почвы, разность между ними. Для растений это особенно важно, так как они способны поглощать питательные вещества из почвы при условии, если температура почвы будет на несколько градусов ниже температуры воздуха. Например, гречиха достигает наилучшего развития,

когда температура близ корней равна 10°C , а у надземных частей 22°C . При температуре почвы и воздуха 22°C состояние растений резко ухудшается, и они не дают цветков. При дальнейшем повышении температуры почвы до 34°C , когда надземные органы остаются при 22°C , у растений наблюдается отмирание верхушек почек, стеблей, а впоследствии погибает все растение.

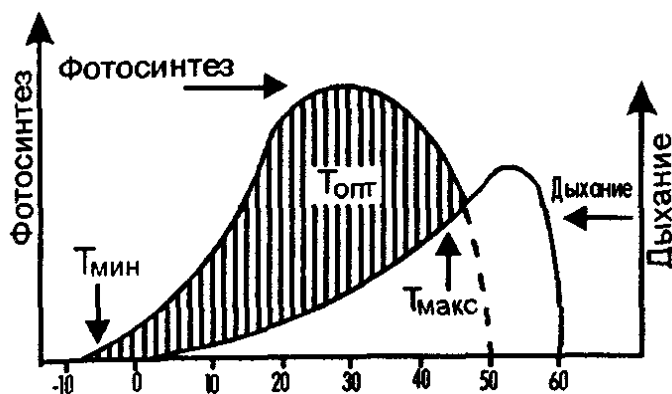


Рис. 4.8. Соотношение между фотосинтезом и дыханием в зависимости от температур

При оптимальных температурах у всех организмов физиологические процессы протекают наиболее интенсивно, что способствует увеличению темпов их роста. Здесь к биологическим процессам вполне приемлемо *правило Вант-Гоффа* (Т.А. Акимова, В.В. Хаскин, 1998).

Так, если скорость V_T реакции измерена при двух температурах T_1 и T_2 , причем $T_1 < T_2$, то температурный коэффициент Вант-Гоффа:

$$Q_{10} = V_2 / V_1^{10/\Delta T}$$

Зависимость скорости реакции от температуры может быть выражена уравнением Аррениуса:

$$V_T = A_V [\exp(-E^*/RT)] \quad (4.2)$$

где A_V — фактор частоты событий, называемый также константой Аррениуса;

E^* — энергия активации данной реакции (Дж/моль), необходимая для преодоления потенциального барьера реакции;

R — газовая постоянная [8,3144 Дж/(моль · К)];

T — абсолютная температура, К.

В диапазоне температур $15 - 40^{\circ}\text{C}$ (288—313 К) значения Q_{10} большинства биохимических процессов лежат между 1,5 и 2,5, а значения E^* — между 30 и 65 кДж/моль.

Исходя из этого правила скорость химических реакций возрастает в 2—3 раза при повышении температуры на каждые 10°C . При температурах выше или ниже оптимальных скорость биохимических реакций в организме снижается или вообще нарушается. И как итог — замедление темпов роста и даже гибель организма.

В пределах от верхних оптимальных до верхних максимальных и от нижних минимальных до нижних оптимальных температур лежат диапазоны верхнего и нижнего *пессимумов*. Развитие растений при температурном пессимуме осуществляется замедленными темпами и затягивается на длительное время.

Активность животных также ограничивается пессимумами. У насекомых повышение температуры вызывает вначале медленные, некоординированные движения, в физиологической области (оптимум) приводит к полностью управляемой активности, а при дальнейшем повышении — к чрезмерно быстрым, некоординированным, суматошным движениям. Так, муха цеце при температуре ниже 8°C неподвижна, при 10°C начинает бегать, выше 14°C при дополнительном раздражении взлетает, а выше 21°C летает сонливо.

Температурный оптимум разных видов и стадий развития у насекомых также неодинаков. Например, оптимальная температура развития яиц озимой совки (*Agrotis segetum*) 25°C, гусениц 22 °C, а куколок 19°C.

Крайне минимальные и максимальные температуры нижнего и верхнего пессимумов называются соответственно нижним и верхним *порогом развития*, или нижним и верхним *биологическим нулем*, за пределами которого развитие организма не происходит.

Температуры, лежащие выше нижнего порога развития и не выходящие за пределы верхнего, получили название эффективных температур. Для растений и эктотермных животных количество тепла, необходимого для развития, определяется суммой эффективных температур или суммой тепла. Зная нижний порог развития, легко определить эффективную температуру — по разности наблюдаемой и пороговой температур. Так, если нижний порог развития организма равен 10°C, а реальная в данный момент температура воздуха 25°C, то эффективная температура будет 15°C (25°—10°). Сумма эффективных температур определяется по формуле:

$$C = (t - t_1) \cdot n, \quad (4.3)$$

где С — сумма эффективных температур;

t — температура окружающей среды (реальная, наблюдаемая);

t₁ — температура порога развития;

n — продолжительность (длительность) развития в днях, часах.

Сумма эффективных температур для каждого вида растений и эктотермных животных, как правило, величина постоянная, при том, что если другие условия среды находятся в оптимуме, отсутствуют осложняющие факторы. При отклонении этих условий или при сравнении особей из разных частей ареала результаты могут быть искажены. Например, в Северо-Западном регионе России цветение мать-и-мачехи начинается при сумме эффективных температур равной 77, кислицы — 453, земляники — 500, желтой акации — 700°C. Ограничивающим фактором географического расположения видов нередко является сумма эффективных температур, которую нужно набрать для завершения жизненного цикла. Так, северная граница древесной растительности в целом совпадает с июльскими изотермами 10, 12°C. Севернее уже не хватает тепла для развития деревьев, и зона лесов сменяется безлесными

тундрами.

Развитие эндотермных животных в меньшей степени зависит от температуры окружающей среды. И тем не менее и им свойствен определенный температурный оптимум и пессимум тех или иных физиологических процессов.

У крупного рогатого скота повышение температуры в помещениях при их содержании до 15 °С или понижение до 7 °С приводит к снижению плодовитости.

Живые организмы в процессе эволюции выработали различные формы адаптации к температуре, среди них морфологические, биохимические, физиологические, поведенческие и т. д. Растения не имеют собственной температуры тела и по отношению к тепловому фактору обладают определенной спецификой. Одно из важнейших приспособлений к температуре у растений — форма их роста. Там, где тепла мало — в Арктике, в высокогорье, много подушковидных растений, растений с прикорневыми розетками листьев, стелющихся форм. Так, у стланцевых форм карликовой березы, ели, можжевельника и кедровника верхние ветви, поднимающиеся высоко над землей, большей частью полумертвые или мертвые, а стелющиеся — живые, так как зимуют под снегом и не подвергаются отрицательному воздействию низких температур. Все это позволяет растениям улавливать максимум тепла солнечных лучей, а также использовать тепло нагретой поверхности почвы (рис.4.9).



Рис. 4.9. Кедровый стланник — *Pinus pumila*
(из Д. П. Шенникова, 1950)

Температурный фактор на развитие приземистых форм растений может действовать как непосредственно, так и косвенно, вызывая нарушения водоснабжения и минерального питания.

Наиболее значительна роль прямого влияния температур в процесса геофилизации растений (рис. 4.10).

Геофилизация — это погружение базальной (нижней) части растения в почву — сначала гипокотилия, затем эпикотилия, первого междоузлия и т. д. Это

характерно преимущественно покрытосеменным растениям. Геофилизация в ходе их исторического развития играла значительную роль в трансформации жизненных форм от деревьев до трав.

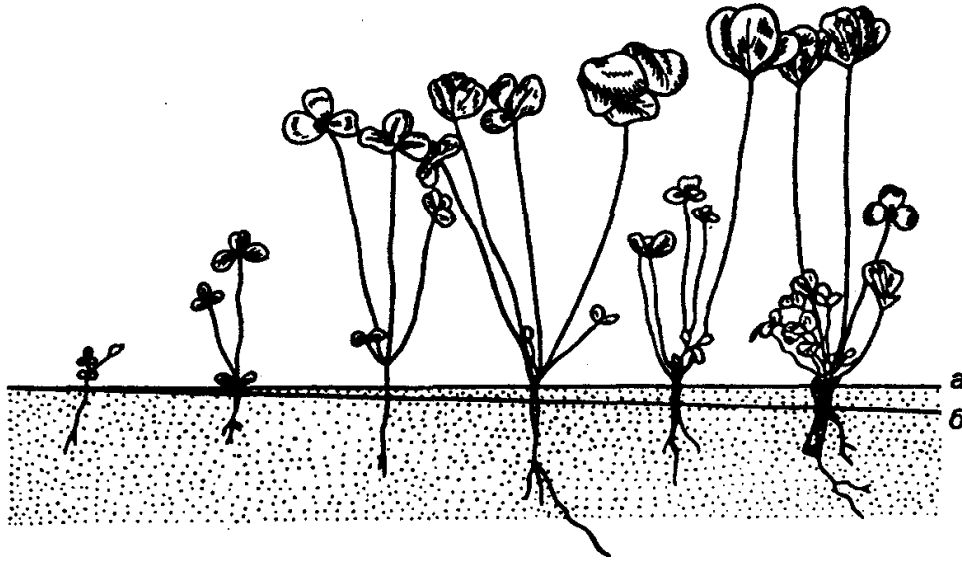


Рис. 4.10. Геофилизация (втягивание в почву) подсемядольного колена клевера лугового (*Trifolium pratense*), по П. Лисицину:
а — поверхность почвы; б — глубина втягивания

Сильные холода и чрезвычайная жара нередко ограничены во времени, и растения избегают их воздействия, сбрасывая чувствительные части, или редуцируют свое вегетативное тело до подземных многолетних органов. При наступлении благоприятных условий они вновь образуют надземные органы. Здесь важно знать и устойчивость к температуре различных органов с учетом их функций. Особенно чувствительны к низким температурам (холоду) *репродуктивные органы* — зачатки цветков в зимующих почках и завязи в цветках (рис. 4.11).

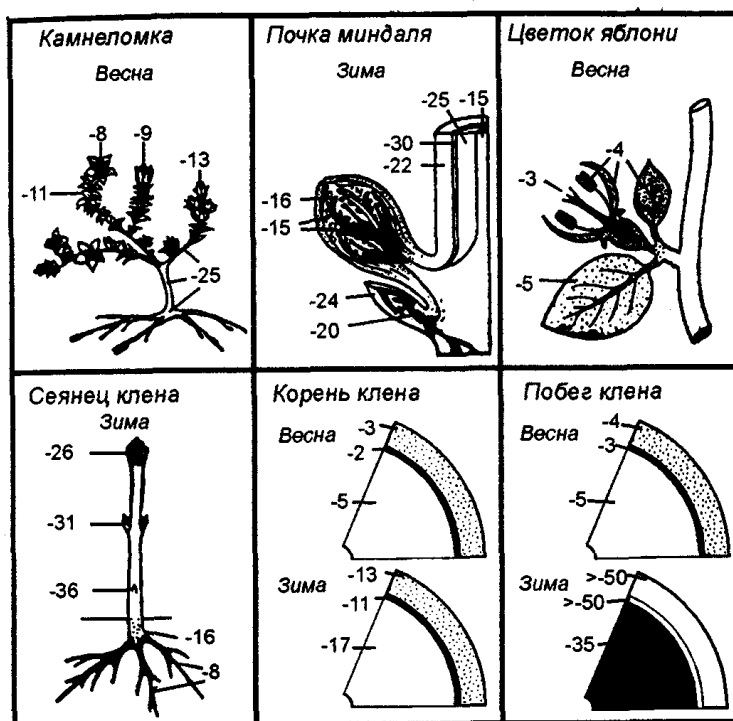


Рис. 4.11. Холодостойкость отдельных органов и тканей разных растений (по В. Лархеру, 1978)

При распространении растений необходимо учитывать устойчивость цветков в почках, самих цветков, семян и незащищенных молодых растений или наиболее чувствительных стадий развития, которые большей частью ограничивают сохранение и расселение вида, так называемое *правило Тинеманна*.

Распространена у растений жарких мест способность впадать в состояние вынужденного покоя.

У животных морфологические адаптации к температуре прослеживаются четко. Под действием теплового фактора у животных формируются такие морфологические признаки, как отражательная поверхность тела, пуховой, перьевого и шерстного покровы у птиц и млекопитающих, жировые отложения. Большинство насекомых в Арктике и высоко в горах имеет темную окраску. Это способствует усиленному поглощению солнечного тепла. Темный пигмент яиц многих водных животных выполняет ту же функцию. Эндотермные животные, обитающие в холодных областях (полярные медведи, киты и др.), имеют, как правило, крупные размеры, тогда как обитатели жарких стран (например, многие насекомоядные млекопитающие) обычно меньше по размерам. Это явление носит название *правила Бергмана*. Согласно этому правилу, при продвижении на север средние размеры тела в популяциях эндотермных животных увеличиваются (табл. 4.7).

Таблица 4.7

Изменение размера тела животных с широтой (по Бергману)

Вид	Район	Длина тела, см	Масса, кг
Волк	Таймыр	До 137	До 49
	Монголия	До 120	До 40
Лиса	Среднерусская равнина	До 90	До 10
	Туркмения	До 57	До 3,2

При увеличении размеров уменьшается относительная поверхность тела, а следовательно, и теплоотдача.

Размеры выступающих частей тела также варьируют в соответствии с температурой среды. У видов, живущих в более холодном климате, различные выступающие части тела (хвост, уши, конечности и др.) меньше, чем у родственных видов из более теплых мест. Это явление известно как *правило Аллена*. Правило Аллена наглядно проявляется при сравнении длины ушей у трех видов лисиц, обитающих в разных географических областях рис. 4.12).

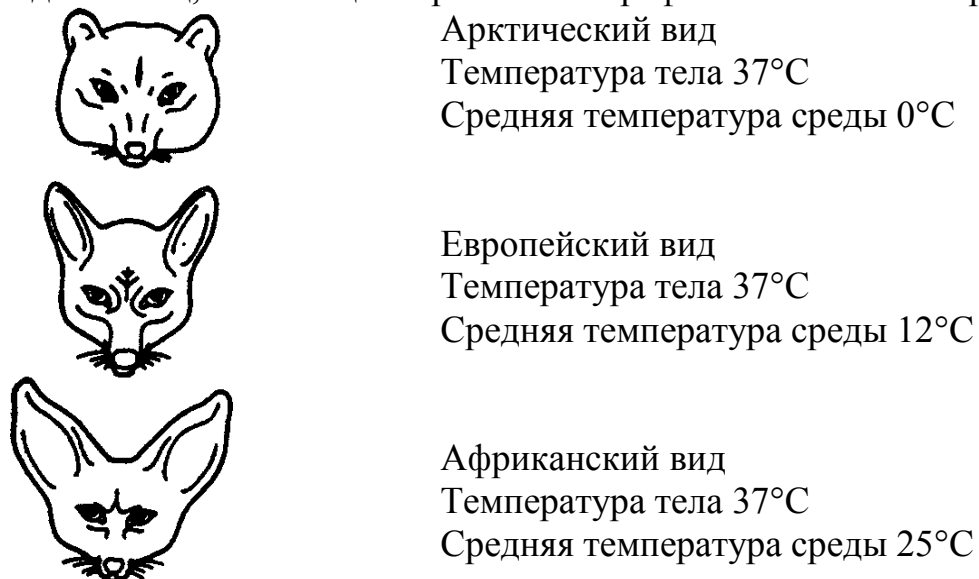


Рис. 4.12. Различия в длине ушей у трех видов лисиц, обитающих в разных географических областях (по Н. Грину и др., 1993)

Третье правило (носит название правила Глогера) гласит, что окраска животных в холодном и сухом климате сравнительно светлее, чем в теплом и влажном. Эти правила (часто их называют законами), управляющие адаптациями млекопитающих, равным образом относятся и к человеку.

Биохимическая адаптация живых организмов к температуре проявляется прежде всего в изменении физико-химического состояния веществ, содержащихся в клетках и тканях. Так, при адаптации к низким температурам в клетках растения благодаря увеличению запаса пластических веществ повышается концентрация растворов, увеличивается осмотическое давление

клеточного сока, уменьшается содержание свободной воды, не связанной в коллоиды. И это очень важно, так как «связанная» вода трудно испаряется и замерзает, слабо отжимается под давлением, обладает большой плотностью и в значительной степени утрачивает свойство растворителя. Она становится кристаллической по структуре и в то же время сохраняет жидкое состояние. Между частицами цитоплазмы и водой устанавливается единство структуры, обеспечивающее ей таким образом вхождение в структуру макромолекул белков и нуклеиновых кислот. В таком состоянии ее трудно заморозить, перевести в твердое состояние. Важным приспособлением к низким температурам является и отложение запасных питательных веществ в виде высокоэнергетических соединений — жира, масла, гликогена и др. Так, И.М. Васильев (1970) описал значение отложения запасных веществ в растении в форме масла. Он утверждает, что масло прежде всего вытесняет воду из вакуоли и этим предохраняет растительный организм от замерзания. Масло, откладываясь в цитоплазме, делает ее более стойкой к морозу и к другим неблагоприятным воздействиям зимнего периода. Такую же роль играют откладываемые в протоплазму и вакуоли крахмал и белки. Большое значение имеют и те биохимические изменения в запасных питательных веществах, которые протекают в период подготовки к зимнему состоянию. Так, значительная часть накопленного в летний период крахмала вновь превращается в сахар. При этом появляются сахара, которых обычно мало содержится в клетках летом. Например, зимой в клетках тканей коры у хвойных помимо сахарозы, глюкозы и фруктозы появляются стахиоза и рафиноза. В летний период они содержатся в других частях растения.

К тканевым механизмам приспособления к действию низких температур относится своеобразное распределение резервных энергетических веществ в теле организмов. При адаптации к холоду, по данным исследований, у организмов происходит «перемещение» веществ в органах. У тех или иных видов растений нередко к зиме масла и сахара откладываются в тканях надземных органов, а в подземных органах — крахмал. При этом в районах с очень низкими температурами у растений отмечается значительное накопление масла во внутренних слоях древесины, что повышает их устойчивость к сильным морозам. У животных, и в первую очередь обитателей полярных областей, с понижением температуры возрастает содержание гликогена в печени, повышается содержание аскорбиновой кислоты в тканях почек. У млекопитающих большое скопление питательных веществ наблюдается в бурой жировой ткани в непосредственной близости от жизненно важных органов — сердца и спинного мозга — и имеет приспособительный характер. В митохондриях клеток этой ткани при клеточном дыхании не синтезируется АТФ, а вся энергия рассеивается в виде тепла.

Многие животные к зиме накапливают жир. Подкожный жировой слой обеспечивает им теплоизоляцию. У ряда животных в выступающих или поверхностных частях тела (лапы некоторых птиц, ласты китов) есть замечательное приспособление под названием «чудесная сеть». Это сплетение сосудов, в котором вены тесно прижаты к артериям. Кровь, текущая по

артериям, отдает тепло венам, оно возвращается к телу, а артериальная кровь поступает в конечности охлажденной. Конечности, по существу, пойкилотермны, зато температуру остального тела можно поддерживать с меньшими затратами энергии. На основе физиологических процессов многие организмы способны в определенных пределах менять температуру своего тела. Эта способность называется *терморегуляцией*. Как правило, терморегуляция сводится к тому, что температура тела поддерживается на более постоянном уровне по сравнению с температурой окружающей среды. Особенно совершенны механизмы терморегуляции у эндотермных животных. Как уже было отмечено ранее, эндотерм-ные животные способны вырабатывать достаточное количество тепла и регулировать теплоотдачу, поэтому равенство прихода и расхода тепла сохраняется (рис. 4.13).

Система терморегуляции млекопитающих и птиц включает рецепторы, эффекторы и чрезвычайно чувствительный регуляторный центр в гипоталамусе. Этот центр следит за температурой крови, отражающей температуру тех органов, через которые она протекает.

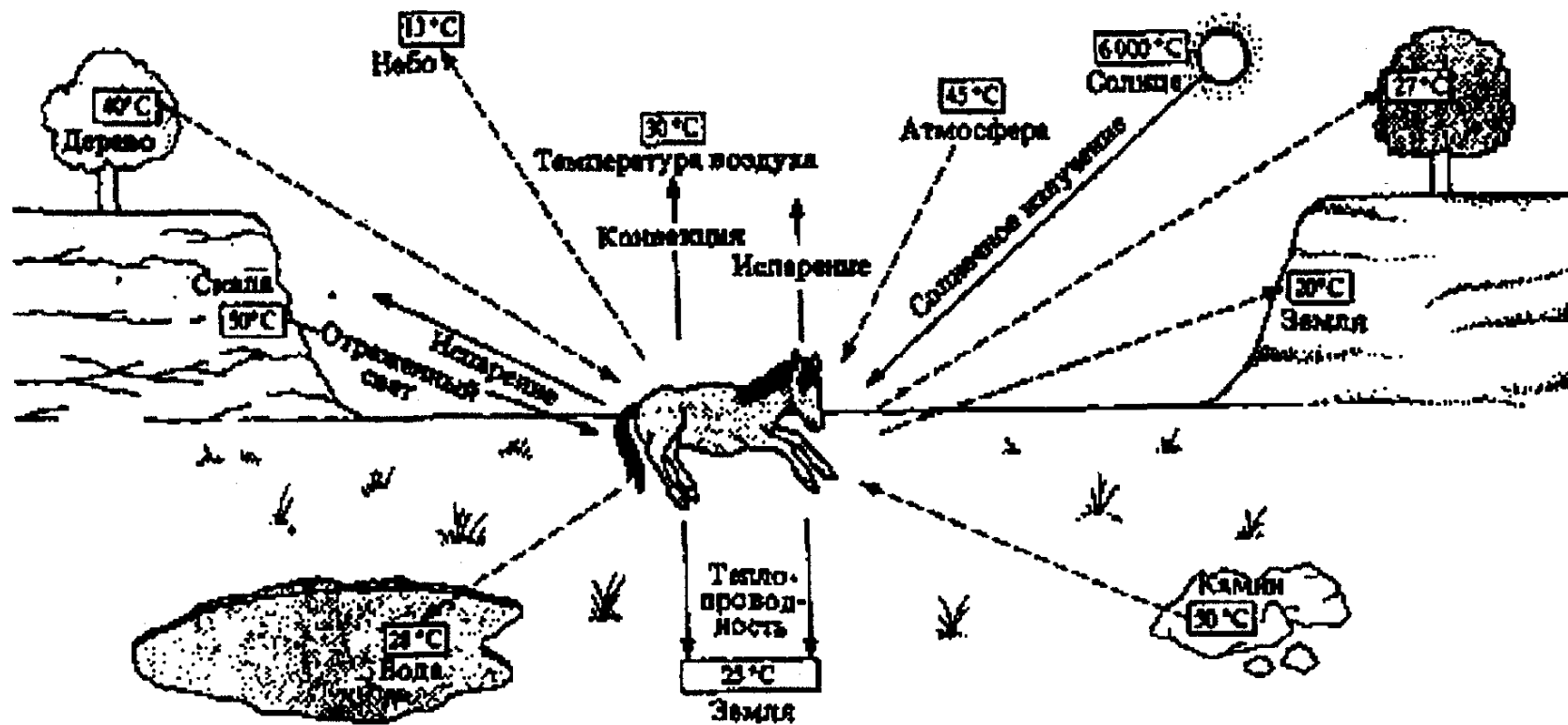


Рис.4.13. Схема теплообмена между телом лошади (температура 38°C) и окружающей средой в жаркий солнечный день при температуре воздуха 30°C. Прерывистыми линиями показана передача тепла путем излучения

Поддерживать температуру тела на постоянном уровне животным помогает испарение жидкости с поверхности тела при высоких температурах окружающей среды. У человека для этого служит потоотделение, у собак и многих птиц — учащенное дыхание. Некоторые сумчатые в жару обмазывают кожу обильной слюной.

Пути теплообмена между пойкилотермным организмом и окружающей средой показаны на рис. 4.14.

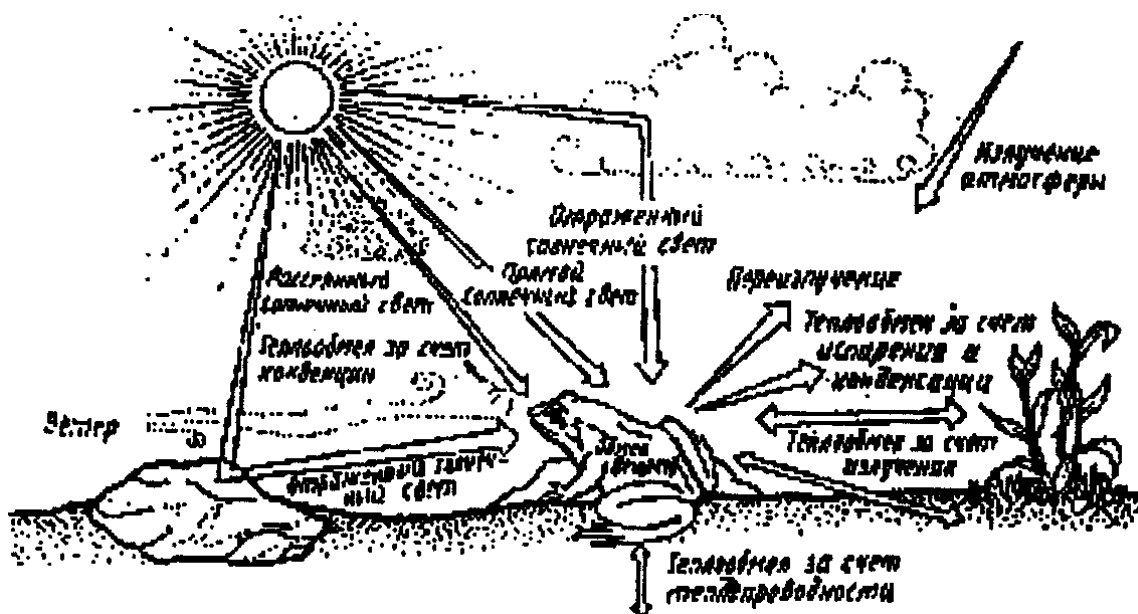


Рис. 4.14. Схематическое изображение путей теплообмена между пойкилотермным организмом и окружающей средой (по Е. А. Криксунову и др., 1995)

Среди пойкилотермных животных некоторые также способны к терморегуляции при определенных условиях. Шмели, бразники, крупные вараны, отдельные виды рыб, например тунцы, могут повышать температуру тела в периоды высокой мышечной активности.

У животных есть разнообразные поведенческие адаптации к температуре. Они проявляются в перемещениях животных в места с более благоприятными температурами (перелеты, миграции), в изменениях сроков активности, сдвигая ее на более светлое время суток и т. д. В пустыне, где днем поверхность почвы может нагреваться до 60—70 °С, на раскаленном песке животных почти не увидишь. Насекомые, рептилии и млекопитающие проводят жаркое время, зарывшись в песок или спрятавшись в норы. В глубине почвы температура не так резко колеблется и сравнительно невысокая. Холодным утром кузнечики подставляют бока солнечному свету, а дневные бабочки расправляют крылья. В полуденную жару они, сложив крылья, располагаются параллельно лучам.

При понижении температуры воздуха многие животные переходят на питание более калорийной пищей. Белки в теплое время года поедают более ста видов кормов, зимой же питаются главным образом семенами хвойных, богатых жирами. Кормом оленям летом в основном служат травы, зимой —

лишайники, содержащие в большом количестве белковые, жировые и сахаристые вещества.

Важное место в преодолении отрицательного воздействия низких температур, особенно в зимний период, занимает выбор животными места для жилища, утепление убежищ, гнезд пухом, сухими листьями, углубление нор, закрывание входов в них, принятие особой позы (например, скручивание кольцом, укутывание хвостом), собирание в группы, так называемое «скупивание» и т.д. Некоторые животные согреваются путем пробежек и прыжков.

При всем многообразии приспособлений живых организмов к воздействию неблагоприятных температурных условий среды выделяют три основных пути: *активный, пассивный и избегание неблагоприятных температурных воздействий.*

Активный путь — усиление сопротивляемости, развитие регуляторных способностей, дающих возможность осуществления жизненных функций организма, несмотря на отклонения температур от оптимума. Этот путь ярко выражен у эндотермных животных, развит у эктотермных, в зачаточной форме проявляется у некоторых высших растений. Пассивный путь — это подчинение жизненных функций организма ходу внешних температур. Недостаток тепла вызывает угнетение жизнедеятельности, что способствует экономному использованию энергетических запасов. И как итог — повышение устойчивости клеток и тканей организма. Данный путь приспособления к воздействию неблагоприятных температур характерен для всех растений и эктотермных животных. Элементы пассивного приспособления, или адаптации, присущи и эндотермным животным, обитающим в условиях крайне низких температур. Выражается это в снижении уровня обмена, замедлении скорости роста и развития, позволяющее экономнее расходовать ресурсы в сравнении с быстро развивающимися видами. У млекопитающих и птиц преимущества пассивного приспособления в неблагоприятные периоды года используют *гетеротермные* виды, которые обладают способностью впадать в спячку или оцепенение.

Избегание неблагоприятных температурных воздействий — общий способ для всех организмов. Выработка жизненных циклов, когда наиболее уязвимые стадии развития проходят в самые по температурным условиям благоприятные периоды года. Для растений это главным образом изменения в ростовых процессах, для животных — разнообразные формы поведения.

В связи с тем что растения и животные исторически приспособлены к определенным тепловым режимам, совершенно закономерно, что температурный фактор имеет непосредственное отношение к их распределению на Земле и обуславливает в той или иной мере заселенность природных зон живыми организмами. Одной из главных закономерностей в распределении современных организмов является их *биополярность*. Она заключается в том, что у организмов в высоких широтах умеренных зон наблюдается определенное сходство в систематическом составе и ряде биологических

явлений. Это характерно как для наземной, так и для морской фауны и флоры. Биополярность отмечается и в поширотном качественном составе живых организмов. Например, для тропической зоны характерно более высокое видовое разнообразие по сравнению с высокими широтами.

4.3. Влажность

Вода. В жизни организмов вода выступает как важнейший экологический фактор. Без воды нет жизни. Живых организмов, не содержащих воду, на Земле не найдено. Она является основной частью протоплазмы клеток, тканей, растительных и животных соков. Все биохимические процессы ассимиляции и диссимиляции, газообмен в организме осуществляются при наличии воды. Вода с растворенными в ней веществами обуславливает осмотическое давление клеточных и тканевых жидкостей, включая и межклеточный обмен. В период активной жизнедеятельности растений и животных содержание воды в их организмах, как правило, довольно высокое (табл. 4.8).

Таблица 4.8

Содержание воды в растительных и животных организмах, % к массе тела (по Б. С. Кубанцеву, 1973)

Растения	Содержание воды	Животные	Содержание воды
Водоросли	96-98	Губки	84
Корни моркови	87-91	Моллюски	80-92
Листья трав	83-86	Насекомые	46-92
Листья деревьев	79-82	Ланцетник	87
Клубни картофеля	74-80	Земноводные	До 93
Стволы деревьев	40-55	Млекопитающие	68-83

В недействительном состоянии организма количество воды может значительно снижаться, однако и в период покоя она не исчезает полностью. Например, в сухих мхах и лишайниках содержится воды 5—7% к общей массе, а в воздушно-сухих зерновках злаков — не менее 12—14%. Наземные организмы из-за постоянной потери воды нуждаются в регулярном ее пополнении. Поэтому у них в процессе эволюции выработались приспособления, которые регулируют водный обмен и обеспечивают экономное расходование влаги. Приспособления носят анатомо-морфологический, физиологический и поведенческий характер. Потребность разных видов растений в воде по периодам развития не одинакова. Меняется она и в зависимости от климата и почвы. Так, злаковые культуры в периоды прорастания семян и созревания нуждаются меньше во влаге, чем во время наиболее интенсивного роста. Кроме влажных тропиков, практически повсеместно растения испытывают временный недостаток воды, засуху. При высоких температурах в летний период часто проявляется атмосферная засуха, почвенная — при уменьшении доступной растению почвенной влаги. Недостаток или дефицит влаги снижает прирост растений, может стать

причиной их низкорослости, бесплодия из-за недоразвития генеративных органов. Первостепенное значение во всех проявлениях жизнедеятельности имеет водный обмен между организмом и внешней средой. Влажность среды нередко является фактором, лимитирующим распространение и численность организмов на Земле. Например, степные и особенно лесные растения требуют повышенного содержания паров в воздухе, растения же пустынь приспособились к низкой влажности.

Важную роль у животных играют проницаемость покровов и механизмы, регулирующие водный обмен. Здесь уместно дать характеристику *основным показателям влажности*. Влажность — это параметр, характеризующий содержание водяного пара (газообразной воды) в воздухе. Различают абсолютную и относительную влажность. *Абсолютная влажность* — количество газообразной воды, содержащейся в воздухе, и выраженное через массу воды на единицу массы воздуха (например, в граммах на 1 кг или на 1 м³ воздуха). *Относительная влажность* — это отношение количества имеющегося в воздухе пара к насыщенному количеству пара при данных условиях температуры и давления. Это соотношение устанавливается по формуле:

$$r = \frac{P}{PS} \cdot 100, \quad (4.4)$$

где r — относительная влажность;

P и PS — абсолютная и насыщающая (максимальная) влажность при данной температуре.

Относительную влажность обычно измеряют, сравнивая температуру на двух термометрах — с влажным и сухим шариком. Этот прибор называется психрометром. Так, если оба термометра показывают одинаковую температуру, то относительная влажность равна 100%. Если же «влажный» термометр показывает меньшую температуру, чем «сухой» (обычно так и бывает), то и относительная влажность будет меньше 100%. Точную величину получают из специальных справочных таблиц. Для измерения относительной влажности удобен и гигрограф. В приборе используется свойство человеческого волоса сокращаться или удлиняться в зависимости от относительной влажности, что позволяет вести непрерывную запись показаний.

В экологических исследованиях относительная влажность измеряется довольно часто. Большое значение для организмов имеет и *дефицит насыщения* воздуха водяными парами или разность между максимальной и абсолютной влажностью при определенной температуре. Дефицит насыщения воздуха можно обозначить буквой d и определить по формуле:

$$d = PS - P. \quad (4.5)$$

Этот показатель наиболее четко характеризует испаряющую силу воздуха и играет для экологических исследований особую роль. В связи с тем, что испаряющая сила воздуха с повышением температуры увеличивается, при разных температурах дефицит насыщения неодинаков при одной и той же влажности. При его возрастании воздух становится суше и в нем интенсивнее

происходят испарение и транспирация. При уменьшении дефицита насыщения относительная влажность воздуха увеличивается. Температура среды самым существенным образом влияет на характер действия влажности.

Важными в жизни организмов являются и особенности *распределения влаги по сезонам* в течение года. Выпадают ли осадки в зимнее или летнее время? Каково суточное ее колебание? Так, в северных районах нашей планеты обильные осадки, выпадающие в холодное время года, большей частью недоступны растениям, и в то же время даже малые осадки летом оказываются жизненно необходимыми. Важно учитывать и характер выпадающих осадков — морозящий дождь, ливень, снег, их продолжительность. Например, морозящий дождь летом хорошо увлажняет почву, более эффективен для растений, чем ливень, несущий колоссальные потоки воды. Во время ливня почва не успевает впитывать воду, она быстро стекает, унося с собой плодородную часть, плохо укоренившиеся растения, зачастую ведет к гибели мелких животных, особенно насекомых. Однако и затянувшиеся морозящие дожди могут оказывать неблагоприятное воздействие на жизнедеятельность животных, например насекомоядных птиц в период выкармливания птенцов.

Зимние осадки, выпадающие в виде снега в холодном и умеренном климате, создают снежный покров, который благоприятно влияет на температурный режим почвы и тем самым повышает выживаемость растений и животных. И наоборот, зимние осадки в виде дождя оказывают неблагоприятное воздействие на растения, их выживаемость, увеличивают смертность насекомых.

Степень насыщения воздуха и почвы водяными парами имеет большое значение. Нередко наблюдаются случаи гибели животных и растений во время засухи, которая вызвана чрезмерной сухостью воздуха или суховеями. В первую очередь это сказывается на жизни организмов, обитающих во влажных местах, как правило, из-за отсутствия у них механизмов, регулирующих потерю воды при транспирации и испарении, тогда как наружные покровы тела весьма непроницаемы.

Влажность воздуха обуславливает периодичность активной жизни организмов, сезонную динамику жизненных циклов, влияет на продолжительность развития, плодовитость и их смертность. Например, такие виды растений, как вероника весенняя, незабудка песчаная, бурачок пустынный и др., используя весеннюю влагу, успевают в очень короткие сроки (12—30 дней) прорасти, развить генеративные побеги, расцвести, сформировать плоды и семена. Данные однолетние растения называют *эфемерами* (от греч. *ephemeros* — мимолетный, однодневный). Эфемеры, в свою очередь, подразделяются на весенние и осенние. Вышеназванные растения относятся к весенним эфемерам. Четкую приспособленность к сезонному ритму влажности проявляют и отдельные виды многолетних растений, называемые *эфемероидами* или *геоэфемероидами*. При неблагоприятных условиях влажности они могут задерживать свое развитие до тех пор, пока она не станет оптимальной, или, как эфемеры, пройти весь его цикл в чрезвычайно сжатые

ранневесенние сроки. Сюда можно отнести типичные растения южных степей — гиацинт степной, птицемлечники, тюльпаны и др.

Эфемерами могут быть и животные. Это такие, как насекомые, ракообразные (щитни, появляющиеся в большом количестве весной в лесных лужах), и даже рыбы, обитающие в небольших водоемах, лужах, например африканские нотобранхи и афиосемионы из отряда карпозубообразных.

По отношению к влажности различают *эвригигробионтные* и *стеногигробионтные* организмы. Эвригигробионтные организмы приспособились жить при различных колебаниях влажности. Для стеногигробионтных организмов влажность должна быть строго определенной: высокой, средней или низкой. Развитие животных не менее тесно связано с влажностью среды. Однако животные в отличие от растений имеют возможность активно отыскивать условия с оптимальной влажностью, обладают более совершенными механизмами регуляции водного обмена.

Влажность среды влияет на содержание воды в тканях животного и отсюда имеет непосредственное отношение к его поведению и выживаемости. Вместе с тем она может оказывать и косвенное воздействие через пищу и другие факторы. Например, во время засух при сильном выгорании растительности сокращается численность животных-фитофагов. Развитие животных по фазам требует строго определенных условий по влажности. При недостатке влаги в воздухе или пище у животных резко сокращается плодовитость, и в первую очередь у влаголюбивых форм. Недостаточное количество воды в корме снижает интенсивность роста у большинства животных, замедляет их развитие, сокращает продолжительность жизни, увеличивает смертность (рис. 4.15).

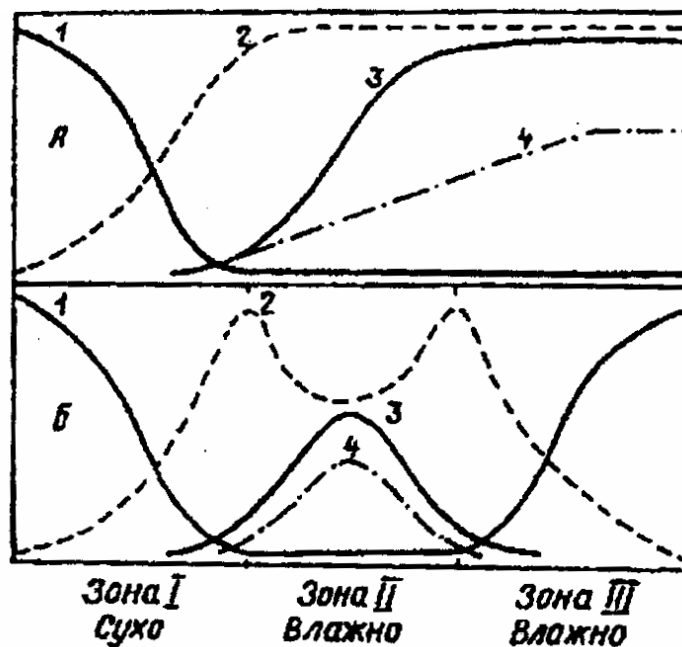


Рис. 4.15. Влияние влажности на основные жизненные процессы у животных (по Н. П. Наумову, 1963):

А — гигрофилы; Б — ксерофилы;

1 — смертность; 2 — долговечность; 3 — плодовитость; 4 — скорость развития

Следовательно, *водный режим, т. е. последовательные изменения в поступлении, состоянии и содержании воды во внешней среде* (дождь, снег, туман, насыщение парами воздуха, уровень грунтовых вод, влажность почвы), оказывает существенное влияние на жизнедеятельность живых организмов.

По отношению к водному режиму наземные организмы подразделяются на три основные экологические группы: *гигрофильные* (влаголюбивые), *ксерофильные* (сухлюбивые) и *мезофильные* (предпочитающие умеренную влажность). Примером гигрофилов среди растений могут служить ка-лужница болотная, кислица обыкновенная, лютик ползучий, чистяк лютичный и др.; среди животных — мокрецы, ногохвостки, комары, стрекозы, жужелицы, уж и т. д. Все они не выносят значительного водного дефицита и плохо переносят даже кратковременную засуху.

Настоящими ксерофилами являются жуки-чернотелки, верблюды, вараны. Здесь широко представлены многообразные механизмы регуляции водного обмена и приспособления к удержанию воды в теле и клетках, что слабо выражено у гигрофилов.

Вместе с тем разделение организмов на три группы в какой-то мере относительно, так как у многих видов степень потребности во влаге непостоянна в различных условиях и неодинакова на разных стадиях развития организмов. Так, проростки и молодые растения многих древесных пород развиваются по типу мезофильных, а взрослые растения имеют явные черты ксерофилов.

По способу регулирования водного режима наземные растения подразделяются на две группы: *пойкилогидридные* и *гомео-гидридные*. Пойкилогидридные растения — это виды, не способные активно регулировать свой водный режим. У них нет каких-либо особенностей анатомического строения, которые способствовали бы защите от испарения. У большинства отсутствуют устьица. Транспирация равна простому испарению. Содержание воды в клетках находится в равновесии с давлением паров в воздухе или определяется его влажностью, зависит от его колебаний. К пойкилогидридным растениям относятся грибы, наземные водоросли, лишайники, некоторые мхи, из высших растений — тонколистные папоротники тропических лесов. Немногочисленную группу составляют цветковые растения, имеющие устьица, — представители семейства геснериевых, обитающие в расщелинах скал на Балканах и в Южной Африке. Сюда же относят среднеазиатскую пустынную осоку — *Сагех physodes*. Листья пойкилогидридных растений способны высыхать практически до воздушно-сухого состояния, а после смачивания вновь «оживают» и зеленеют.

Гомеогидридные растения способны в определенных пределах регулировать потерю воды путем закрывания устьиц и складывания листьев. В клеточных оболочках откладываются водонепроницаемые вещества (суберин, кутин), поверхность листьев покрыта кутикулой и т. д. Это дает возможность гомеогидридным растениям поддерживать на сравнительно постоянном уровне содержание воды в клетках и давление водяных паров в межклетниках.

Транспирация по величине, дневной и сезонной динамике значительно отличается от свободного испарения смоченного физического тела (рис. 4.16).

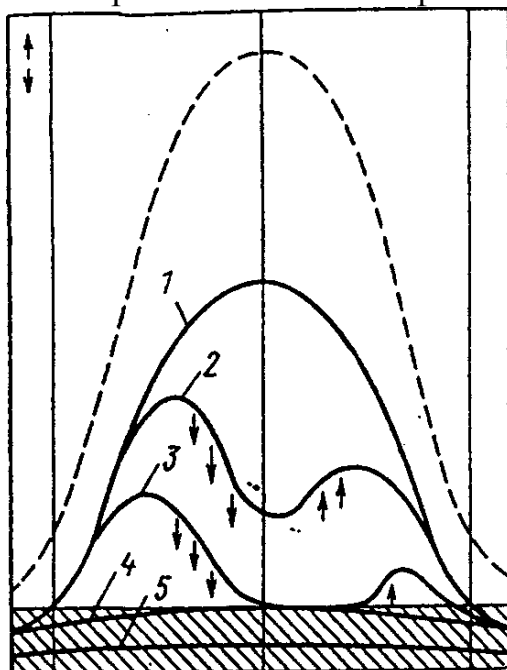


Рис. 4.16. Схема суточного хода транспирации при разной водообеспеченности растений (из Т. К. Горышиной, 1979):
 1 — Транспирация без ограничения; 2 — Транспирация с полуденным снижением благодаря сужению устьиц; 3 — то же, при полном закрытии устьиц; 4 — полное исключение устьичной транспирации благодаря длительному закрыванию устьиц (остается лишь кутикулярная транспирация); 5 — снижение кутикулярной транспирации благодаря изменению проницаемости мембран. Стрелки, направленные вниз, — закрывание устьиц; стрелки, направленные вверх, — открывание устьиц. Пунктир — дневной ход испарения со свободной водной поверхности. Штриховка — область кутикулярной транспирации

Эта группа составляет большинство высших сосудистых растений, формирует растительный покров Земли. Иначе вместо зеленых лесов и лугов даже в умеренных широтах свежая зелень встречалась бы только после дождей.

Условия водного обмена у организмов определяются влажностью местообитания. В зависимости от этого у них появляются черты приспособления к жизни в условиях достаточного или малого водоснабжения. Наиболее четко это выражено у растений. Не обладая возможностью свободного передвижения, они лучше других проявляют приспособленность к жизни в местообитаниях с большим или малым количеством влаги.

В зависимости от местообитания среди наземных растений различают следующие экологические группы: *гигрофиты*, *мезофиты* и *ксерофиты*. *Гигрофиты* (от греч. «гигрос» — влажный и «фитон» — растение) — растения, обитающие во влажных местах, не переносящие водного дефицита и обладающие невысокой засухоустойчивостью. Растения этой группы имеют, как правило, крупные, тонкие, нежные листовые пластинки с небольшим числом устьиц, нередко расположенных с обеих сторон. Устьица большей частью широко открыты, в связи с этим транспирация мало отличается от

физического испарения. Корни обычно толстые, слабо разветвленные. Корневые волоски представлены слабо или отсутствуют. Все органы покрыты тонким однослойным эпидермисом, кутикулы практически нет. Широко развита *аэренхима* (возду-хоносная ткань), обеспечивающая аэрацию тела растения. К гигрофитам в первую очередь относят тропические растения, которые живут при высокой температуре и влажности воздуха. Нередко гигрофиты обитают в тени под пологом леса (например, папоротники) или на открытых пространствах, но обязательно на почвах переувлажненных или покрытых водой. В умеренном и холодном климате типичными гигрофитами являются *тенивые* травянистые растения лесов. На открытых местах и влажных почвах растут *световые* гигрофиты. Это такие, как калужница (*Caltha palustris*), плакун-трава (*Lythrum salicaria*), росянка (*Drosera*), многие злаки и осоки сырых местообитаний, из культурных растений к световым гигрофитам относят рис, культивируемый на полях, залитых водой.

В целом же при довольно большом разнообразии местообитаний, особенностей водного режима и анатомоморфологических черт всех гигрофитов объединяет отсутствие приспособлений, ограничивающих расход воды и неспособность выносить даже незначительную ее потерю.

Например, у световых гигрофитов листья в дневное время могут терять за час количество воды, которое в 4—5 раз превышает массу листа. Хорошо известно, как быстро вянут в руках цветы, собранные по берегам водоемов. Показательны для гигрофитов и небольшие величины сублетального водного дефицита. Для кислицы и майника потеря 15—20% запаса воды уже необратима и ведет к гибели.

Мезофиты — это растения умеренно увлажненных местообитаний. Они имеют хорошо развитую корневую систему. На корнях имеются многочисленные корневые волоски. Листья разные по размеру, но, как правило, большие, мягкие, нетолстые, плоские, с умеренно развитыми покровной, проводящей, механической, столбчатой и губчатой тканями. Устьица располагаются на нижней стороне листовых пластинок. Хорошо выражена регуляция устьичной транспирации. К мезофитам относятся многие луговые травы (клевер луговой, тимopheевка, ежа сборная), большинство лесных растений (ландыш, зеленчук и др.), значительная часть лиственных деревьев (береза, осина, клен, липа), многие полевые (рожь, картофель, капуста) и плодово-ягодные (яблоня, смородина, вишня, малина) культуры и сорняки.

Один и тот же мезофильный вид, попадая в разные по водоснабжению условия, обнаруживает известную пластичность, приобретая во влажных условиях более гигроморфные, а в сухих — более ксероморфные черты.

Мезофиты связаны переходами с другими экологическими типами растений по отношению к воде, поэтому четкую границу между ними провести зачастую очень трудно. Например, среди луговых мезофитов выделяются виды с повышенным влаголюбием, предпочитающие постоянно сырые или временно заливаемые участки (лисохвост луговой, бекмания обыкновенная, канареечник тростниковый и др.). Их объединяют в переходную группу гигромезофитов

наряду с некоторыми влаголюбивыми лесными травами, предпочитающими лесные овраги, переувлажненные или наиболее сырые леса, такие, как селезеночник, недотрога, папоротник, некоторые лесные мхи и др.

В местообитаниях с периодическим или постоянным (но невысоким) недостатком влаги встречаются мезофиты с повышенной физиологической устойчивостью к засухе, с теми или иными ксеро-роморфными признаками. Эта группа переходная между мезофитами и ксерофитами носит название *ксеромезофиты*. Сюда относят многие виды растений северных степей, сухих сосновых боров, песчаных местообитаний — клевер-белоголовку, подмаренник желтый и др., из культурных растений — люцерну, засухоустойчивые сорта пшеницы и некоторые другие. *Ксерофиты* (от греч. «ксерос» — сухой и «фитон» — растение) — это растения сухих местообитаний, способные переносить значительный недостаток влаги — почвенную и атмосферную засуху. Наиболее обильны и разнообразны ксерофиты в областях с жарким и сухим климатом. К ним принадлежат виды растений пустынь, сухих степей, саванн, колючих редколесий, сухих субтропиков и т. д.

Неблагоприятный водный режим растений в сухих местообитаниях обусловлен ограниченным поступлением воды при ее недостатке в почве и увеличением расхода влаги на транспирацию при большой сухости воздуха и высокой температуре. Таким образом, для преодоления недостатка влаги могут быть разные пути: увеличение ее поглощения и сокращение расхода, а также способность переносить большие потери воды. При этом различают два основных способа преодоления засухи: возможность противостоять иссушению тканей, или активное регулирование водного баланса, и способность выносить сильное иссушение.

Важное значение для ксерофитов имеют разнообразные структурные приспособления к условиям недостатка влаги. Например, сильное развитие корневой системы помогает растениям увеличить поглощение почвенной влаги. Нередко у травянистых и кустарниковых видов среднеазиатских пустынь подземная масса больше надземной в 9—10 раз. Корневые системы ксерофитов часто экстенсивного типа, т. е. растения имеют длинные корни, распространяющиеся в большом объеме почвы, но мало разветвленные. Проникая на большую глубину, такие корни позволяют, например, пустынным кустарникам использовать влагу глубоких почвенных горизонтов, а в отдельных случаях и грунтовых вод. У других видов, таких, как степные злаки, корневые системы интенсивного типа. Они охватывают небольшой объем почвы, но благодаря густому ветвлению максимально используют влагу (рис. 4.17).

Наземные органы ксерофитов отличаются своеобразными чертами, носящими отпечаток трудных условий водоснабжения. У них сильно развита водопроводящая система, хорошо заметная по густоте сети жилок в листьях, подводящих воду к тканям (рис. 4.18).

Эта особенность облегчает ксерофитам осуществлять пополнение запасов влаги, расходуемой на транспирацию. Структурные приспособления защитного

характера у ксерофитов, направленные на уменьшение расхода воды, можно свести к следующему:

1. Общее сокращение транспирирующей поверхности за счет мелких узких, сильно редуцированных листовых пластинок.

2. Уменьшение листовой поверхности в наиболее жаркие и сухие периоды вегетационного сезона.

3. Защита листьев от больших потерь влаги на транспирацию благодаря развитию мощных покровных тканей — толстостенного или многослойного эпидермиса, нередко несущего различные выросты и волоски, которые образуют густое «войлочное» опушение поверхности листа.

4. Усиленное развитие механической ткани, предупреждающее обвисание листовых пластинок при больших потерях воды.

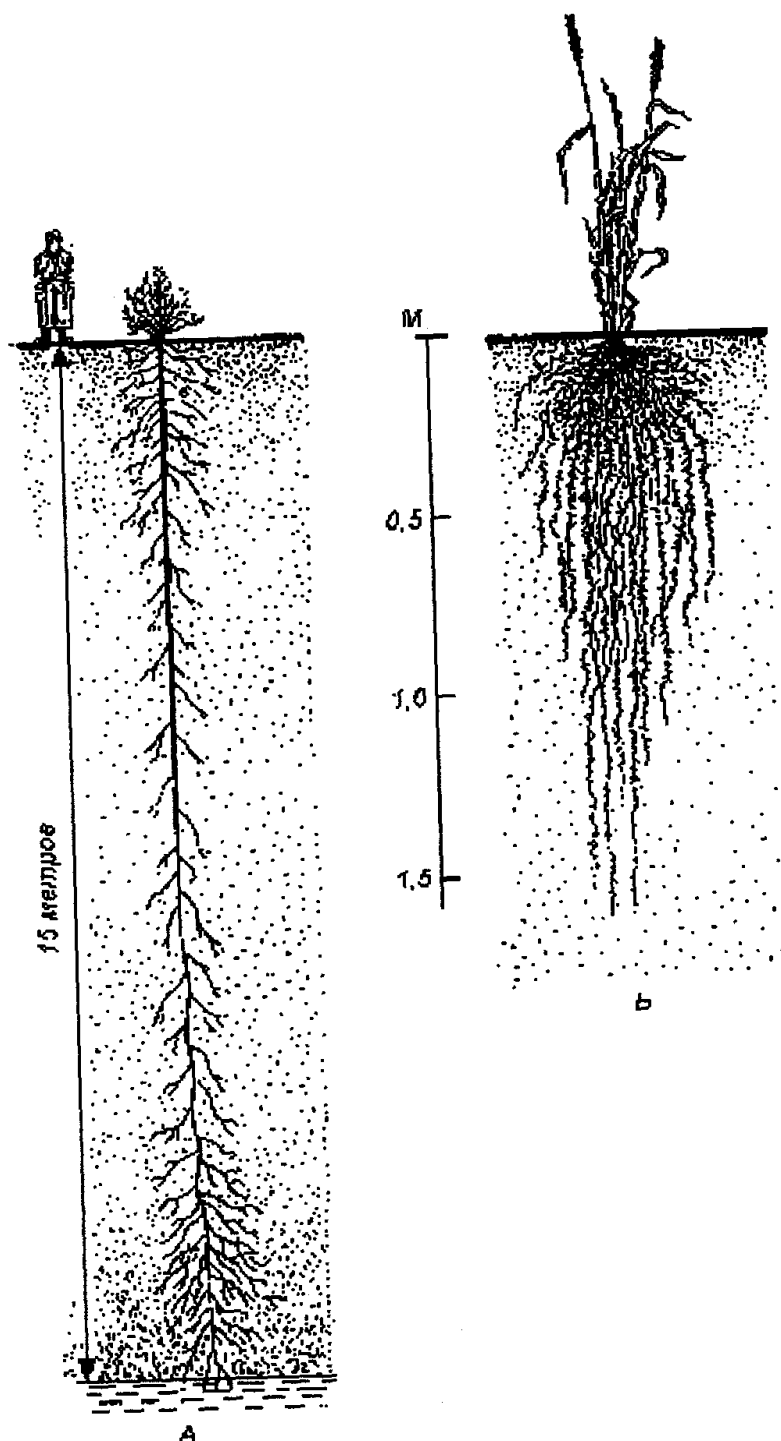


Рис. 4.17. Различные типы корневых систем:

А — экстенсивный (верблюжья колючка);

Б — интенсивный (пшеница)

Ксерофиты с наиболее ярко выраженными ксероморфными чертами строения листьев, перечисленными выше, имеют своеобразный внешний облик (чертополох, степные и пустынные полыни, ковыли, саксаул и др.), за что получили название *склерофитов*. Склерофиты (от греч. «склерос» — твердый, жесткий) не накапливают в себе влагу, а испаряют ее в большом количестве, постоянно доставая из глубоких слоев почвы. Тело этих растений жестковатое, сухое, иногда одревесневшее, с большим количеством механической ткани.

При продолжительном прекращении подачи воды может наблюдаться сбрасывание листьев или части побегов, что приводит к сокращению испарения. Многие из ксерофитов переносят засушливое время года в состоянии вынужденного покоя.

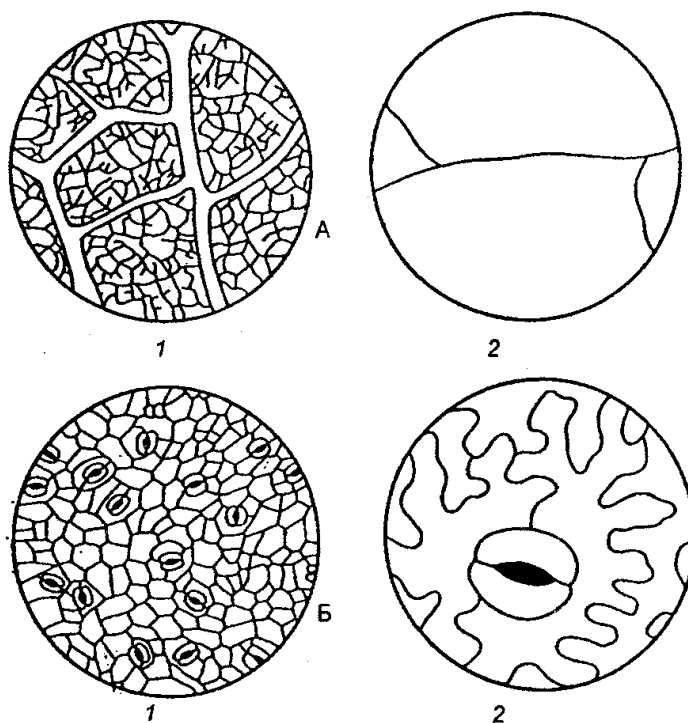


Рис. 4.18. Различие жилкования (А), размеров и числа устьиц (Б) у ксерофитов и мезофитов (из А. П. Шенникова, 1950):

- 1 — пустынный ксерофит — *Psoralea drupaceae*;
2 — лесной мезофит — *Paris quadrifolia*

Другая группа ксерофитов обладает способностью накапливать в своих тканях большое количество воды и получила название «суккуленты» (от лат. «суккулентус» — сочный, жирный). Водозапасающие ткани у них могут быть развиты в стеблях или листьях, поэтому они подразделяются на стеблевые суккуленты (кактусы, молочаи) и *листовые суккуленты* (алоэ, агава, молодило). Тело суккулентов, как правило, покрыто толстым кутинизированным эпидермисом и восковым налетом. Устьиц на поверхности тела почти нет. А если есть, то они мелкие, располагаются в ямках и большую часть времени закрыты. Открываются только на ночь. Все это предельно сокращает транспирацию. Характерной особенностью суккулентов является высокая поглощающая способность. В период дождей отдельные виды поглощают в себя большое количество воды. Накопленную влагу суккуленты в дальнейшем медленно расходуют. Суккуленты произрастают в районах с жарким сухим климатом. Там, где хотя бы изредка проходят дожди кратковременные, но обильные, ливневые.

В целом же различные формы адаптации к водному режиму у растений и животных, выработанные в процессе эволюции, отражены в табл. 4.9.

Таблица 4.9

**Адаптации к засушливым условиям у растений и животных
(по Н. Грину и др., 1993)**

Адаптация	Примеры
Уменьшение потери воды	
Листья превращены в иглы или колючки	Cactaceae, Euphorbiaceae (молочай), хвойные
Погруженные устьица	деревья Pinus, Ammophila
Листья свернуты в цилиндр	Аммифила
Толстая восковая кутикула	Листья большинства ксерофитов, насекомые
Толстый стебель с большим отношением объема к поверхности	Cactaceae, Euphorbiaceae («суккуленты») Многие альпийские растения Fougieria splendens
Опушенные листья	Crassulaceae (толстеновые)
Сбрасывание листьев при засухе	
Устьица открыты ночью и закрыты днем	
Эффективная фиксация CO ₂ ночью при полностью открытых устьицах	не C-4 — растения, например Zea mays
Выделение азота в виде мочевой кислоты	Насекомые, птицы и некоторые рептилии
Удлиненная петля Генле в почках	Пустынные млекопитающие, например верблюд, пустынная крыса
Ткани выносливы к высоким температурам из-за уменьшения потоотделения или транспирации	Многие пустынные растения, верблюд
Животные прячутся в норах	Многие мелкие пустынные млекопитающие, например пустынная крыса
Дыхательные отверстия прикрыты клапанами	Многие насекомые
Увеличение поглощения воды	
Обширная поверхностная корневая система и глубоко проникающие корни	и Некоторые Cactaceae, например Opuntia и Euphorbiaceae
Длинные корни	Многие альпийские растения, например эдельвейс (Leontopodium alpinum)
Прорытие ходов к воде	Термиты
Запасание воды	
В слизистых клетках и в клеточных стенках	Cactaceae и Euphorbiaceae
В специализированном мочевом пузыре	Пустынная лягушка
В виде жира (вода — продукт окисления)	Пустынная крыса
Физиологическая устойчивость к потере воды	
При видимом обезвоживании сохраняется жизнеспособность	Некоторые эпифитные папоротники и плауны, многие мохообразные и лишайники, осока Carex physoides
Потеря значительной части массы тела и быстрое ее восстановление при наличии доступной воды	Lumbricus terrestris (теряет до 70% массы), верблюд (теряет до 30%)
«Уклонение от проблемы»	
Переживают неблагоприятный период в виде семян	Эшшольция калифорнийская
Переживают неблагоприятный период в виде луковиц и клубней	Некоторые лилии
Распространения семян в расчете на то, что некоторые из них попадут в благоприятные условия	Различные растения
Поведенческие реакции избегания	Почвенные организмы, например клещи, дождевые черви
Летняя спячка в слизистом коконе	Дождевые черви, двоякодышащие рыбы.

4.4. Совместное действие температуры и влажности

Рассмотрение отдельных факторов среды — это не конечная цель экологического исследования, а способ подойти к сложным экологическим проблемам, *дать сравнительную оценку важности различных факторов, действующих совместно в реальных экосистемах.*

Температура и влажность являются ведущими климатическими факторами и тесно взаимосвязаны между собой (рис. 4.19).

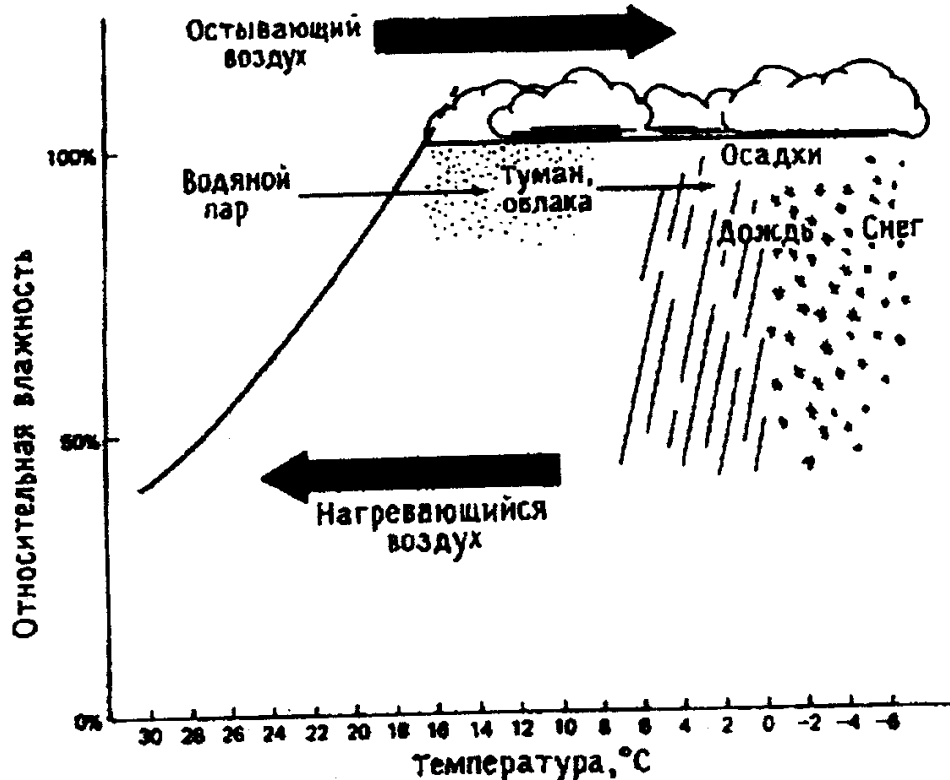


Рис. 4.19. Влияние температуры на относительную влажность воздуха (по Б. Небелу, 1993)

При неизменном количестве воды в воздухе относительная влажность увеличивается, когда температура падает. Если воздух охлаждается до температуры ниже точки водонасыщения (100%), происходит конденсация и выпадают осадки. При нагревании его относительная влажность падает. Сочетание температуры и влажности часто играет решающую роль в распределении растительности и животных. Взаимодействие температуры и влажности зависит не только от относительной, но и от абсолютной их величины. Например, температура оказывает более выраженное влияние на организмы в условиях влажности, близкой к критической, т. е. если влажность очень велика или очень мала. Влажность также играет более критическую роль при температуре, близкой к предельным значениям. Отсюда одни и те же виды организмов в различных географических зонах предпочитают разные местообитания. Так, по *правилу предварения*, установленному В. В. Алехиным (1951) для растительности, широко распространенные виды на юге произрастают на северных склонах, а на севере встречаются только на южных

средний суточный максимум самого теплого месяца; з — абсолютный максимум; и — кривая средних месячных температур; к — кривая средних месячных сумм осадков (соотношение $10^\circ=20$ мм); л — то же (соотношение $10^\circ=30$ мм); м — засушливый период; н — полусухой период; о — влажное время года; п — месяцы со средним суточным минимумом температуры ниже 0°C ; р — месяцы с абсолютным минимумом температуры ниже 0°C , с — безморозный период. По оси абсцисс — месяцы

Климатограммы можно построить для отдельных лет, а расположив последовательно и непрерывно одну за другой, получить *климатограмму*. На климатограммах легко прослеживаются экстремально сухие или экстремально холодные годы, что является весьма полезным для определения пригодности комбинаций температуры и влажности в районах предполагаемой интродукции растений или промысловых диких животных.

4.5. Атмосфера

Как уже было отмечено ранее, наша планета Земля отличается от других планет наличием воздушной оболочки, атмосферы, атмосферного воздуха. Атмосферный воздух — смесь различных газов. В его составе 78,08% азота, 20,9% кислорода, 0,93% аргона, 0,03% углекислого газа, других газов (гелий, метан, неон, ксенон, родон и др.) около 0,01%.

Значение атмосферного воздуха для живых организмов огромно и разнообразно. Это источник кислорода для дыхания и углекислоты для фотосинтеза. Он защищает живые организмы от вредных космических излучений, способствует сохранению тепла на Земле.

Атмосфера — важная часть экосферы, с которой она связана биогеохимическими циклами, включающими газообразные компоненты. Это такие, как круговороты углерода, азота, кислорода и воды. Большое значение имеют и физические свойства атмосферы. Так, воздух оказывает лишь незначительное сопротивление движению и не может служить опорой для наземных организмов, что непосредственно сказалось на их строении. Вместе с тем некоторые группы животных стали использовать полет как способ передвижения. Особо следует отметить, что в атмосфере постоянно происходит циркуляция воздушных масс, энергию которой поставляет Солнце (рис. 4.22).

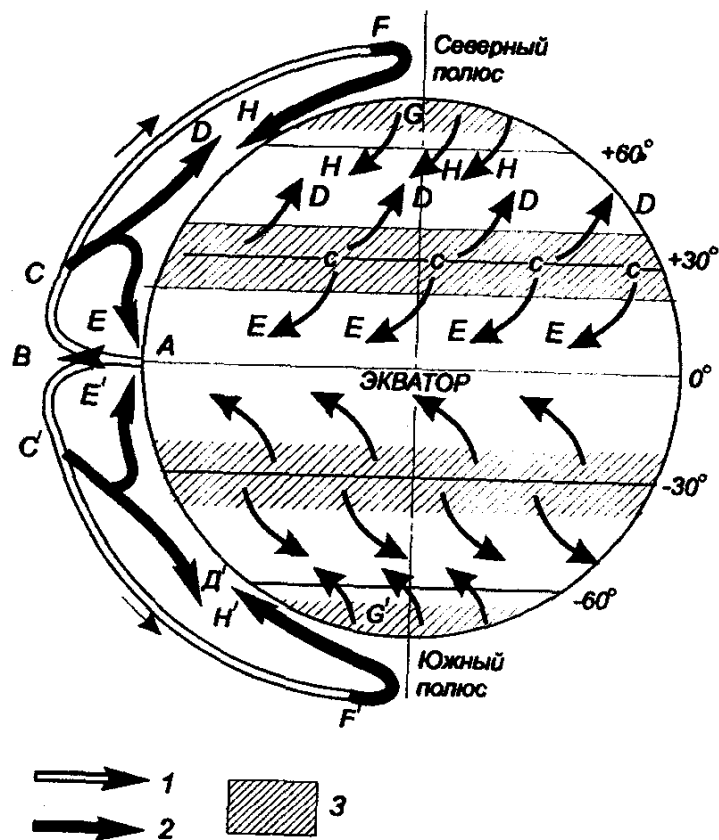


Рис. 4.22. Упрощенная схема общей циркуляции воздушных масс атмосферы:

1 – теплый воздух; 2 – охлажденный воздух; 3 – зоны высокого давления; СЕ – пассаты; СД – доминирующие юго-западные ветры; ГН – полярные северо-восточные ветры

Результатом циркуляции является перераспределение водяных паров, так как атмосфера захватывает их в одном месте (где вода испаряется), переносит и отдает в другом месте (где выпадают осадки). Если же в атмосферу поступают газы, в том числе загрязняющие, такие, как двуокись серы в промышленных районах, то система атмосферной циркуляции перераспределит их и они выпадут в других местах, растворенные в дождевой воде (рис. 4.23).

Ветер, взаимодействуя с другими факторами окружающей среды, может оказывать влияние на развитие растительности, в первую очередь на деревья, растущие на открытых местах. Обычно это приводит к задержке их роста и искривлению с наветренной стороны.

Ветер играет важную роль в распространении спор, семян и т. п., расширяя возможности распространения неподвижных организмов — растений, грибов и некоторых бактерий. Ветер может оказывать влияние и на миграцию летающих животных.

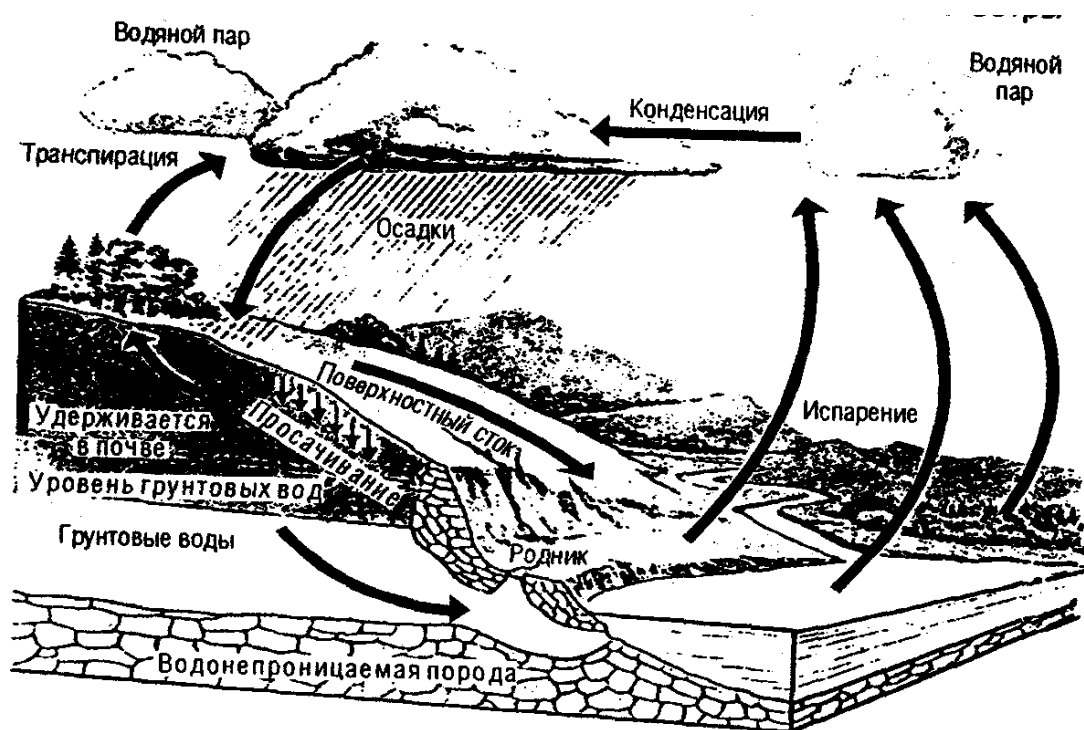


Рис. 4.23. Гидрологический цикл и накопление воды
(по Е. А. Криксунову и др., 1995)

Еще одна особенность атмосферы — это ее давление, которое уменьшается с высотой. Эволюция живых организмов на нашей планете происходила при атмосферном давлении 760 мм ртутного столба на уровне моря, и оно считается «нормальным». С увеличением высоты, например при восхождении людей в горы, от недостаточной насыщенности крови кислородом может наступить состояние *гипоксии* или *аноксии*. Возникает оно вследствие того, что с возрастанием высоты над уровнем моря парциальное давление кислорода, так же как и других газов, содержащихся в атмосферном воздухе, падает. На высоте 5450 м атмосферное давление в два раза меньше, чем на уровне моря. И хотя воздух содержит здесь столько же процентов кислорода, концентрация его на единицу объема вдвое меньше.

У растений в этих условиях возрастает транспирация, что потребовало выработки адаптации для сохранения воды, как, например, у многих альпийских растений.

4.6. Топография

Топография (рельеф) относится к орографическим факторам и тесно связана с другими абиотическими факторами, хотя и не принадлежащими к таким прямодействующим экологическим факторам, как свет, тепло, вода и почва. Главным топографическим (орографическим) фактором является высота. С высотой снижаются средние температуры, увеличивается суточный перепад температур, возрастают количество осадков, скорость ветра и интенсивность радиации, понижаются атмосферное давление и концентрация газов. Так,

повышение уровня местности на каждые 100 м сопровождается уменьшением температуры воздуха примерно на $0,6^{\circ}\text{C}$.

В зависимости от величины форм топографию или рельеф подразделяют на несколько порядков: *макрорельеф* (горы, межгорные впадины, низменности), *мезорельеф* (холмы, овраги, гряды, карстовые воронки, степные «блюдца» и др.) и *микрорельеф* (мелкие западинки, неровности, приствольные повышения и др.), Все это оказывает влияние на растения и животных. В результате обычным явлением стала вертикальная зональность (рис. 4.24).

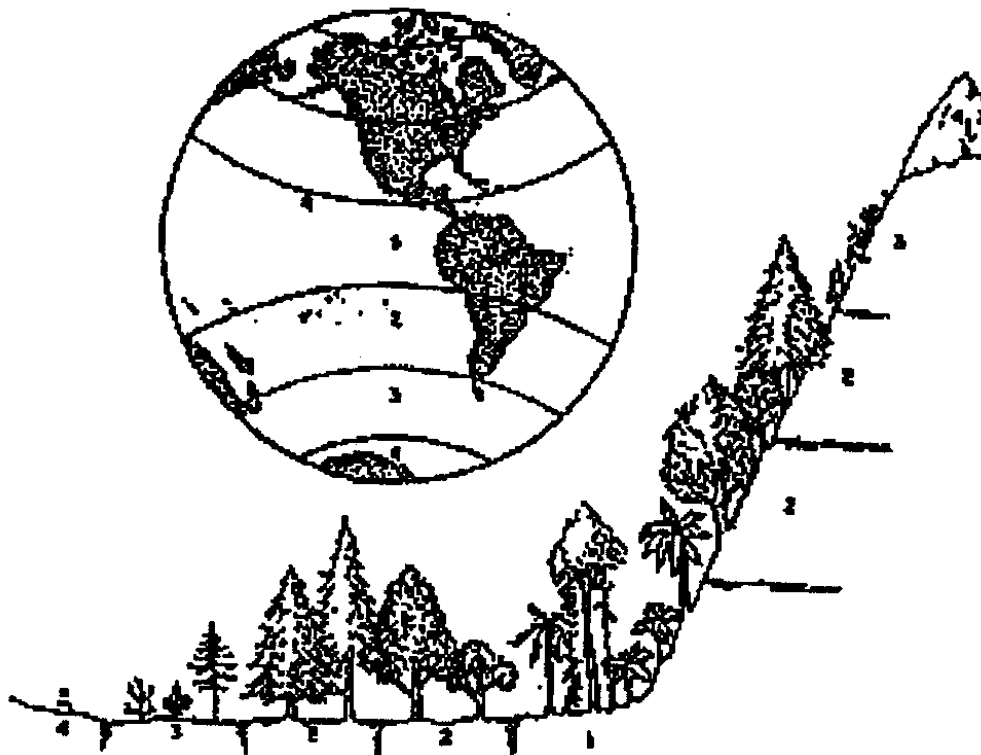


Рис. 4.24. Схема, показывающая соответствие между последовательными вертикальными и горизонтальными растительными зонами:

1 — тропическая зона (зона тропических лесов); 2 — умеренная зона (зона лиственных и хвойных лесов); 3 — альпийская зона (зона травянистой растительности, мхов и лишайников); 4 — полярная зона (зона снегов и льдов)

Горные цепи могут служить климатическими барьерами. Влажный воздух охлаждается, поднимаясь над горами, что приводит к выпадению большого количества осадков на наветренных склонах.

На подветренной стороне горного хребта образуется так называемая «дождевая тень», воздух здесь суше, выпадает меньше осадков, создаются пустынные условия, так как воздух, опускаясь, нагревается и вбирает в себя влагу из почвы.

Это влияет на живые организмы. Для большинства позвоночных верхняя граница жизни около 6,0 км. Снижение давления с высотой влечет за собой уменьшение обеспеченности кислородом и обезвоживание животных за счет увеличения частоты дыхания. Несколько более выносливы членистоногие (ногохвостки, клещи, пауки), которые могут встречаться на ледниках, выше

границы растительности. Для высокогорных растений характерен приземистый рост. Во всех высокогорных областях земного шара преобладают низкорослые стелющиеся кустарники и кустарнички (рис. 4.25), подушковидные и розеточные многолетние травы, дерновидные злаки и осоки, мхи и лишайники.

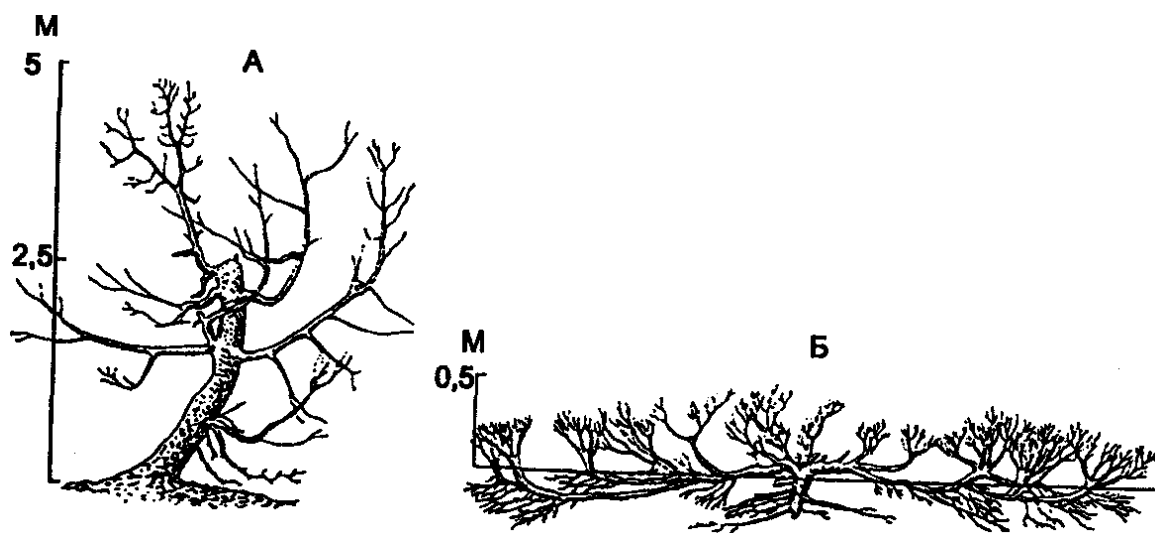


Рис. 4.25. Можжевельник туркестанский - на склонах хребта Терекей-Алатау (по И. Г. Серебрякову, 1955):

А – древовидная форма (лугово-лесной пояс, 2900 м над уровнем моря); Б – стланник (субальпийский пояс, 3200 м над уровнем моря)

Характерная морфологическая черта многих высокогорных приземистых растений, например кустарников и кустарничков, — значительное преобладание подземной массы по сравнению с надземной.

Низкорослость высокогорных растений связывают с адаптацией к низким температурам и с формообразующим действием радиации, богатой коротковолновой частью спектра, тормозящей ростовые процессы. В анатомическом строении высокогорных растений есть ряд черт, которые способствуют защите от избыточной радиации, связаны с характером водного режима и обмена веществ в высокогорьях: утолщение покровных тканей, придающих устойчивость к сильным ветрам и т. д. У растений, живущих на скалах, наблюдаются изменения в сторону ксероморфоза: уменьшаются размеры клеток и возрастает плотность тканей, увеличивается число устьиц на единицу поверхности листа, уменьшаются их размеры. У видов же, обитающих вблизи талых вод или других источников увлажнения, листья крупнее и ксероморфные черты выражены слабее.

Низкие температуры и сильная освещенность способствуют образованию больших количеств антоциана, отсюда глубокие, насыщенные тона окраски цветов. Сочетание небольших листьев при малом росте и крупных яркоокрашенных цветков — характерная черта многих альпийских растений.

Характерная черта физиологии и биохимии высокогорных растений — повышение интенсивности окислительно-восстановительных процессов,

увеличение активности участвующих в них ферментов (каталазы, пероксидазы и др.), более низкие, чем у равнинных растений, температурные оптимумы их работы.

Дыхание высокогорных растений устойчиво к неблагоприятным воздействиям, как правило, наблюдается усиление дыхания, а следовательно, и увеличение энергии, освобождающейся при распаде сложных соединений. По современным представлениям, это является одной из физиологических основ приспособленности растений к крайним условиям.

При поднятии в горы меняется и сезонное развитие растений. Так, весной, поднимаясь в горы, можно видеть развитие одного и того же вида в следующей последовательности: в низкогорном поясе — цветение, в среднем — бутонизацию, еще выше — начало вегетации и, наконец, только появление после таяния снега. Осенью же при подъеме в горы наблюдаем ускоренное наступление осенних фенофаз: расцветивание листвы, листопад, отмирание надземных частей. Четко прослеживается сокращение у растений вегетационного периода.

Наряду с высотой над уровнем моря большое значение для живых организмов имеют экспозиция и крутизна склонов.

В северном полушарии склоны гор, обращенные на юг, получают больше солнечного света, интенсивность света и температура здесь выше, чем на дне долины и на склонах северной экспозиции. В южном же полушарии наблюдается обратная ситуация. Это оказывает поразительное влияние как на естественную растительность, так и на угодья, используемые человеком. Например, широкие расщелины между скалами над Дунаем в восточной Сербии, защищенные от ветров и испытывающие увлажняющее действие реки, способствовали сохранению многих редких, реликтовых и эндемических видов растений, среди них «медвежий орешник» — *Corylus colurna*, грецкий орех — *Juglans regia*, сирень (дикая форма) — *Syringa vulgaris* и др.

Для крутых склонов характерны быстрый дренаж и смывание почв. Здесь почвы обычно маломощные и более сухие, с ксероморфной растительностью. При уклоне, превышающем 35° , почва не образуется, растительность отсутствует, создаются осыпи из рыхлого материала.

6. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

В отличие от абиотических факторов, охватывающих всевозможные действия неживой природы, *биотические факторы* — это совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на другие. Среди них обычно выделяют: 1) влияние животных организмов (зоогенные факторы); 2) влияние растительных организмов (фитогенные факторы); 3) влияние человека (антропогенные факторы).

Действие биотических факторов может рассматриваться как действие их на среду, на отдельные организмы, населяющие эту среду, или действие этих факторов на целые сообщества. Действия биотических факторов на сообщества будут рассмотрены в разделах экологии популяций и сообществ. Здесь же мы сосредоточим внимание в большей степени на действиях биотических факторов на отдельные особи, организмы, на среде, населенной этими организмами.

Экологические исследования о действии биотических факторов на организмы первоначально носили прикладной характер — в целях борьбы с вредителями, паразитами, в выявлении пищи животных, хищничества. В настоящее время изучение действия биотических факторов на организмы, особи идет широким планом и проводится как в лабораторных, так и в природных условиях.

6.1. Гомотипические и гетеротипические реакции

Клементс и Шелфорд (1939) взаимодействиям между различными организмами, населяющими данную среду, дали название *коакций*. Коакции подразделили на два типа.

Гомотипические реакции, или взаимодействия между особями одного и того же вида. Реакции этого типа весьма разнообразны. Основные из них — групповой и массовый эффекты, внутривидовая конкуренция.

Гетеротипические реакции, т.е. взаимоотношения между особями разных видов. Влияние, которое оказывают друг на друга два вида, живущих вместе, может быть нулевым, благоприятным или неблагоприятным. Отсюда типы комбинаций могут быть следующими.

Нейтрализм — оба вида независимы и не оказывают друг на друга никакого влияния.

Конкуренция — каждый из видов оказывает на другой неблагоприятное действие. Виды конкурируют в поисках пищи, укрытий, мест кладки яиц и т. п. Оба вида называют конкурирующими.

Мутуализм — симбиотические взаимоотношения, когда оба сожительствующих вида извлекают взаимную пользу.

Сотрудничество — оба вида образуют сообщество. Оно не является обязательным, так как каждый вид может существовать отдельно, изолированно, но жизнь в сообществе им обоим приносит пользу.

Комменсализм — взаимоотношения видов, при которых один из

партнеров получает пользу, не нанося ущерб другому.

Аменсализм — тип межвидовых взаимоотношений, при котором в совместной среде один вид подавляет существование другого вида, не испытывая противодействия.

Паразитизм — это форма взаимоотношений между видами, при которой организмы одного вида (паразита, потребителя) живут за счет питательных веществ или тканей организма другого вида (хозяина) в течение определенного времени.

Хищничество — такой тип взаимоотношений, при котором представители одного вида поедают (уничтожают) представителей другого, т. е. организмы одного вида служат пищей для другого.

Основные типы коакций приведены в табл. 6.1.

Таблица 6.1

**Типы коакций, существующих между разными видами
(по Р. Дажо, 1975)**

Типы коакций	Виды, живущие совместно		Виды, живущие отдельно	
	А	Б	А	Б
Нейтрализм	0	0	0	0
Конкуренция	-	-	0	0
Мутуализм	+	+	-	-
Сотрудничество	+	+	0	0
Комменсализм (А — комменсал Б)	+	0	0	0
Аменсализм (А — аменсал Б)	-	0	0	0
Паразитизм (А — паразит, Б — хозяин)	+	-	-	0
Хищничество (А — хищник, Б — жертва)	+	—	—	0

Примечание: (0) — взаимоотношения между видами не сказывается на их развитии:

(+) — развитие вида делается возможным или облегчается:

(-) — развитие вида затрудняется или делается невозможным.

Среди взаимопользных взаимосвязей (+, +) среди видов (популяций) помимо *мутуализма* выделяют *симбиоз* и *протокооперацию* (рис. 6.1).

Симбиоз — неразделимые взаимопользные связи двух видов, предполагающие обязательное тесное сожительство организмов, иногда даже с элементами паразитизма.

Протокооперация — простой тип симбиотических связей. При этой форме совместное существование выгодно для обоих видов, но не обязательно для них, т. е. не является непременным условием выживания видов (популяций).

При *комменсализме* как полезнейтральных взаимосвязях (+, 0) выделяют *нахлебничество*, *сотрапезничество*, *квартирантство*.

Нахлебничество — потребление остатков пищи хозяина, например взаимоотношения акул с рыбами-прилипалами.

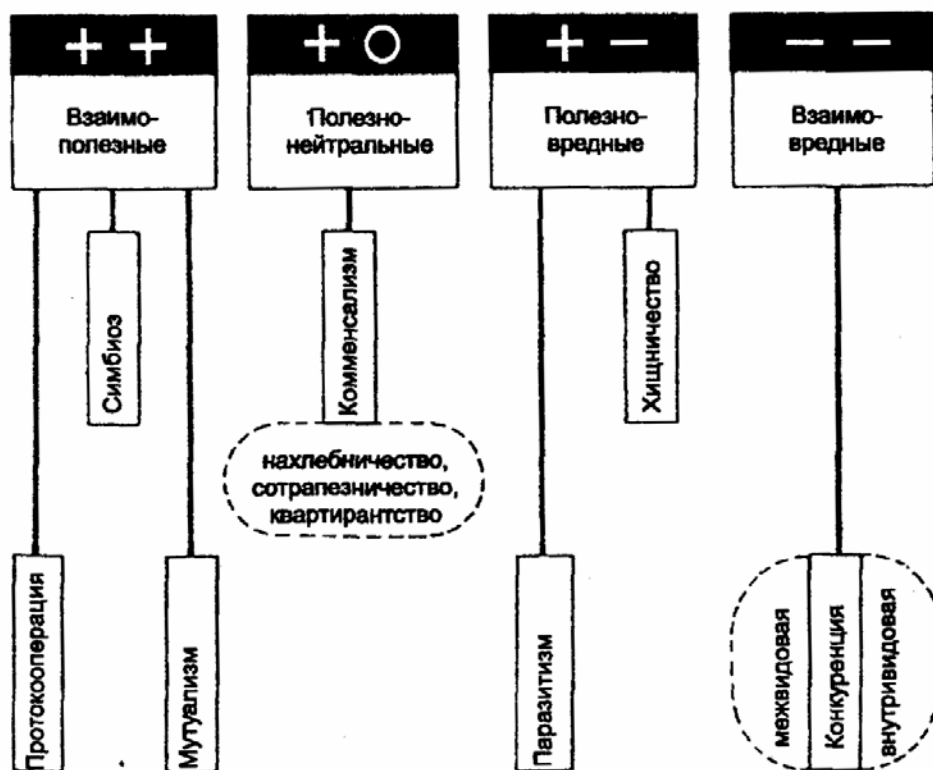


Рис. 6.1. Основные типы экологических взаимодействий

Сотрапезничество — потребление разных веществ или частей их одного и того же ресурса. Например, взаимоотношения между различными видами почвенных бактерий-сапрофитов, перерабатывающих разные органические вещества из перегнивших растительных остатков, и высшими растениями, которые потребляют образовавшиеся при этом минеральные соли.

Квартиранство — использование одними видами других (их тел или их жилищ) в качестве убежища или жилища.

6.2. Зоогенные факторы

Живые организмы живут в окружении множества других, вступают с ними в разнообразные отношения как с отрицательными, так и положительными для себя последствиями, а в итоге не могут существовать без этого живого окружения. Связь с другими организмами является необходимым условием питания и размножения, возможность защиты, смягчения неблагоприятных условий среды, с другой стороны — опасность ущерба, а нередко и непосредственная угроза существованию индивидуума. Непосредственное живое окружение организма составляет его *биотическую среду*. Каждый вид способен существовать только в таком биотическом окружении, где связи с другими организмами обеспечивают нормальные условия для их жизни. Отсюда следует, что многообразные. Живые организмы встречаются на нашей планете не в любом сочетании, а образуют определенные

сообщества, в которые входят виды, приспособленные к совместному обитанию.

Взаимодействия между особями одного и того же вида, так называемые *гомотипические реакции*, как было отмечено ранее, проявляются в групповом и массовом эффектах, внутривидовой конкуренции.

Термином *групповой эффект* Grasse, Chauvin (1944) обозначили изменения, связанные с объединением животных в группы по две или более особей. В настоящее время существование группового эффекта известно во многих отрядах насекомых и у позвоночных. Важным следствием этого является значительное ускорение роста.

Групповой эффект проявляется у многих видов, которые могут нормально размножаться и выживать только в том случае, если представлены достаточно крупными популяциями. Например, для выживания африканских слонов стадо должно состоять не менее чем из 25 особей, а стадо северного оленя должно насчитывать не менее 300—400 голов. «Принцип минимального размера популяции» объясняет, почему нельзя спасти виды, которые стали слишком редкими. Известно, что белый журавль в Северной Америке, несмотря на все усилия, которые предпринимались в течение многих лет, насчитывает в настоящее время не более 30—50 особей.

При совместной жизни облегчаются поиски пищи, борьба с врагами. Групповой эффект более отчетливо проявляется при наличии у животных *фазности*, т. е. существование вида одновременно в двух фазах: одиночных особей и особей, объединенных в стада. Так, классическим примером фазности является саранча. Наличие фаз установлено у различных видов бабочек, жуков, тлей, таракана-прусака, сверчков, сеноедов и др. Во всех случаях наблюдаются значительные изменения в плодовитости, скорости развития, а нередко в морфологических и физиологических особенностях животных.

Массовый эффект. Этот термин, предложенный Грассе, обозначает эффект, вызванный перенаселением среды. Между групповым и массовым эффектами существуют в большинстве случаев переходы, но, как правило, массовый эффект влечет за собой вредные для животных последствия, в то время как групповой эффект на них воздействует благоприятно. Один из примеров массового эффекта дают исследования, проведенные Мак Лаганом и Данном (Balachowsky, 1963) на амбарном долгоносике *Sitophilus (Calanda) oryzae*. У этого вида число яиц, откладываемых ежедневно, достигает максимума, когда отношение числа особей (сумма самцов и самок) к числу зерен становится равным 1/200. Размер кладки уменьшается, если на самку приходится меньшее число зерен. Это явление прежде всего связано с «насыщением» зерен, так как самки не решаются откладывать яйца в зерна, занятые уже другими яйцами или личинками. Оно связано и с массовым эффектом, поскольку насекомые мешают друг другу, что и тормозит кладку. Подобные явления, вызванные массовым эффектом, называют *самоограничением*.

Внутривидовая конкуренция. При внутривидовой конкуренции между

особями сохраняются взаимоотношения, при которых они в состоянии размножаться и обеспечивать передачу свойственных им наследственных свойств.

197

Внутривидовая конкуренция бывает в территориальном поведении, когда животное защищает место своего гнездовья или известную площадь в его округе. Так, в период размножения птиц самец охраняет определенную территорию, на которую кроме своей самки не допускает ни одной особи своего вида. Такую же картину можно наблюдать и у многих рыб (например, колюшки).

Проявлением внутривидовой конкуренции является существование у животных социальной иерархии, которая характеризуется появлением в популяции доминирующих и подчиненных особей. Например, у майского жука личинки трехлетнего возраста подавляют личинок одно- и двухлетнего возраста. Это является причиной того, что вылет взрослых жуков наблюдается только раз в три года, тогда как у других насекомых (например, посевных шелконов *Agriotes*) продолжительность личиночной стадии также составляет три года, выход имаго происходит ежегодно из-за отсутствия конкуренции между личинками.

Конкуренция между особями одного вида из-за пищи по мере увеличения плотности популяции становится более острой. В некоторых случаях внутривидовая конкуренция может приводить к дифференциации вида, к распадению его на несколько популяций, занимающих разные территории. Так, у саванной овсянки (*Passerculus sandwichensis*) один экологический подвид размещается на сухих холмах, другой — на прибрежных солончаках. Конкуренция нередко является причиной переселения части популяции особей из одного географического района в другой. Этим объясняют перелеты различных зерноядных птиц, так называемых узких стенофагов тайги — кедровок, свиристелей, совершающих налеты в Западную Европу, когда не хватает пищи в районах их обычного распространения.

Взаимоотношения между особями разных видов, или *гетеро-типические реакции*, проявляются в виде нейтрализма, межвидовой конкуренции, мутуализма, сотрудничества, комменсализма, паразитизма и хищничества.

При нейтрализме особи не связаны друг с другом непосредственно, и сожительство их на одной территории не влечет для них как положительных, так и отрицательных последствий, но зависит от состояния сообщества в целом. Так, лоси и белки, обитающие в одном лесу, практически не контактируют друг с другом. Отношения типа нейтрализма развиты в насыщенных видами сообществах.

Межвидовой конкуренцией называют активный поиск двумя или несколькими видами одних и тех же пищевых ресурсов среды обитания. Конкурентные взаимоотношения, как правило, возникают между видами со сходными экологическими требованиями. При совместном обитании каждый из них находится в невыгодном положении в связи с тем, что присутствие другого вида уменьшает возможности в овладении пищевыми ресурсами, убежищами и другими средствами к существованию, имеющимися в местообитании. Конкуренция относится к форме экологических отношений, отрицательно сказывающейся на взаимодействующих партнерах.



Г. Ф. Гаузе

Конкурентные взаимоотношения могут быть самыми различными — от прямой физической борьбы до мирного совместного существования. И вместе с тем, если два вида с одинаковыми экологическими потребностями оказываются в одном сообществе, то обязательно один конкурент вытесняет другого. Это одно из общих экологических правил, получившее название «закон конкурентного исключения», сформулированное Г. Ф. Гаузе (1910—1986) на основании результатов опытов по содержанию двух видов инфузорий на одном и том же ограниченном питании (рис. 6.2).

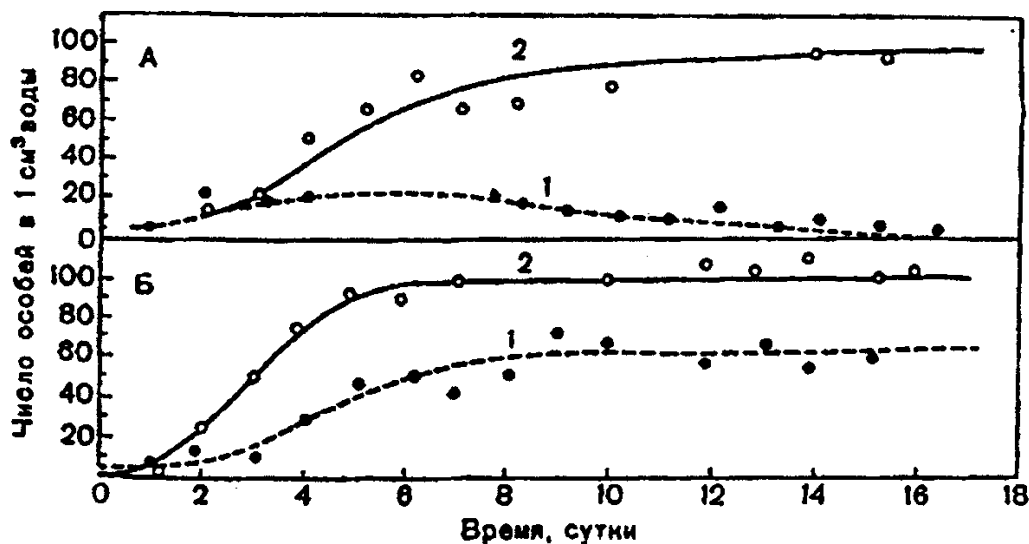


Рис. 6.2. Рост численности инфузорий *Paramecium candidum* (1) и *P. aurelia* (2):

А — в смешанной культуре, Б — в отдельных (по Г. Ф. Гаузе из Н. М. Черновой, А. М. Быловой, 1988)

Как оказалось, через некоторое время в живых остаются особи только одного вида, выжившие в борьбе за пищу, так как его популяция быстрее росла и размножалась. Победителем в конкурентной борьбе оказывается тот вид, который в данной экологической обстановке имеет хотя бы небольшие преимущества перед другим, а следовательно, и большую приспособленность к

условиям окружающей среды.

Конкуренция является одной из причин того, что два вида, слабо различающихся спецификой питания, поведения, образа жизни и т. д., редко сожительствуют в одном сообществе. Здесь конкуренция носит характер прямой вражды. Самая жестокая конкуренция с непредвиденными последствиями возникает, если человек вводит в сообщества виды животных без учета уже сложившихся отношений.

Чаще же конкуренция проявляется косвенно, носит незначительный характер, так как различные виды неодинаково воспринимают одни и те же факторы среды. Чем разнообразнее возможность организмов, тем менее напряженной будет конкуренция.

Хищничество и паразитизм. Хищником называют свободно живущий организм, питающийся другими животными организмами или растительной пищей. *Паразит* не ведет свободной жизни, и хотя бы на одной стадии своего развития он связан с поверхностью (эктопаразит) или с внутренними органами (эндопаразит) другого организма, являющегося его хозяином.

Хищник, как правило, вначале ловит жертву, убивает ее, а затем поедает. Для этого у него имеются специальные приспособления (рис. 6.3).



Рис. 6.3. Приспособления к хищничеству (поимка и удержание жертвы, по Е. А. Криксунову и др., 1995):

1 — осьминог; 2 — челюсть акулы; 3 — удав; 4 — лев; 5 — брызгун;
6 — паук-крестовик; 7 — удильщик

У жертв также исторически выработались защитные свойства в виде анатомо-морфологических, физиологических, биохимических и других особенностей. Например, высоты тела, шипы, колючки, панцири, защитная окраска, ядовитые железы, способность быстро прятаться, зарываться в рыхлый грунт, строить недоступные хищникам убежища, прибегать к сигнализации об опасности. Вследствие таких обоюдных приспособлений формируются определенные группировки организмов в виде специализированных хищников и специализированных жертв. Так, основной пищей рыси (*Felix lynx*) служат зайцы, а волк (*Canis lupus*) — типичный многоядный хищник.

Большинство плотоядных животных, как было отмечено, в состоянии убить и сразу же съесть свою жертву, так как превосходят ее размерами и силой. Паразиты же выбрали несколько другой путь: они получают от хозяина все необходимое и тем самым подрывают его здоровье, от которого зависит их собственное благополучие.

Паразитов подразделяют на две основные категории: *микрופаразитов* и *макропаразитов* (рис. 6.4).

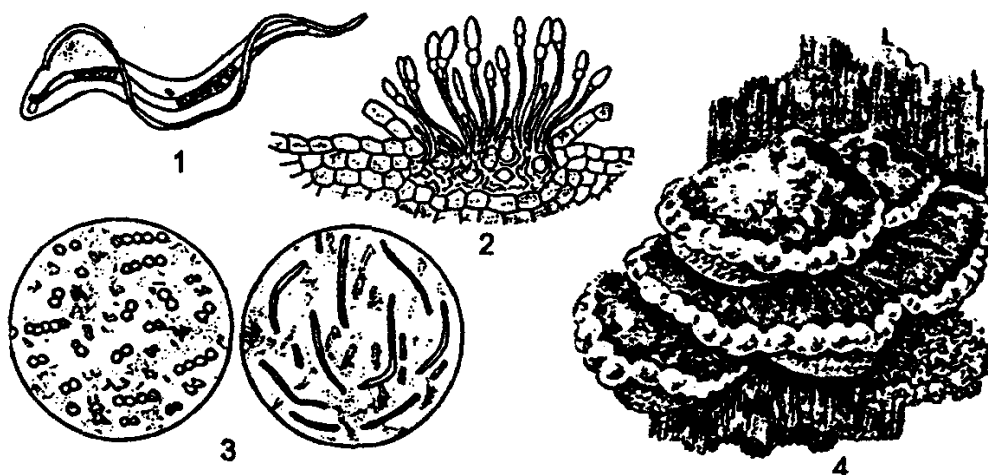


Рис. 6.4. Микрופаразиты:

- 1 — трипаносома (сильно увеличено);
 3 — бактерии-микрופаразиты; 2 — мучнистая роса;
 4 — гриб-трутовик

К микрופаразитам относятся те, которые непосредственно размножаются внутри тела хозяина (вирусы, бактерии, простейшие). Микрופаразиты растут в теле хозяина, но, размножаясь, образуют особые формы, которые покидают одного хозяина, чтобы заселить другого. К макропаразитам животных относятся круглые и ленточные черви (главные макропаразиты животных), вши, блохи, клещи, грибы.

Паразитизм, таким образом, возникает в процессе тесного контакта различных видов организмов на базе пищевых и пространственных связей, характерен для многих организмов, наиболее широко распространен среди простейших, червей, в несколько меньшей степени среди членистоногих.

Среди насекомых с полным превращением есть паразитоидные виды, которые вначале ведут себя как паразиты, щадя жизненно важные органы своего хозяина, а под конец развития, съедая своего хозяина, становятся настоящими хищниками. И хищник, и паразит могут существовать за счет одного или нескольких видов. При этом различают следующие виды.

Полифаги — нападающие на большое число видов. К ним относятся многие хищные млекопитающие и насекомые. Насекомые фитофаги питаются самыми различными растениями. Так, гусеница стеблевого мотылька *Pyrusta nubilalis* поражает более чем 200 видов растений.

Олигофаги — живущие за счет нескольких, часто близких видов. , Колорадский жук питается картофелем и другими растениями, относящимися, главным образом, к пасленовым. Солитер эхинококк паразитирует в человеке, свинье, различных плотоядных и грызунах.

Монофаги — живущие за счет только одного хозяина. Моно-фагия является правилом для многих паразитических насекомых, например, таких, как афелинус (*Aphelinus mali*) — на кровяной тле, грушевый цветоед (*Anthonomus rugi*) — на груше, шелкоичный червь — на тутовом дереве.

Принцип совпадения. Чтобы паразит мог развиваться, необходимо совпадение во времени поражаемой стадии хозяина и агрессивной стадии паразита. Паразит развиваться не может, если нет хозяина, если он недоступен или не находится на приемлемой стадии. Этот принцип Таленхорст (Thalenhorst, 1950) назвал *совпадением*. Изучение совпадения, например между насекомыми-фитофагами и их растениями-хозяевами, имеет практическое значение. Примером может служить яблоневый цветоед. Установлено, что период кладки яиц цветоеда тесно связан со стадиями развития цветочных почек яблони, т. е. существует *фенологическое совпадение* между кладкой долгоносика и развитием его растения-хозяина.

Фенологическое совпадение должно существовать и между двумя видами животных, один из которых живет за счет другого. Совпадению должно быть очень точным в случае паразита, цикл развития которого охватывает нескольких промежуточных хозяев.

Комменсализм. Взаимоотношения, при которых один из партнеров получает пользу, не нанося ущерба другому, как уже было отмечено ранее, называются комменсализмом. Комменсализм, основанный на потреблении остатков пищи хозяев, называют еще и *нахлебничеством*. Таковы, например, взаимоотношения львов и гиен, подбирающих остатки недоеденной пищи, или акул с рыбами-прилипалами (рис. 6.5).

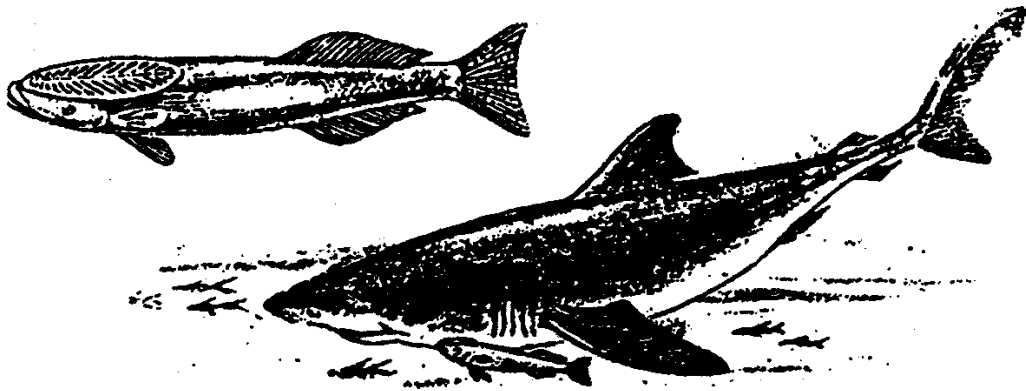


Рис. 6.5. Нахлебничество: на примере взаимоотношений акулы и рыбы-прилипалы (по Е. А. Криксунову и др., 1995)

Наглядный пример комменсализма дают некоторые усоногие рачки, прикрепляющиеся к коже кита. Они получают при этом преимущество — более быстрое передвижение, а киту не причиняют практически никаких неудобств. В целом же у партнеров нет никаких общих интересов, и каждый отлично существует сам по себе. Однако подобные союзы обычно облегчают одному из участников передвижение или добывание пищи, поиска убежища и т. д. Иногда такие союзы могут быть абсолютно фиктивными. Так, в раковинах моллюсков и панцирях ракообразных порой встречаются различные виды мшанок. Этот союз совершенно случаен, так как мшанки способны прикрепляться к любой твердой поверхности, и все же многие животные, ведущие сидячий образ жизни, оказываются в выигрыше, прикрепившись к живому существу. Хозяин переносит их с места на место. Нередко при движении возникающий поток воды облегчает им добывание пищи.

Комменсализм особенно часто встречается среди морских животных. Хорошо известны отношения, связывающие некоторых рыб с акулами. Рыбки-лоцманы, питающиеся объедками со «стола» акулы, беспрестанно снуют небольшими косячками у ее носа. Другим примером являются животные, нора которых служит убежищем для различных «гостей», питающихся объедками со стола хозяина. В норах млекопитающих, гнездах птиц и жилищах общественных насекомых (рис. 6.6) насекомые-комменсалы представлены большим числом видов (например, в норах альпийского сурка до 110 видов жуков).

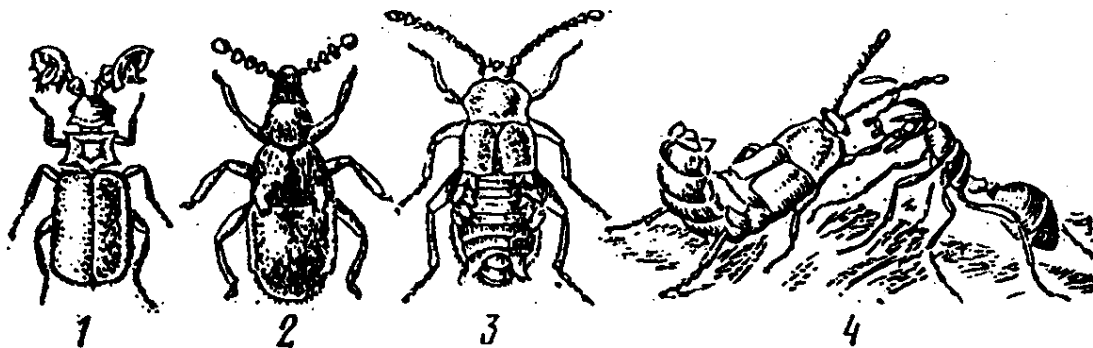


Рис. 6.6. Сожители муравьев:
1 — пауссус; 2 — ощупник; 3 — атемелес;
4 — атемелес просит пищу у муравья

Среди комменсалов различают *фолеоксенов*, которые в норах и гнездах встречаются случайно, *фолеофилов*, встречающихся в этих убежищах чаще, чем в окружающей среде, и *фолеобистов*, которые проводят в них всю жизнь. Отношения типа комменсализма играют важную роль в природе, так как способствуют более тесному сожительству видов, более полному освоению среды и использованию пищевых ресурсов.

Мутуализм, симбиоз. Можно привести многочисленные *примеры мутуализма*, или обоюдодовыгодных отношений особей разных видов. Таковы, например, взаимоотношения птиц и носорога. Птицы кормятся насекомыми-паразитами на коже носорога, а их взлет служит ему сигналом опасности.

Собственно *симбиоз* — неразделимые взаимопользные связи двух видов, предполагающие обязательное тесное сожительство организмов, иногда даже с элементами паразитизма. Классические примеры симбиоза — сожительство рака-отшельника (*Pagurus bennhardus*) и актинии (*Sagartia parasitica*), рис. 6.7; зеленой гидры с одноклеточными водорослями.

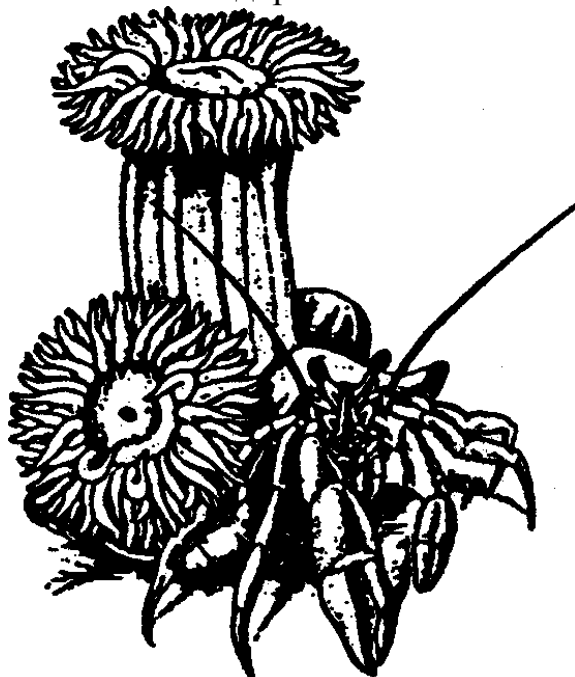


Рис. 6.7. Симбиоз рака-отшельника и актинии

Одноклеточные водоросли (зоохлорелла) живут в протоплазме клеток, выстилающих пищеварительную полость зеленой гидры. Они поставляют своему хозяину кислород и пищу, а взамен получают вещества, необходимые для фотосинтеза, и надежное укрытие.

форму симбиоза приобретают взаимоотношения при питании муравьев (*Formica cinerea*) сахаристыми выделениями гусениц бабочки-годубянки. Муравьи защищают этих гусениц от хищников и паразитов, а гусеницы перед окукливанием зарываются в муравейник. Аналогичные отношения отмечаются у многих муравьев и тли: муравьи защищают тлю от врагов, а сами питаются их выделениями.

В животном мире пример наиболее совершенного симбиоза дают термиты, пищеварительный тракт которых служит приютом для жгутиковых

или бактерий. Благодаря симбиозу, термиты в состоянии переваривать древесину, а микроорганизмы получают убежище, вне которого они существовать не способны.

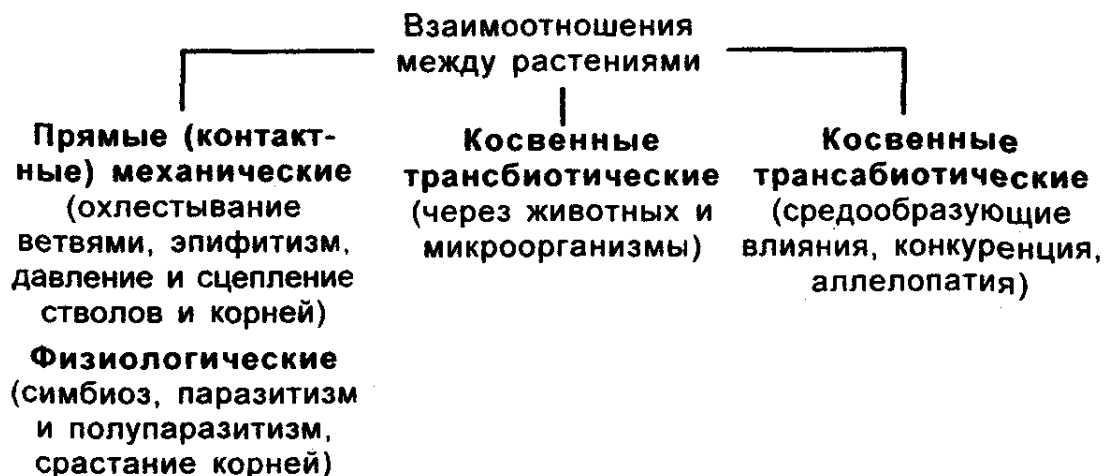
Следует отметить, что комплекс отношений типа симбиоза содержит в себе самые разнообразные переходы — от отношений более или менее индифферентных до таких, когда оба члена сожительства обеспечивают взаимное существование. «Хотя таким образом нет доказательства, чтобы какое бы то ни было животное совершало действие, исключительно полезное для другого вида, — писал Чарльз Дарвин в «Происхождении видов», — однако каждый стремится извлечь выгоду из инстинктов других».

6.3. Фитогенные факторы

В отечественной литературе наиболее распространена классификация форм взаимоотношений между растениями по В. Н. Сукачеву (табл. 6.2).

Таблица 6.2

Основные формы взаимоотношений между растениями (по В. Н. Сукачеву, Н. В. Дылису и др., 1964)



Прямые (контактные) взаимодействия между растениями.

Примером *механического взаимодействия* является повреждение ели и сосны в смешанных лесах от схлестывающего действия березы. Раскачиваясь от ветра, тонкие ветви березы ранят хвою ели, сбивают легкие молодые иглы. Очень заметно это сказывается зимой, когда ветви березы безлиственны.

Взаимное давление и сцепление стволов нередко оказывает отрицательное воздействие на растения. Однако чаще такие контакты встречаются в подземной сфере, где большие массы корней тесно переплетаются в небольших объемах почвы. Типы контактов могут быть различны — от простого сцепления до прочного срастания. Так, губительным в жизни многих деревьев тропического леса оказывается разрастание лиан, зачастую приводящее к обламыванию ветвей под их тяжестью и усыханию стволов в результате сдавливающего действия вьющимися стеблями или

корнями. Не случайно некоторые лианы называют «душителями» (рис. 6.8).

К форме механических контактов относится и использование в качестве субстрата одним растением другого. Растения, живущие на других растениях (на ветвях, стволах деревьев), без связи с почвой, получили название *эпифитов*, а поселяющиеся на листьях — *эпифиллов*. В отличие от паразитов они не вступают в прямой физиологический контакт с растением-субстратом, а самостоятельно существуют как автотрофные организмы.



Рис. 6.8. Растения-лианы:

1 — фикус-душитель; 2 — повилика;
3 — жимолость вьющаяся (по Н. М. Черновой и др., 1995)

По мнению ученых, около 10% всех видов растений ведут эпифитный образ жизни. Наиболее богаты эпифитами тропические леса. К ним относятся многие виды бромелиевых, орхидейных (рис. 6.9).

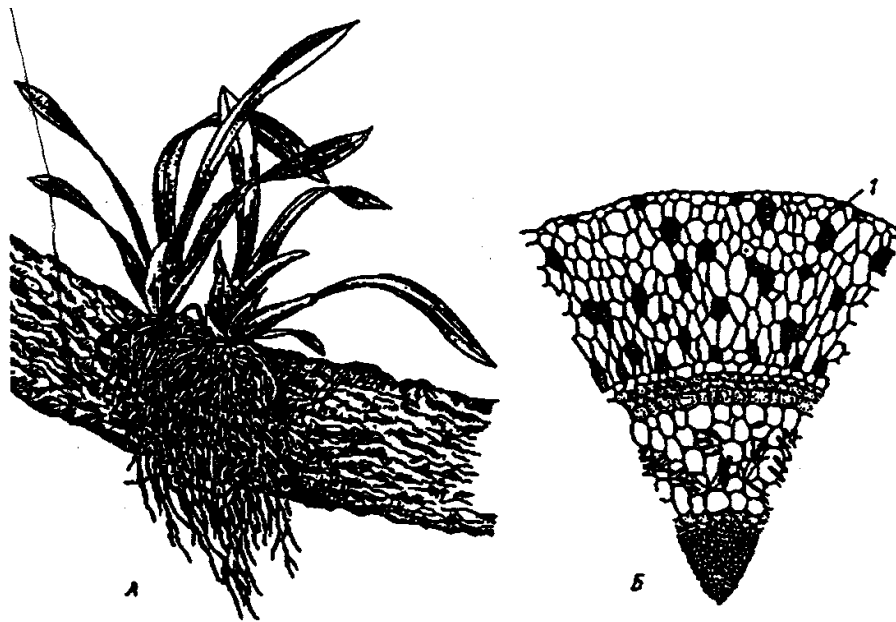


Рис. 6.9. Эпифитная орхидея с воздушными корнями:

А — общий вид; Б — поперечный срез воздушного корня с наружным слоем всасывающей ткани (1)
(по В. Л. Комарову, 1949)

Экологический смысл эпифитизма состоит в своеобразной адаптации к световому режиму в густых тропических лесах: возможность выбраться к свету в верхних ярусах леса без больших затрат веществ на рост. Само происхождение эпифитного образа жизни связывают с борьбой растений за свет. Эволюция многих эпифитов зашла так далеко, что они уже потеряли способность расти вне растительного субстрата, т. е. являются облигатными эпифитами. Вместе с тем есть виды, которые в оранжерейных условиях могут расти и в почве.

Физиологические контакты между растениями включают паразитизм, симбиоз, сапрофитизм, срастание корней. Паразитизм — наиболее яркий пример прямых физиологических воздействий между растениями, т.е. переход одного из партнеров на гетеротрофный способ питания и существование за счет организма-хозяина. Например, повилика, питающаяся соками клевера, угнетает его, не только подавляя развитие вегетативной массы, но и заметно задерживая развитие растения. Как правило, урожай семян пораженного клевера невысокий. Через несколько лет на лугу, где появилась повилика, клевер полностью выпадает из травостоя. Паразиты, как уже было отмечено ранее, многочисленны среди грибов и бактерий, значительно меньше распространены среди цветковых растений.

Характерным примером тесного симбиоза, или мутуализма между растениями является сожительство водоросли и гриба, которые образуют особый целостный организм-лишайник (рис. 6.10).



Рис. 6.10. Лишайник-кладония (по Н. М. Черновой и др., 1995)

Связи между партнерами-симбионтами довольно сложны, и некоторые авторы называют симбиоз «хорошо урегулированным взаимным паразитизмом». Фотосинтезирующие водоросли в лишайнике снабжают гриб углеводами и другими органическими веществами (нуклеиновые кислоты, протеины, активаторы роста и др.). Грибы поставляют водоросли влагу и минеральные вещества. При недостатке же света и других неблагоприятных условий, угнетающих фотосинтез, водоросли могут получать от грибов и органические вещества, которые они поглощают из субстрата. Лишайники интересны тем, что на их примере можно наблюдать постепенную эволюцию от паразитизма к мутуализму. У более примитивных лишайников гриб фактически проникает в клетки водоросли и по существу является паразитом (рис. 6.11А). У эволюционно более развитых видов водоросль и гриб живут в гармоничных отношениях, принося друг другу взаимную пользу (рис. 6.11Б и В).

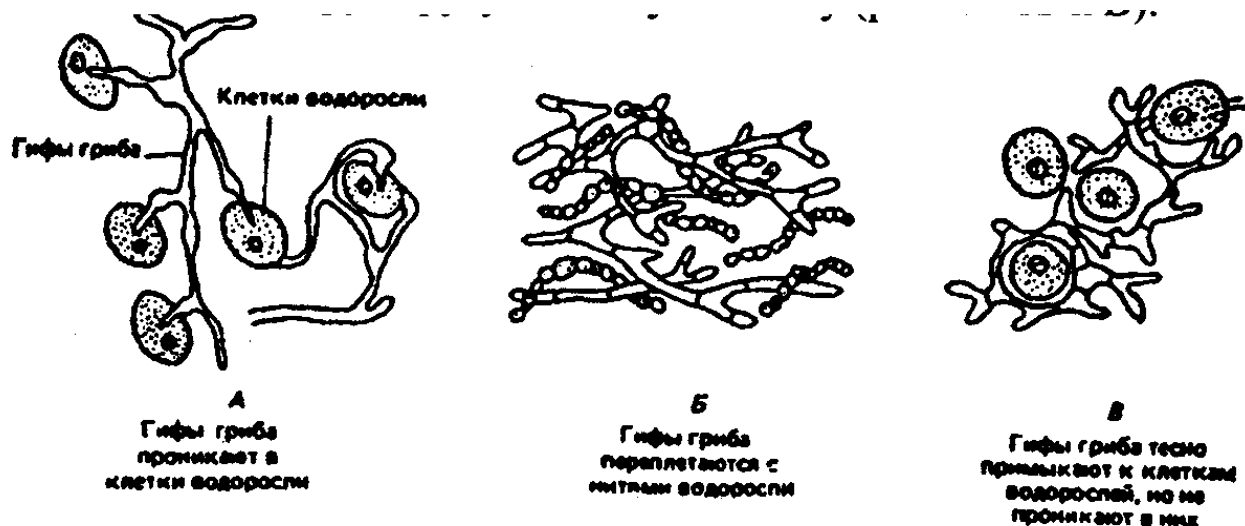


Рис. 6.11. Направление эволюции от паразитизма к мутуализму у лишайников (по Е. Одуму, 1963)

Другой пример симбиоза — это сожительство высших растений с бактериями, так называемая *бактериотрофия*. Симбиоз с клубеньковыми бактериями-азотфиксаторами широко распространен среди бобовых (93% изученных видов) и мимозовых (87%). Так, бактерии из рода *Rhizobium*, живущие в клубеньках на корнях бобовых растений, обеспечиваются пищей (сахара) и мейтотобиганием, а растения получают от них взамен доступную форму азота (рис. 6.12).

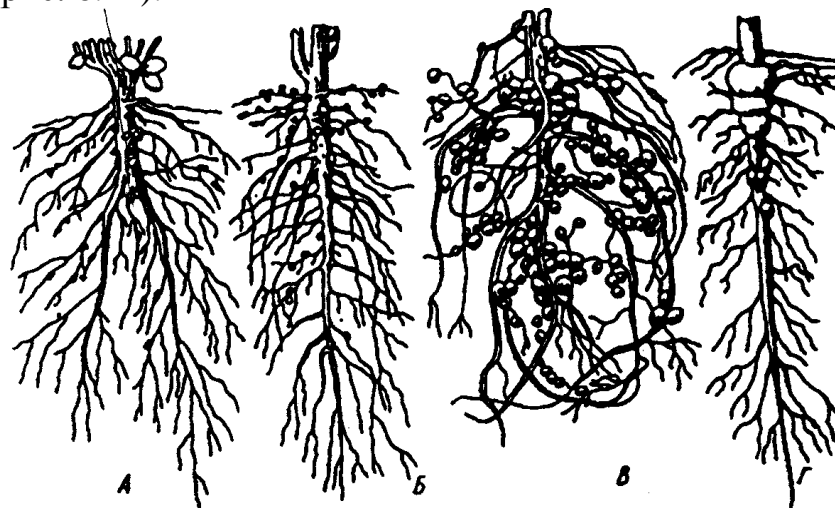


Рис. 6.12. Клубеньки на корнях бобовых растений:

А — клевера красного; Б — фасоли; В — сои; Г — люпина (по А. П. Шенникову, 1950)

Встречается симбиоз мицелия гриба с корнем высшего растения, или микоризообразование. Такие растения называют *микотрофными*, или *микотрофами*. Поселясь на корнях растений, гифы гриба обеспечивают высшее растение колоссальной всасывающей способностью. Поверхность соприкосновения клеток корня и гиф в эктотрофной микоризе в 10—14 раз больше, чем поверхность контакта с почвой клеток «голого» корня, тогда как всасывающая поверхность корня за счет корневых волосков увеличивает поверхность корня лишь в 2—5 раз. Из изученных в нашей стране 3425 видов сосудистых растений микориза обнаружена у 79%.

В качестве примера симбиоза грибов с насекомыми можно привести симбиоз грибка *Septobasidium* с насекомым-червецом из сем. *Coccidae*, дающее новое симбиотическое образование — лаки, которое как единый организм введено в культуру человеком.

Отдельную группу растений с гетеротрофным питанием составляют *сапрофиты* — виды, которые используют в качестве источника углерода органические вещества отмерших организмов. В биологическом круговороте это важное звено, осуществляющее разложение органических остатков и перевод сложных соединений в более простые, представлено большей частью грибами, актиномицетами, бактериями. Встречаются среди цветковых у представителей семейств грушанковых, орхидных и др. Примерами цветковых, полностью утративших хлорофилл и перешедших на питание готовыми органическими веществами, являются сапрофиты хвойных лесов — подъяльник обыкновенный (*Monotropa hypopitys*), надбородник безлистный (*Epipogon*

arphyllon). Среди мхов и папоротников сапрофиты редки.

Срастание корней близко растущих деревьев (одного и того же вида или родственных видов) относится также к прямым физиологическим контактам между растениями. Явление не столь, уж редкое в природе. В густых насаждениях ели *Picea fies* срастаются корнями около 30% всех деревьев. Установлено, что между сросшимися деревьями существует обмен через корни в виде переноса питательных веществ и воды. В зависимости от степени различия или сходства потребностей сросшихся партнеров между ними не исключены отношения как конкурентного характера в виде перехвата веществ более развитым и сильным деревом, так и симбиотические.

Определенное значение имеет форма связей в виде *хищничества*. Хищничество широко распространено не только между животными, но и между растениями и животными. Так, ряд насекомоядных растений (росянка, непентес) относят к хищникам (рис. 6.13).



Рис. 6.13. Хищное растение росянка (по Е. А. Криксунову и др., 1995)

Косвенные трансбиотические взаимоотношения между растениями (через животных и микроорганизмы). Важная экологическая роль животных в жизни растений состоит в участии в процессах опыления, распространения семян и плодов. Опыление растений насекомыми, получившее название *энтомофилии*, способствовало выработке ряда приспособлений как у растений, так и насекомых. Назовем здесь такие интересные адаптации *энтомофильных* цветков:] узоры, образующие «путевые нити» к нектарникам и тычинкам, нередко видимые только в ультрафиолетовых лучах, доступных для зрения насекомых; различие окраски цветков до и после опыления; синхронизация суточных ритмов раскрытия венчика и тычинок, обеспечивающие

безошибочное попадание пыльцы на тело насекомого, а с него — на рыльце другого цветка и т. д. (рис. 6.14).



Рис. 6.14. Насекомое на цветке (по Н. М. Черновой и др., 1995)

Разнообразное и сложное строение цветков (различная форма лепестков, симметричное или несимметричное их расположение, наличие определенных соцветий), называемое *гетеростилией*, — все это приспособления к строению тела и поведению строго конкретных насекомых. Например, цветки дикой моркови (*Daucus carota*), тмина (*Carum carvi*), опыляемые муравьями, цветки копытня *Asarum europaeum*, опыляемые муравьями и соответственно не поднимающиеся из-под лесной подстилки.

В опылении растений принимают участие и птицы. Опыление растений с помощью птиц, или *орнитофилия*, находит широкое распространение в тропических и субтропических областях южного полушария. Здесь известно около 2000 видов птиц, которые опыляют цветки при поисках нектара или ловле насекомых, прячущихся в их венчиках. Среди них наиболее известные опылите-ли-нектарницы (Африка, Австралия, Южная Азия) и колибри (Южная Америка). Цветки орнитофильных растений крупные, ярко окрашенные. Преобладает ярко-красная окраска, наиболее привлекательная для колибри и других птиц. В некоторых орнитофильных цветках существуют специальные защитные устройства, которые не дают нектару вылиться при движении цветка.

Реже встречается опыление растений млекопитающими, или *зоо-гамия*. Большой частью зоогамия отмечается в Австралии, в лесах Африки и Южной Америки. Например, австралийские кустарники из рода *Driandra* опыляются с помощью кенгуру, охотно пьющих их обильный нектар, переходя от цветка к цветку.

Распространение семян, плодов, спор растений при помощи животных называют *зоохорией*. Среди растений, чьи семена, плоды разносятся животными, в свою очередь, различают *эпизоохорные*, *эндозоохорные* и *синзоохорные*. Эпизоохорные растения большей частью открытых мест обитания имеют у семян, плодов всевозможные приспособления для закрепления и удерживания на поверхности тела животных (выросты, крючки, прицепки и др.), например лопухи большой и паутинистый, липучка

обыкновенная и т. д.

В кустарниковом ярусе лесов, где обитает много птиц, преобладают эндозоохорные виды растений. Их плоды съедобны или привлекательны для птиц яркой окраской или сочным околоплодником. Следует отметить, что у семян многих эндозоохорных растений повышается всхожесть, а иногда и способность к прорастанию только после прохождения через пищевой тракт животного — многие аралиевые, яблоня Сиверса (*Malus sieversii*) и др.

Съедобные плоды и семена дуба, сосны сибирской животные не поедают сразу, а растаскивают и складывают в запас. Значительная их часть при этом теряется и дает при благоприятных условиях начало новым растениям. Данное распространение семян и плодов получило название *синзоохории*.

В косвенных трансбиотических взаимоотношениях эдежду растениями нередко выступают микроорганизмы. Ризосфера корней многих деревьев, к примеру, дуба, сильно изменяет почвенную среду, особенно ее состав, кислотность, и тем самым создает благоприятные условия для поселения там различных микроорганизмов, в первую очередь бактерий, таких, как *Azotobacter chroococcum*, *Tricholoma legnorum*, *Pseudomonas* sp. Эти бактерии, поселившись здесь, питаются выделениями корней дуба и органическими остатками, создаваемыми гифами микоризообразующих грибов. Бактерии, живя рядом с корнями дуба, служат своеобразной «оборонительной линией» от проникновения в корни патогенных грибов. Этот биологический барьер создается при помощи антибиотиков, выделяемых бактериями. Поселение бактерий в ризосфере дуба сразу же сказывается положительно на состоянии растений, особенно молодых.

Косвенные трансбиотические взаимоотношения между растениями (средообразующие влияния, конкуренция, аллелопатия). Изменение растениями среды — это наиболее универсальный и широко распространенный тип взаимоотношений растений при их совместном существовании. Когда тот или иной вид или группа видов растений в Ц результате своей жизнедеятельности сильно изменяет в количественном и качественном отношении основные экологические факторы таким образом, что другим видам сообщества приходится жить в условиях, которые значительно отличаются от зонального комплекса факто-^{ls} ров физической среды, то это говорит о средообразующей роли, средообразующем влиянии первого вида по отношению к остальным. Один из них — взаимовлияния через изменения факторов микроклимата (например, ослабление солнечной радиации внутри растительного покрова, обеднение ее фотосинтетически активными лучами, изменение сезонного ритма освещенности и др.). Одни растения влияют на другие и через изменение температурного режима воздуха, его влажности, скорости ветра, содержания углекислоты и т. д.

Другой путь взаимодействия растений в сообществах — через напочвенный слой мертвых растительных остатков, называемых на лугах и в степях ветошью, травянистым спадом или «степным войлоком», а в лесу — подстилкой. Этот слой (иногда толщиной в несколько сантиметров) вызывает

затруднение для проникновения семян и спор в почву. Прорастающие в слое ветоши (или на нем) семена часто гибнут от высыхания раньше, чем корни проростков достигнут почвы. Для семян, попавших в почву и прорастающих, напочвенные остатки могут являться серьезным механическим препятствием на пути ростков к свету. Возможны и взаимоотношения растений через содержащиеся в подстилке продукты распада растительных остатков, тормозящих или, напротив, стимулирующих рост растений. Так, в свежем опаде ели или бука содержатся вещества, тормозящие прорастание ели и сосны, а в местах со скудными осадками и слабым промыванием подстилки могут угнетать естественное возобновление древесных пород. Водные вытяжки из лесных подстилок отрицательно действуют и на рост многих степных трав.

Существенный путь взаимного влияния растений — это взаимодействие через химические выделения. Растения выделяют в окружающую среду (воздух, воду, почву) разнообразные химические вещества в процессе гуттации, секреции нектара, эфирных масел, смол и т. д.; при вымывании минеральных солей дождевыми водами листья, например, деревьев, теряют калий, натрий, магний и другие ионы; в ходе метаболизма (корневые выделения) газообразные вещества, выделяемые надземными органами, — непредельные углеводороды, этилен, водород и др.; при нарушении целостности тканей и органов растения выделяют летучие вещества, так называемые фитонциды, и вещества из отмерших частей растений (рис. 6.15).

Выделяемые соединения необходимы растениям, но с развитием большой поверхности тела растений их потеря столь же неизбежна, как и транспирация.

Химические выделения растений могут служить одним из способов взаимодействия между растениями в сообществе, оказывая на организмы либо токсичное, либо стимулирующее действие.

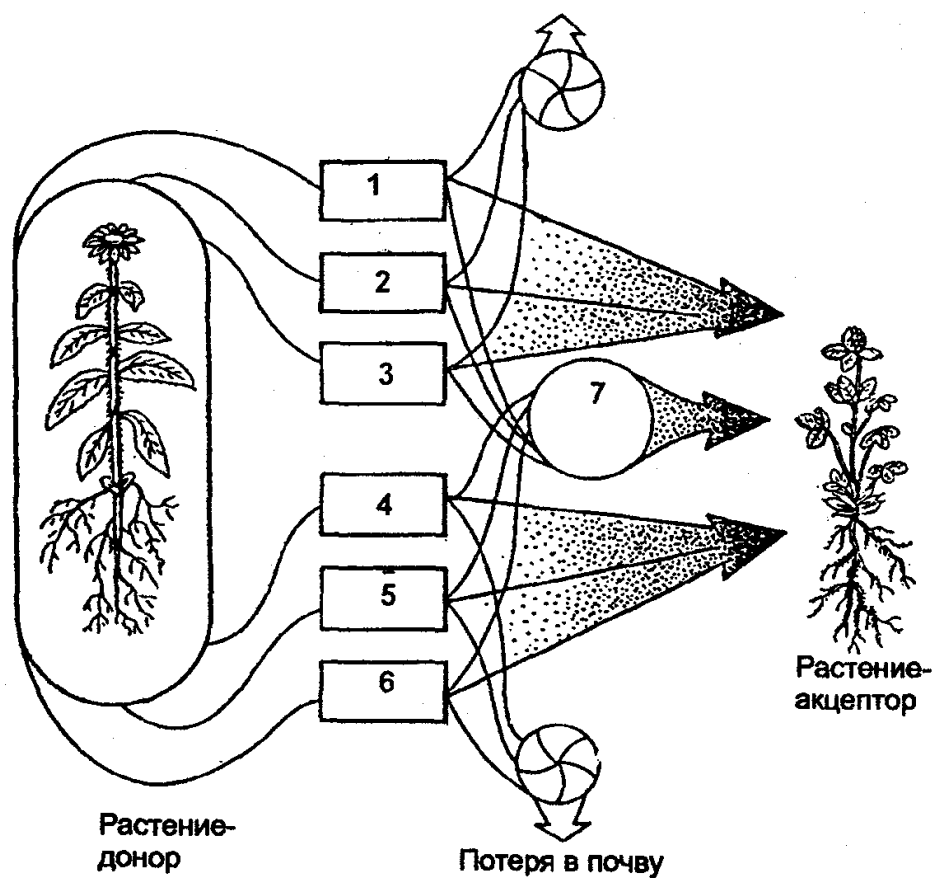


Рис. 6.15. Влияние одного растения на другое
(по А. М. Гродзинскому, 1965):

1 — миазины; 2 — фитонцидные вещества; 3 — фитогенные вещества; 4 — активные прижизненные выделения; 5 — пассивные прижизненные выделения; 6 — посмертные выделения; 7 — переработка гетеротрофными организмами

Такие химические взаимовлияния получили название *аллелопатии*. В качестве примера можно назвать выделения соплодий свеклы, тормозящие прорастание семян куколя (*Agrostemma githago*). Нут (*Cicer arietinum*) подавляюще действует на картофель, кукурузу, подсолнечник, томаты и другие культуры, фасоль — на рост яровой пшеницы; корневые выделения пырея (*Agropyron repens*) и костреца (*Bromus inermis*) — на растущие вблизи с ними другие травянистые растения и даже деревья. Как крайнюю форму аллелопатии или невозможность существования того или иного вида в присутствии другого в результате интоксикации среды, называют *аменсализмом*. Аменсализм соответствует прямой конкуренции, антибиозу и антагонизму. Так, благодаря выделению корнями токсических веществ ястребянка (*Hieracium pilosella*) из семейства сложноцветных вытесняет другие однолетние растения и нередко образует чистые заросли на довольно больших площадях. Многие грибы и бактерии синтезируют антибиотики, которые тормозят рост других бактерий. Аменсализм широко распространен в водной среде.

У разных видов растений степень воздействия на среду и таким образом на жизнь обитателей неодинакова в соответствии с особенностями их

морфологии, биологии, сезонного развития и др. Растения, наиболее активно и глубоко преобразующие среду и определяющие условия существования для других сообществ, называют *эдификаторами*. Различают сильные и слабые эдификаторы. К сильным эдификаторам относят ель (сильное затенение, обеднение почв питательными веществами и др.), сфагновые мхи (задержание влаги и создание избыточного увлажнения, увеличение кислотности, особый температурный режим и т. д.). Слабыми эдификаторами являются лиственные породы с ажурной кроной (береза, ясень), растения травянистого покрова лесов.

В качестве особой формы трансбиотических взаимоотношений растений выделяют *конкуренцию*. Это те взаимные или односторонние отрицательные влияния, которые возникают на основе использования энергетических и пищевых ресурсов местообитания. Сильное влияние на жизнь растений оказывает конкуренция за почвенную влагу (особенно четко выражена в областях с недостаточным увлажнением) и конкуренция за питательные вещества почвы, более заметная на бедных почвах. Примером конкуренции могут служить взаимоотношения лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis*) и типчака (*Festuca sulcata*). Типчак может произрастать во влажной почве, однако в сообществе лисохвостного луга не растет из-за подавления теневыносливым и быстро растущим лисохвостом. В формировании типчакового или лисохвостного фитоценоза решающее значение имеет не влажность почвы, а конкурентные взаимоотношения типчака и лисохвоста. В более сухих местообитаниях типчак заглушает лисохвост, а на увлажненных лугах выходит победителем лисохвост.

Межвидовая конкуренция проявляется у растений так же, как и внутривидовая (морфологические изменения, снижение плодовитости, численности и т. д.). Доминирующий вид постепенно вытесняет или сильно снижает его жизнеспособность.

Самая жесткая конкуренция, нередко с непредвиденными последствиями, возникает при введении в сообщества новых видов растений без учета уже сложившихся отношений.

6.4. Антропогенные факторы

Действие человека как экологического фактора в природе огромно и чрезвычайно многообразно. В настоящее время ни один из экологических факторов не оказывает столь существенного и всеобщего, т. е. планетарного, влияния, как человек, хотя это наиболее молодой фактор из всех действующих на природу. Влияние антропогенного фактора постепенно усиливалось, начиная от эпохи собирательства (где оно мало чем отличалось от влияния животных) до наших дней, эпохи научно-технического прогресса и демографического взрыва. В процессе своей деятельности человек создал большое количество самых разнообразных видов животных и растений, существенным образом преобразовывал естественные природные комплексы.

На значительных территориях создал особые, нередко практически оптимальные условия жизни многим видам. Создавая огромное разнообразие сортов и видов растений и животных, человек способствовал появлению у них новых свойств и качеств, обеспечивающих им выживание в неблагоприятных условиях, как в борьбе за существование с другими видами, так и невосприимчивости к воздействию патогенных организмов. Изменения, производимые человеком в природной среде, создают для одних видов благоприятные условия для размножения и развития, для других — неблагоприятные. И как результат, между видами создаются новые численные отношения, перестраиваются пищевые цепи, возникают приспособления, необходимые для существования организмов в измененной среде. Таким образом, действия человека обогащают или обедняют сообщества. Влияние антропогенного фактора в природе может быть как *сознательным*, так и *случайным*, или *неосознанным*. Человек, распахивая целинные и залежные земли, создает сельскохозяйственные угодья (агроценозы), выводит высокопродуктивные и устойчивые к заболеваниям формы, расселяет одних и уничтожает других. Эти воздействия часто являются положительными, но нередко носят отрицательный характер, например, необдуманное расселение многих животных, растений, микроорганизмов, хищническое уничтожение целого ряда видов, загрязнение среды и др.

К случайным относятся воздействия, происходящие в природе под влиянием человеческой деятельности, но не были заранее предусмотрены и запланированы им, и таких примеров немало: распространение различных вредителей, паразитов, случайный завоз различных организмов с грузом, непредвиденные последствия, вызванные сознательными действиями в природе, например нежелательные явления, вызванные осушением болот, постройкой плотин, распашкой целины и др.

Человек может оказывать на животных и растительный покров Земли как *прямое влияние*, так и *косвенное*. Разнообразие современных форм воздействия человека на растительность представлено в табл. 6.3.

Таблица 6.3

**Основные формы влияния человека на растения и растительный покров
(по А. Г. Воронову, 1973)**

Изменение ареалов растений	Непосредственное воздействие человека на растительный покров	Создание новых местообитаний, не свойственных ненарушенной	Создание культурных фитоценозов	Охрана растительного покрова
Завоз растений	Распашка	Создание рудеральных местообитаний	Создание культурных фитоценозов	Охрана растительного покрова

Изменение' ареалов растений	Непосредственное воздействие человека на растительный покров	Создание новых местообитаний, не свойственных ненарушенной	Создание культурных фитоцено-зов	Охрана растительно го покрова
Сокращение ареалов и уничтожение растений	Осушение Вырубка лесов Орошение и обводнение Выжигание Выпас диких животных Выкашивание Действие дымов и других вредных примесей в	Создание отвалов и других промышленных выбросов		

Если к вышеуказанному добавить воздействие человека на животных, т.е. промысел, их акклиматизацию и реакклиматизацию, многообразные формы растениеводческой и животноводческой деятельности, мероприятия по защите растений, охране редких и экзотических видов и т. д., то только одно перечисление этих воздействий на природу показывает грандиозность антропогенного фактора.

Изменения происходят не только в крупных масштабах, но и на примере отдельных видов. Так, на освоенных землях, на посевах злаковых культур стали в больших количествах размножаться пшеничный трипе, злаковые тли, некоторые виды клопов (например, вредная черепашка), различные виды стеблевых блошек, толстоножка и другие. Многие из этих видов стали доминирующими, а ранее существовавшие здесь виды исчезли или были оттеснены в крайние условия. Изменения коснулись не только растительного и животного мира, но и микрофлоры и микрофауны, изменились многие звенья в цепях питания.

Деятельность человека вызывает целый ряд приспособительных реакций и со стороны организмов. Появление сорняков, придорожных растений, амбарных вредителей и других подобных им является следствием приспособления организмов к человеческой деятельности в природе. Появились организмы, частично или полностью утратившие связь со свободной природой, например амбарный долгоносик (*Calandra granaria* L.), мучные жуки из рода (*Tribolium*) и др. Многие местные виды приспособляются не только к жизни в условиях агроценозов, но вырабатывают особые приспособительные черты строения, приобретают ритмы развития, которые соответствуют условиям жизни на обрабатываемых территориях, способные выдерживать уборку урожая, различные агротехнические мероприятия (систему обработки почв, севообороты), химические средства борьбы с вредителями. Одним из наиболее ярких примеров приспособления к результатам человеческой деятельности является так называемый индустриальный механизм, порожденный промышленной революцией. Так, до 1850 г. в Англии были известны только светлые бабочки березовой пяденицы (рис. 6.16А), окрашенные под цвет лишайников, покрывающих стволы деревьев.

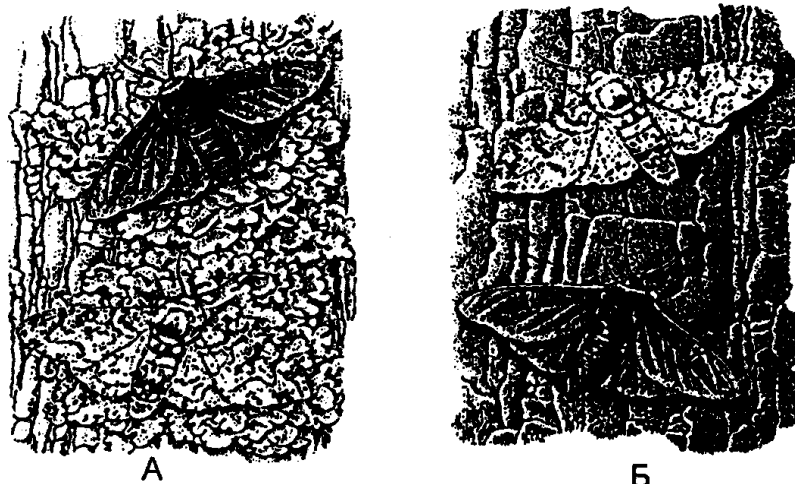


Рис. 6.16. Маскировка бабочки березовой пяденицы (по П. Фарбу, 1971)

После того, как светлые лишайники основательно прокоптились фабричным дымом, светлая пяденица стала все более вытесняться темной, менее заметной и поэтому лучше укрывающейся от глаз хищников на потемневших стволах деревьев (рис. 6.16Б). Всего за несколько десятилетий темная форма пяденицы полностью вытеснила светлую везде, за исключением сельских местностей.

В ответ на химические обработки посевов, проводимые человеком, у многих организмов появилась устойчивость к различным инсектицидам, обусловленная появлением особых, видоизмененных по химическому составу липоидов. Способностью жировой ткани растворять и накапливать в себе значительное количество яда, а также и в связи с усилением ферментативных реакций в обмене веществ, способностью превращать ядовитые вещества в нейтральные или неядовитые. К приспособлениям у организмов, связанных с деятельностью человека, относятся сезонные миграции синиц из леса в город и обратно. Зимой в городах эти птицы с поразительной тщательностью и регулярностью обследуют одно окно жилого дома за другим. В поисках корма сдирают клювом бумажную упаковку с коробок, пакетов и других предметов, по внешнему виду далеких от «привычных» кормовых объектов, встречающихся им в условиях леса.

Примером влияния антропогенного фактора служит и способность скворцов занимать под гнезда скворечники. Скворцы отдают предпочтение искусственным домикам и в том случае, когда рядом на дереве имеется дупло. И таких примеров много, все они свидетельствуют о том, что влияние человека на природу является мощным экологическим фактором.

12. ЭКОСИСТЕМЫ

12.1. Понятие об экосистемах

Живые организмы и их неживое (абиотическое) окружение неразделимо связаны друг с другом, находятся в постоянном взаимодействии. Любая единица (биосистема), включающая все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество) на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями, представляет собой экологическую систему. Экологическая система, или экосистема, — основная функциональная единица в экологии, так как в нее входят организмы и неживая среда — компоненты, взаимно влияющие на свойства друг друга и необходимые условия для поддержания жизни в той ее форме, которая существует на Земле. Термин «экосистема» впервые был предложен в 1935 г. английским экологом А. Тенсли (1871—1955).



А. Тенсли

Само же представление об экосистеме возникло значительно раньше. Упоминание об единстве организмов и среды можно найти в самых древних письменных памятниках истории. Однако только в конце XIX в. стали появляться высказывания такого рода, при этом практически одновременно в американской, европейской и русской литературе (К. Мебиус, 1877; С. Форбс, 1877; В. Докучаев, 1886 и др.).

В настоящее время широкое распространение получило следующее определение экосистемы. *Экосистема — это любая совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может осуществляться круговорот веществ.* По Н. Ф. Реймерсу (1990), *экосистема — это любое сообщество живых существ и его среда обитания, объединенные в единое функциональное целое, возникающее на основе взаимозависимости и причинно-следственных связей, существующих между отдельными экологическими компонентами.* Следует подчеркнуть, что совокупность специфического физико-химического окружения (биотопа) с сообществом живых организмов (биоценозом) и образует экосистему. А. Тенсли (1935) предложил следующее соотношение:

$$\text{Экосистема} = \text{Биотоп} + \text{Биоценоз}$$

В отечественной литературе широко применяется термин «*биогеоценоз*», предложенный в 1940 г. В. Н. Сукачевым. По его определению, биогеоценоз — «это совокупность на известном 1 протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий

этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии». Существует мнение, будто содержание «биогеоценоз» в значительно большей степени отражает структурные характеристики изучаемой макросистемы, тогда как в понятие «экосистема» вкладывается прежде всего ее функциональная сущность. Фактически же между этими терминами различий нет.

Помимо известных концепций экосистемы А. Тенсли и био-геоценоза В. Н. Сукачева была выдвинута точка зрения, а точнее, сформулировано правило Ф. Эванса (1956), предложившего использовать термин «экосистема» абсолютно «безразмерно» для обозначения любой надорганизменной живой системы, взаимодействующей с окружением. Такой подход с точки зрения общей теории систем вполне логичен. Однако многие авторы термину «экосистема» придали значение именно биогеоценоза, т. е. элементарной экосистемы и одновременно более высоких по иерархии надбиогеоценологических образований вплоть до экосистемы биосферы.

12.2. Классификация экосистем

Существующие на Земле экосистемы разнообразны. Выделяют *микроэкосистемы* (например, ствол гниющего дерева), *мезоэкосистемы* (лес, пруд и т. д.), *макроэкосистемы* (континент, океан и др.) и *глобальную* — биосфера.

Крупные наземные экосистемы называют *биомами*. Каждый биом включает в себя целый ряд меньших по размерам, связанных друг с другом экосистем. Существует несколько классификаций экосистем. Например, одна из них, основанная на особенностях макроструктуры, приведена в табл. 12.1

Таблица 12.1

Основные типы природных экосистем и биомов (по Ю. Одуму, 1986)

Наземные биомы

Вечнозеленый тропический дождевой лес

Полувечнозеленый тропический лес: выраженный влажный и сухой сезоны

Пустыня: травянистая и кустарниковая

Чапараль — районы с дождливой зимой и засушливым летом

Тропические грабленц и саванна

Степь умеренной зоны

Листопадный лес умеренной зоны

Бореальные хвойные леса

Тундра: арктическая и альпийская

Типы пресноводных экосистем

Ленточные (стоячие воды): озера, пруды и т. д.

Логические (текучие воды): реки, ручьи и т. д.
Заболоченные угодья: болота и болотистые леса

Типы морских экосистем

Открытый океан (пелагическая)

Воды континентального шельфа (прибрежные воды)

Районы апвеллинга (плодородные районы с продуктивным рыболовством)

Эстуарии (прибрежные бухты, проливы, устья рек, соленые марши и т.д)

Наземные биомы здесь выделены по естественным или исходным чертам растительности, а типы водных экосистем по геологическим и физическим особенностям. Перечисленные в табл. 12.1 16 основных типов экосистем представляют собой ту среду, на которой развилась человеческая цивилизация, представляют основные биотические сообщества, поддерживающие жизнь на Земле.

12.3. Зональность макроэкосистем

Изучение географического распределения экосистем может быть предпринято только на уровне крупных экологических единиц — макроэкосистем, которые рассматриваются в континентальном масштабе. Экосистемы не разбросаны в беспорядке, наоборот, сгруппированы в достаточно регулярных зонах как по горизонтали (по широте), так и по вертикали (по высоте). Это подтверждается *периодическим законом географической зональности А. А. Григорьева — М. И. Будыко*: со сменой физико-географических поясов Земли аналогичные ландшафтные зоны и их некоторые общие свойства периодически повторяются. Об этом шла речь и при рассмотрении наземно-воздушной среды жизни. Установленная законом периодичность проявляется в том, что величины индекса сухости меняются в разных зонах от 0 до 4—5, трижды между полюсами и экватором они близки к 1. Этим значениям соответствует наибольшая биологическая продуктивность ландшафтов (рис. 12.1).

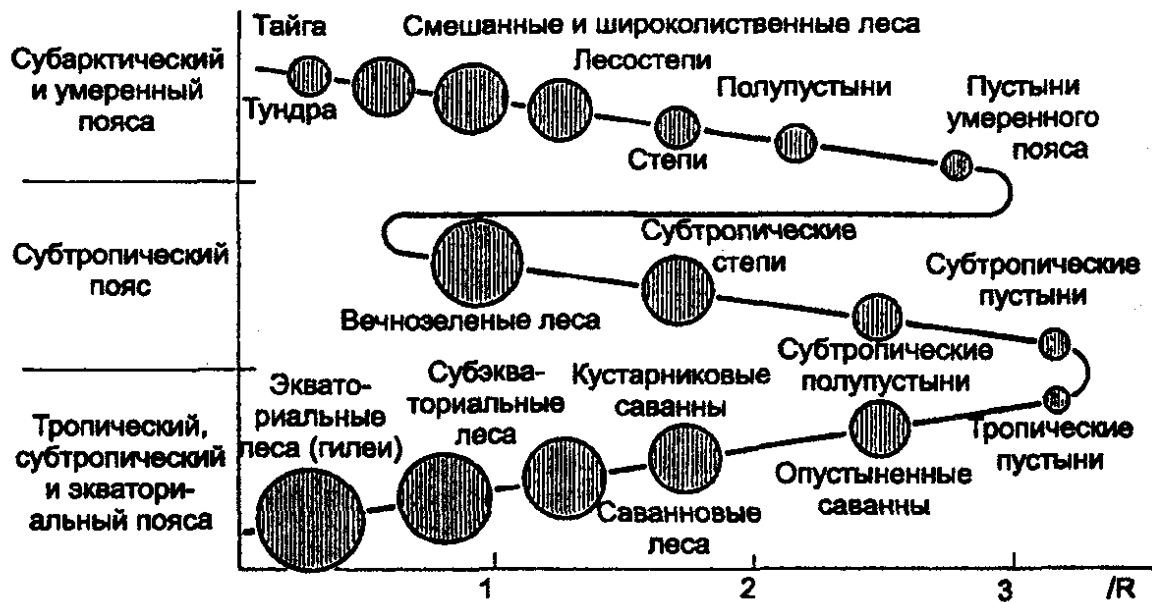


Рис. 12.1. Периодический закон географической зональности
А. А. Григорьева — М. И. Будыко (по Н. Ф. Реймерсу, 1994)

Примечание: 1 — радиационный индекс сухости (отношение радиационного баланса к количеству тепла, необходимому для испарения годовой суммы осадков). Диаметры кружков пропорциональны биологической продуктивности ландшафтов

Периодическое повторение свойств в рядах систем одного иерархического уровня, вероятно, является общим законом мироздания, сформулированного как закон *периодичности строения системных совокупностей, или системно-периодический закон*

— конкретные природные системы одного уровня (подуровня) организации составляют периодический или повторяющийся ряд морфологически аналогичных структур в пределах верхних и нижних системных пространственно-временных границ, за которые ми существование систем данного уровня делается невозможным. Они переходят в неустойчивое состояние или превращаются в иную системную структуру, в том числе другого уровня организации.

Два абиотических фактора — температура и количество осадков — определяют размещение по земной поверхности основных наземных биомов. Режим температуры и осадков на некоторой территории в течение достаточно долгого периода времени и есть то, что мы называем *климатом*. Климат в разных районах земного шара неодинаков. Годовая сумма осадков меняется от 0 до 2500 мм и более. При этом они выпадают равномерно в течение года или их основная доля приходится на определенный период — влажный сезон. Среднегодовая температура также варьирует от отрицательных величин до 38°C. Температуры могут быть практически постоянными в течение всего года (у экватора) или меняться по сезонам. Следует отметить, что режимы температуры и осадков сочетаются между собой весьма неодинаковым образом.

Специфика климатических условий в свою очередь определяет развитие

того или иного биома (рис. 12.2).

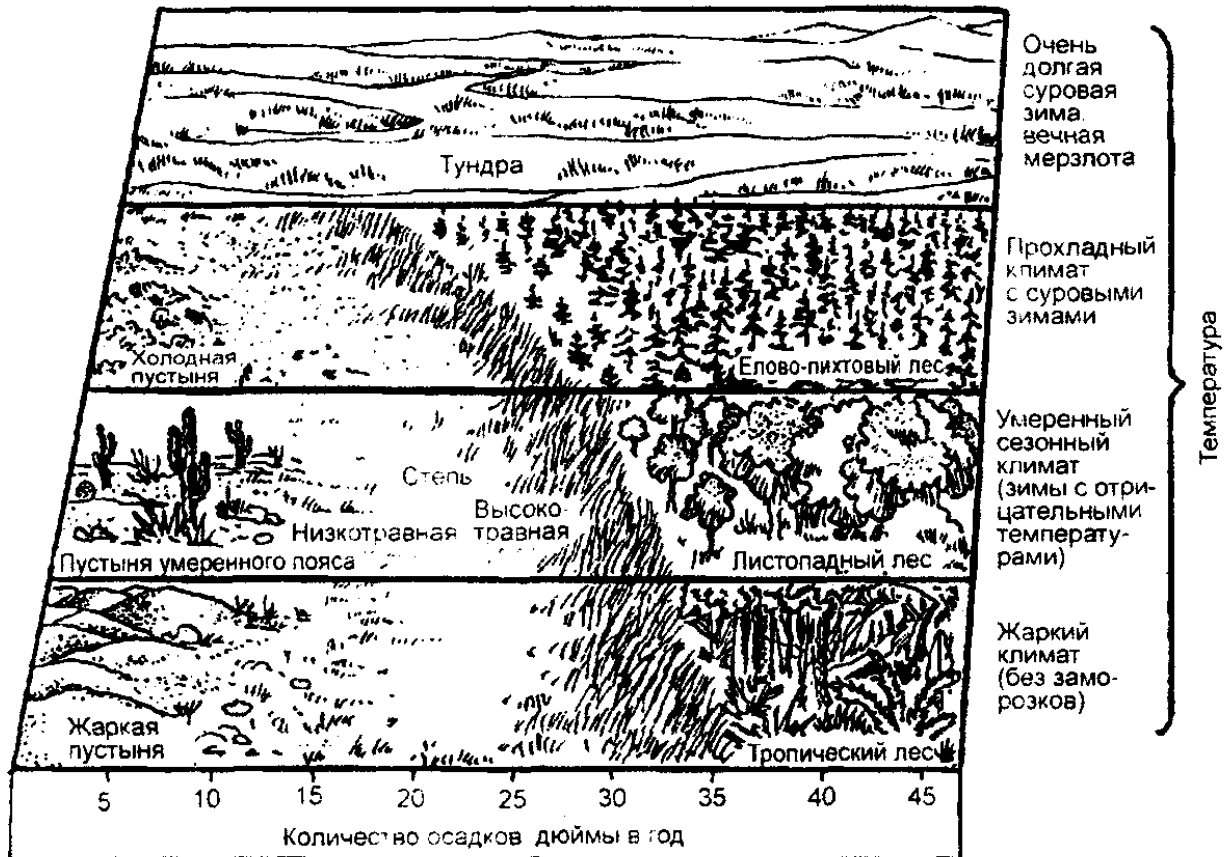


Рис. 12.2. Абиотические факторы и основные биомы (по Б. Небелу, 1993)

От экватора к полюсам видна определенная симметрия в распределении биомов различных полушарий.

1. *Дождевые тропические леса* (север Южной Америки, Центральная Америка, западная и центральная части экваториальной Африки, Юго-Восточная Азия, прибрежные районы северо-запада Австралии, острова Индийского и Тихого океанов). Климат — без смены сезонов (близость к экватору), температура — среднегодовая выше 17°C (обычно 28°C), осадки — среднегодовое количество превышает 2400 мм.

Растительность: господствуют леса. Насчитываются сотни видов деревьев высотой до 60 м. На их стволах и ветвях — растения-эпифиты, корни которых не достигают почвы, и деревянистые лианы, укореняющиеся в почве и взбирающиеся по деревьям до их вершин. Все это образует густой полог.

Животный мир: видовой состав богаче, чем во всех других биомах вместе взятых. Особенно многочисленны земноводные, пресмыкающиеся и птицы (лягушки, ящерицы, змеи, попугаи), обезьяны и другие мелкие млекопитающие, экзотические насекомые с яркой окраской, в водоемах — ярко окрашенные рыбы.

Прочие особенности: почвы, как правило, маломощные и бедные, большая часть питательных веществ содержится в биомассе поверхности

укорененной растительности.

2. *Саванны* (субэкваториальная Африка, Южная Америка, значительная часть южной Индии). Климат — сухой и жаркий большую часть года. Обильные дожди в течение влажного сезона. Температура — среднегодовая высокая. Осадки — 750—1650 мм/год, главным образом во время сезона дождей. Растительность: мятликовые (злаковые) растения с редкими листопадными деревьями. Животный мир: крупные растительноядные млекопитающие, такие, как антилопы, зебры, жирафы, носороги, из хищников — львы, леопарды, гепарды.

3. *Пустыни* (некоторые районы Африки, например Сахара; Ближнего Востока и Центральной Азии, Большой Бассейн и юго-запад США и север Мексики и др.). Климат — очень сухой. Температура — жаркие дни и холодные ночи. Осадки — менее 250 мм/год. Растительность: редкостойный кустарник, нередко колючий, иногда — кактусы и низкие травы, быстро покрывающие землю цветущим ковром после редких дождей. Корневые системы у растений обширные поверхностные, перехватывающие влагу редких осадков, а также стержневые корни, проникающие в землю до уровня грунтовых вод (30 м и глубже). Животный мир: разнообразные грызуны (кенгуровая крыса и др.), жабы, ящерицы, змеи и другие пресмыкающиеся, совы, орлы, грифы, мелкие птицы и насекомые в большом количестве.

4. *Степи* (центр Северной Америки, Россия, отдельные районы Африки и Австралии, юго-восток Южной Америки). Климат — сезонный. Температура — летние от умеренного теплого до жаркого, зимние температуры ниже 0°C. Осадки — 750—2000 мм/год. Растительность: господствуют мятликовые (злаковые) высотой до 2 м и выше в некоторых прериях Северной Америки или до 50 см, например, в степях России, с отдельными деревьями и кустарниками на влажных участках. Животный мир: крупные растительноядные млекопитающие — бизоны, вилорогие антилопы (Северная Америка), дикие лошади (Евразия), кенгуру (Австралия), жирафы, зебры, белые носороги, антилопы (Африка); из хищников — койоты, львы, леопарды, гепарды, гиены, разнообразные птицы и мелкие роющие млекопитающие, такие, как кролик, суслик, трубкозуб.

5. *Леса умеренного пояса* (Западная Европа, Восточная Азия, восток США). Климат — сезонный с зимними температурами ниже 0°C. Осадки — 750—2000 мм/год. Растительность: господствуют леса из широколиственных листопадных пород деревьев высотой до 35—45 м (дуб, гикори, клен), кустарниковый подлесок, мхи, лишайники. Животный мир: млекопитающие (белохвостый олень, дикобраз, енот, опоссум, белка, кролик, землеройки), птицы (славки, дятлы, дрозды, совы, соколы), змеи, лягушки, саламандры, рыбы (форель, окунь, сом и др.), обильная почвенная микрофауна.

Биота адаптирована к сезонному климату: спячка, миграции, состояние покоя в зимние месяцы.

6. *Хвойные леса, тайга* (северные районы Северной Америки, Европы и Азии). Климат — долгая и холодная зима, много осадков выпадает в виде снега.

Растительность: господствуют вечнозеленые хвойные леса, большей частью еловые, сосновые, пихтовые. Животный мир: крупные травоядные копытные (олень-мул, северный олень), мелкие растительноядные млекопитающие (заяц-беляк, белка, грызуны), волк, рысь, лисица, черный медведь, гризли, россомаха, норка и другие хищники, многочисленные кровососущие насекомые во время короткого лета.

Множество болот и озер. Толстая лесная подстилка.

7. *Тундра* (в северном полушарии к северу от тайги). Климат — очень холодный с полярным днем и полярной ночью. Температура — среднегодовая ниже — 5°C. За несколько недель короткого лета земля оттаивает не более 1 м в глубину. Осадки — менее 250 мм/год. Растительность: господствуют медленно растущие лишайники, мхи, злаки и осоки, карликовые кустарники. Животный мир: крупные травоядные копытные (северный олень, мускусный бык), мелкие роющие млекопитающие (кругаогодно, например, лемминги), хищники, приобретающие зимой маскирующую белую окраску (песец, рысь, горностай, полярная сова).

В тундре коротким летом гнездится большое число перелетных птиц, среди них особенно много водоплавающих, которые питаются имеющимися здесь в изобилии насекомыми и пресноводными беспозвоночными.

Вертикальная зональность экосистем суши, особенно в местах с резко выраженным рельефом, также весьма четкая. Высотная ярусность сообществ живых организмов во многих отношениях сходна с широтным распределением крупных биомов.

Влажность является основным фактором, определяющим тип биома. При достаточно большом количестве осадков, как правило, развивается лесная растительность. Температура при этом определяет тип леса. Точно так же обстоит дело в биомах степи и пустыни. Смена типов растительности в холодных регионах происходит при меньших годовых суммах осадков, так как при низких температурах меньше воды теряется на испарение. Температурный фактор становится главным только в очень холодных условиях с вечной мерзлотой. Так, в тундре тепла хватает лишь на то, чтобы сошел снег и оттаяли самые верхние горизонты почвы. Ниже в ней постоянно сохраняется лед. Это явление и называется вечной мерзлотой. Она ограничивает распространение на север еловых и пихтовых лесов из-за препятствия глубокому проникновению в почву их корневой системы и в то же время не мешает произрастанию карликовых морозоустойчивых растений тундры.

При дальнейшем понижении температуры карликовая морозоустойчивая растительность тундры сменяется полярными пустынями.

Каждый биом характеризуется специфическим составом не только растений, но и животных. Так, белый полярный медведь водится только во льдах Арктики. Почему бы ему не жить в других биомах? Причина в том, что белый медведь приспособился к определенному комплексу условий. Он живет только там, где одновременно есть холодная вода, соответствующая пища (питается он в первую очередь тюленями, молодыми моржами, рыбой и

выброшенными на мель китами) и дрейфующие льды. Там, где хоть одно из этих трех условий отсутствует, нет и медведей.

Таким образом, сложение экосистем в значительной мере зависит от их функциональной «предназначенности» и наоборот. По Н. Ф. Реймерсу (1994), это находит отражение в *принципе экологической комплементарности (дополнительности)*: никакая функциональная часть экосистемы (экологический компонент, элемент и т. д.) не может существовать без других функционально дополняющих частей. Близок к нему и расширяющий его *принцип экологической конгруэнтности (соответствия)*: функционально дополняя друг друга, живые составляющие экосистемы вырабатывают для этого соответствующие приспособления, скоординированные с условиями абиотической среды, в значительной мере преобразуемой теми же организмами (биоклимат и т. д.), т. е. наблюдается двойной ряд соответствия — между организмами и средой их обитания — внешней и создаваемой ценозом. Например, виды, составляющие экосистемы пустыни, приспособлены^ одной стороны, к ее климатическим и другим абиотическим условиям, а с другой — к среде экосистемы и друг к другу. Это же характерно для организмов любого биома и другого более низко или высоко стоящего в иерархии систем подразделения биосферы. В связи с этим здесь уместно привести *принцип (закон) формирования экосистемы (функционально-пространственной экологической целостности, связи биотоп — биоценоз)*: длительное существование организмов возможно лишь в рамках экологических систем, где их компоненты и элементы дополняют друг друга и соответственно приспособлены друг к другу, что обеспечивает воспроизводство среды обитания каждого вида и относительно неизменное существование всех экологических компонентов. Совершенно очевидно, что принцип формирования экосистемы есть суммарное отражение принципа экологической комплементарности (дополнительности и принципа экологической конгруэнтности (соответствия),

12.4. Структура экосистем

Как уже было отмечено ранее, в каждой экосистеме два основных компонента: организмы и факторы окружающей их неживой среды. Совокупность организмов (растений, животных, микробов) называют *биотоп* экосистемы. Пути взаимодействия разных категорий организмов — это ее *биотическая структура*.

С точки зрения *трофической структуры* (от греч. *trophe* — питание), экосистему можно разделить на два яруса. 1. Верхний — *автотрофный* (самостоятельно питающийся) *ярус*, или «зеленый пояс», включающий растения или их части, содержащие хлорофилл, где преобладают фиксация энергии света, использование простых неорганических соединений. 2. Нижний—*гетеро-трофный* (питаемый другими) *ярус*, или «коричневый пояс»

почв и осадков, разлагающихся веществ, корней и т. д., в котором преобладают использование, трансформация и разложение сложных соединений (рис. 12.3).

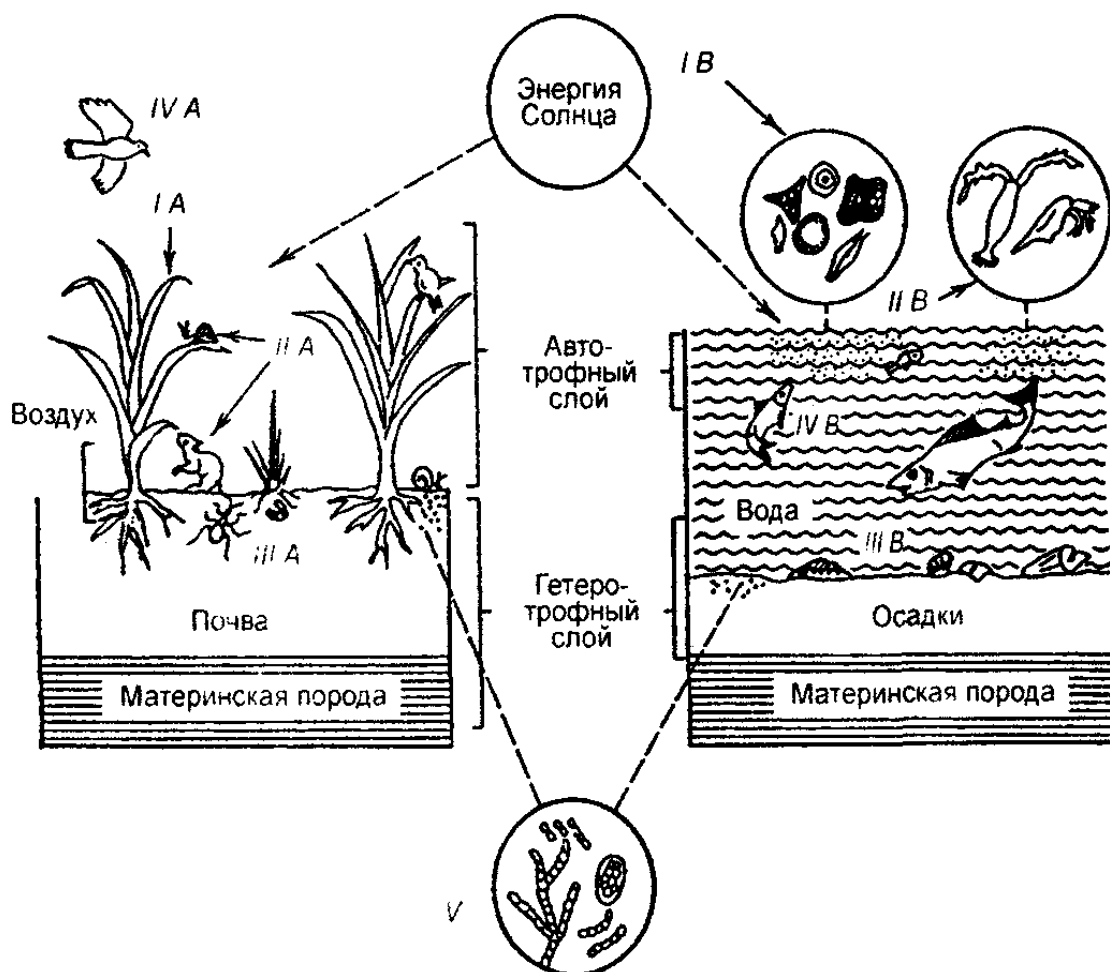


Рис. 12.3. Общая структура наземной (лугопастбищной) и водной (озерной или морской) экосистем (по Ю. Одуму, 1986):

I — автотрофы: А — трава; В — фитопланктон. II — растительные животные: А — насекомые и млекопитающие лугопастбищного сообщества; В — зоопланктон в толще воды. III — детритоядные: А — почвенные беспозвоночные на суше; В — донные беспозвоночные в воде. IV — хищники: А — птицы и другие животные на суше; В — рыбы в воде. V — сапротрофы: разлагающие бактерии и грибы

С биологической точки зрения, в составе экосистемы выделяют следующие компоненты: 1) *неорганические вещества* (С, N, CO₂, H₂O и др.), включающиеся в круговороты; 2) *органические соединения* (белки, углеводы, липиды, гумусовые вещества и т. д.), связывающие биотическую и абиотические части; 3) *воздушную, водную и субстратную среду*, включающую климатический режим и другие физические факторы; 4) *продуцентов, автотрофных организмов* (зеленые растения, сине-зеленые водоросли, фото- и хемосинтезирующие бактерии), производящих пищу из простых неорганических веществ (рис. 12.4).

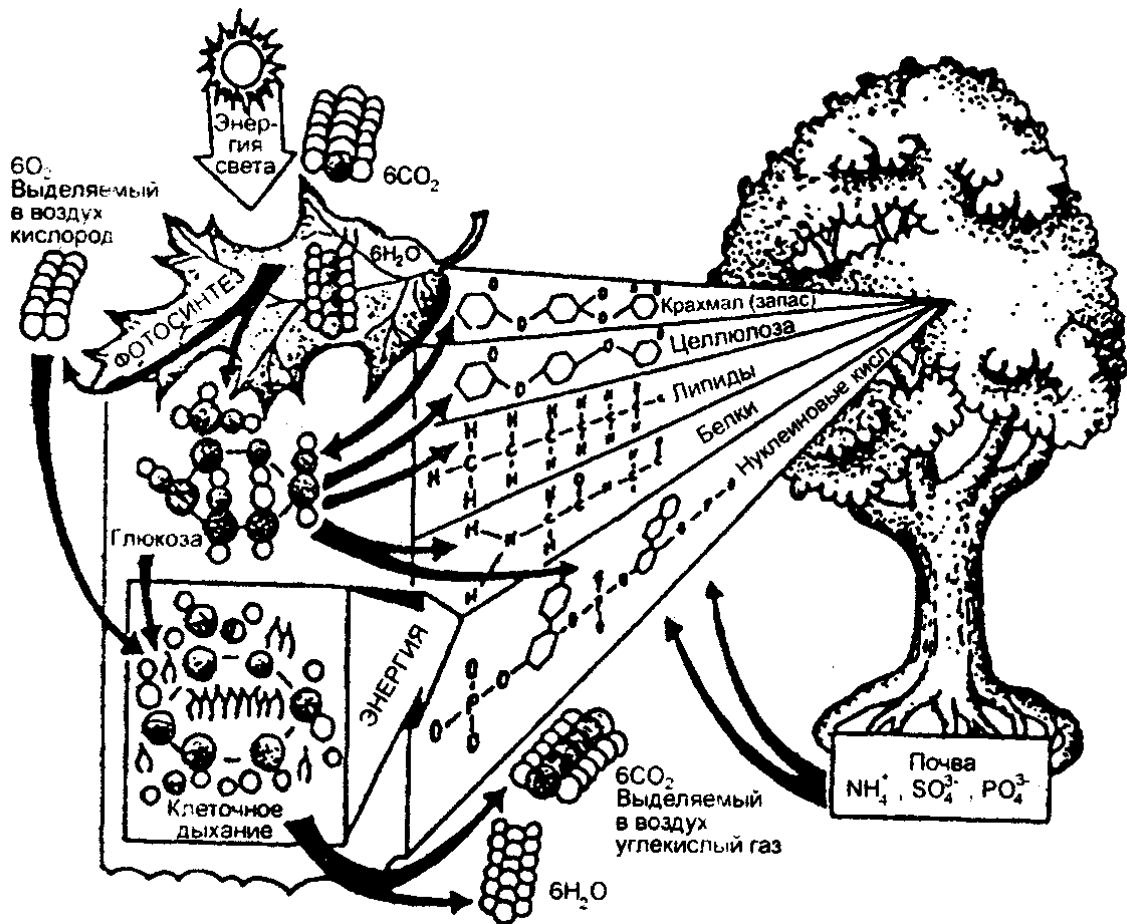


Рис. 12.4. Продуценты (по Б. Небелу, 1993)

5) *консументов*, или фаготрофов (от греч. phagos — пожиратель), — гетеротрофных организмов, главным образом животных, питающихся другими организмами или частицами органического вещества; б) *редуцентов и детритофагов* — гетеротрофных организмов, в основном бактерий и грибов, получающих энергию либо путем разложения мертвых тканей, либо путем поглощения растворенного органического вещества, выделяющегося самопроизвольно или извлеченного сапр-рофитами из растений и других организмов (рис. 12.5).

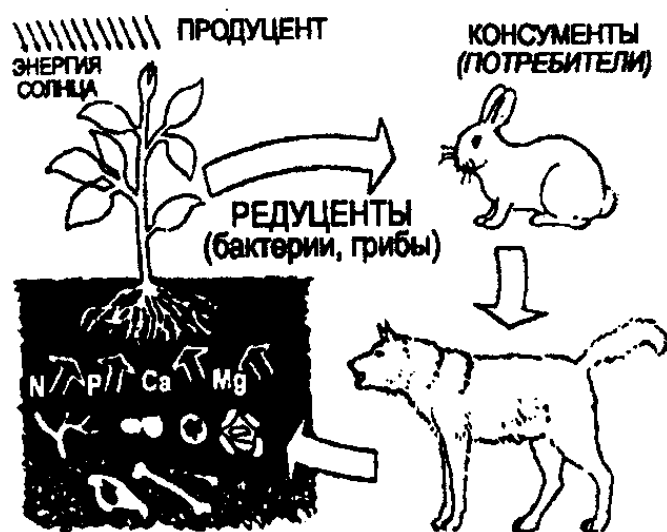


Рис. 12.5. Категории организмов экосистемы

Консументы питаются живым (*биофаги*) или мертвым (*сапрофаги*) органическим материалом. Среди биофагов могут быть выделены *растительноядные* организмы или *фитофаги* (*первичные консументы*, к ним относятся и повреждающие растения вирусы, грибы и паразитические сосудистые растения), *хищники* (вторичные консументы, в том числе и паразиты первичных консументов) и конечные потребители — *вершинные хищники* (третичные консументы).

В экосистеме пищевые и энергетические связи между категориями всегда однозначны и идут в направлении:

автотрофы → гетеротрофы.

Или в более полном виде:

автотрофы → консументы → редуценты (деструкторы).

Организмы, участвующие в различных процессах круговорота, частично разделены в пространстве. Автотрофные процессы наиболее активно протекают в верхнем ярусе («зеленом поясе»), где доступен солнечный свет. Гетеротрофные процессы наиболее интенсивно протекают в нижнем ярусе («коричневом поясе»), где в почвах и осадках накапливаются органические вещества. Основные функции компонентов экосистемы отчасти разделены и во времени, так как возможен значительный разрыв во времени между продуцированным органического вещества автотроф-ными организмами и его потребление гетеротрофами. В целом же три живых компонента экосистем (продуценты, консументы и редуценты) можно рассматривать как три функциональных царства природы, так как их разделение основано на типе питания и используемом источнике энергии.

12.5. Солнце как источник энергии

Первоисточником энергии для экосистем служит Солнце. Поток энергии по данным Т.А. Акимовой, В.В. Хаскина (1994), посылаемый солнцем к

планете Земля, превышает 20 млн ЭДж в год. Из-за шарообразности земли к границе всей атмосферы подходит только четверть этого потока. Из нее около 70% отражается, поглощается атмосферой, излучается в виде длинноволнового инфракрасного излучения. Падающая на поверхность Земли солнечная радиация составляет 1,54 млн. ЭДж в год. Это огромное количество энергии в 5000 раз превышает всю энергетику человечества конца XX столетия и в 5,5 раза — энергию всех доступных ресурсов ископаемого топлива органического происхождения, накопленных в течение, как минимум, 100 млн. лет.

Поток солнечной энергии на Земле и ее трансформации показаны на рис. 12.6.

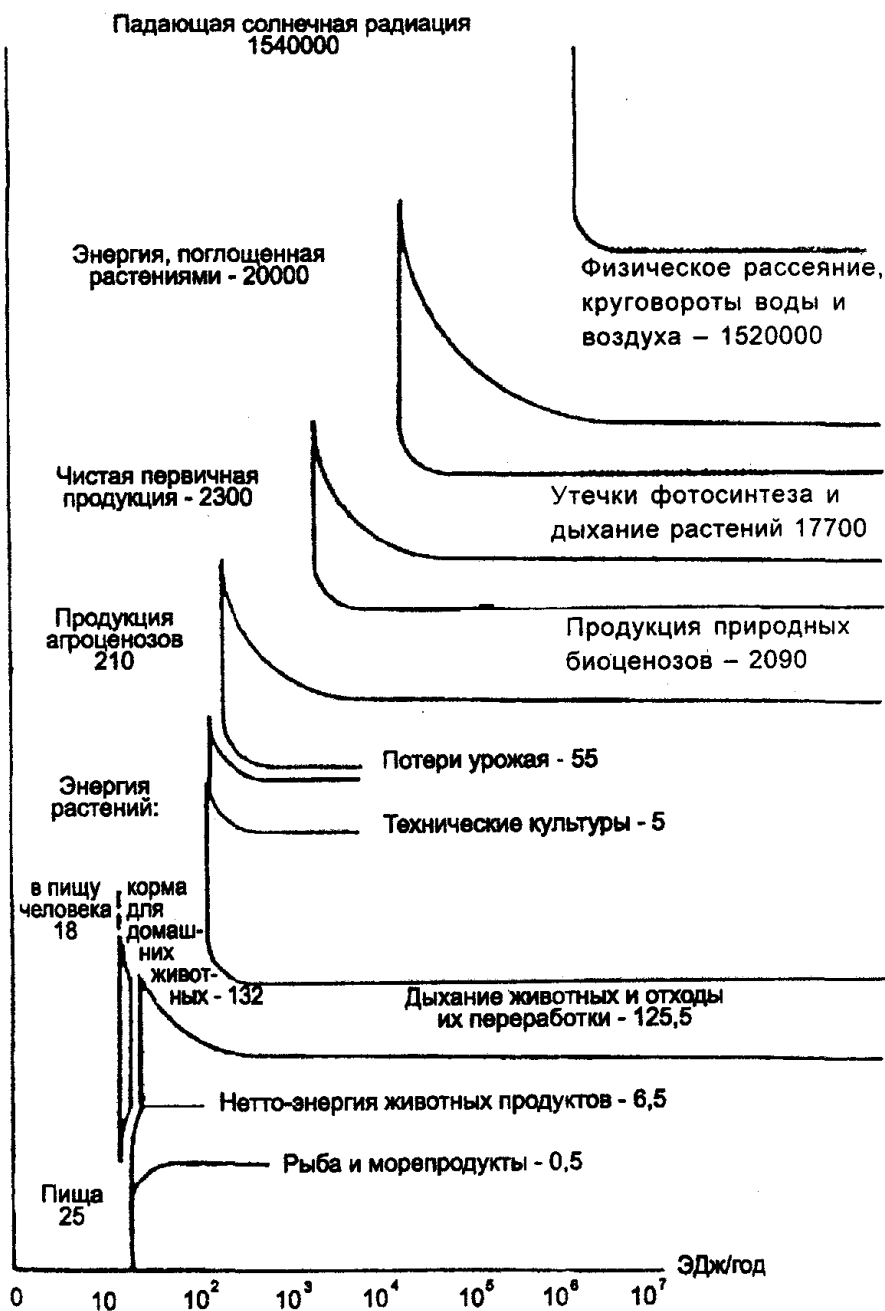


Рис. 12.6. Поток солнечной энергии на Земле и ее трансформации (по Т. А. Акимовой, В. В. Хаскину, 1994)

Примечание: энергия выражена в ЭДж/год. 1 ЭДж = 10^{18} Дж; горизонтальное сечение потока энергии — логарифмическое. На каждом из этапов трансформации большая часть энергии теряется

Большая часть солнечной энергии, достигающей поверхности планеты, превращается непосредственно в тепло, нагревая воду или почву, от которых в свою очередь нагревается воздух. Это тепло служит движущей силой круговорота воды, воздушных потоков и океанических течений, определяющих погоду, постепенно отдается в космическое пространство, где и теряется.

Для определения места экосистем в этом природном потоке энергии важно представлять, что как бы протяженны и сложны они ни были, ими используется лишь небольшая его часть. Отсюда следует один из основных принципов функционирования экосистем: *они существуют за счет не загрязняющей среду и практически вечной солнечной энергии, количество которой относительно постоянно и избыточно.* Дадим более детально каждую из перечисленных характеристик солнечной энергии.

1. *Избыток.* Растения используют около 0,5% ее количества, достигающего Земли. Если бы люди существовали только за счет солнечной энергии, то они бы использовали еще меньшую ее часть. Следовательно, ее поступающего на землю количества достаточно для удовлетворения потребностей человечества, а так как солнечная энергия в конце концов превращается в тепло, то увеличение ее использования не должно оказывать влияния на динамику биосферы.

2. *Чистота.* Солнечная энергия — «чистая», хотя ядерные реакции, идущие в недрах Солнца и служащие источником ею энергии, и сопровождаются радиоактивным загрязнением, все оно остается в 150 млн км от Земли. В этом ее отличие от энергии, получаемой путем сжигания ископаемого топлива или на атомных электростанциях.

3. *Постоянство.* Солнечная энергия всегда будет доступна в одинаковом, безграничном количестве.

4. *Вечность* Ученые считают, что Солнце через несколько миллиардов лет погаснет. Однако для нас это не имеет практического значения, так как люди, по современным данным, существуют только около 3 млн лет. Это всего 0,3% миллиарда. Отсюда, если даже через 1 млрд лет жизнь на Земле станет невозможной, у человечества в запасе еще 99,7% этого срока, или каждые 100 лет он будет уменьшаться всего на 0,00001 %.

12.6. Круговороты веществ

Солнечная энергия на Земле вызывает два круговорота веществ: большой, или геологический, наиболее ярко проявляющийся в круговороте воды и циркуляции атмосферы, и малый, биологический (биотический), развивающийся на основе большого и состоящий в непрерывном, циклическом, но неравномерном во времени и пространстве, и сопровождающийся более или менее значительными потерями закономерного перераспределения вещества, энергии и информации в пределах экологических систем различного уровня организации (рис. 12.7).

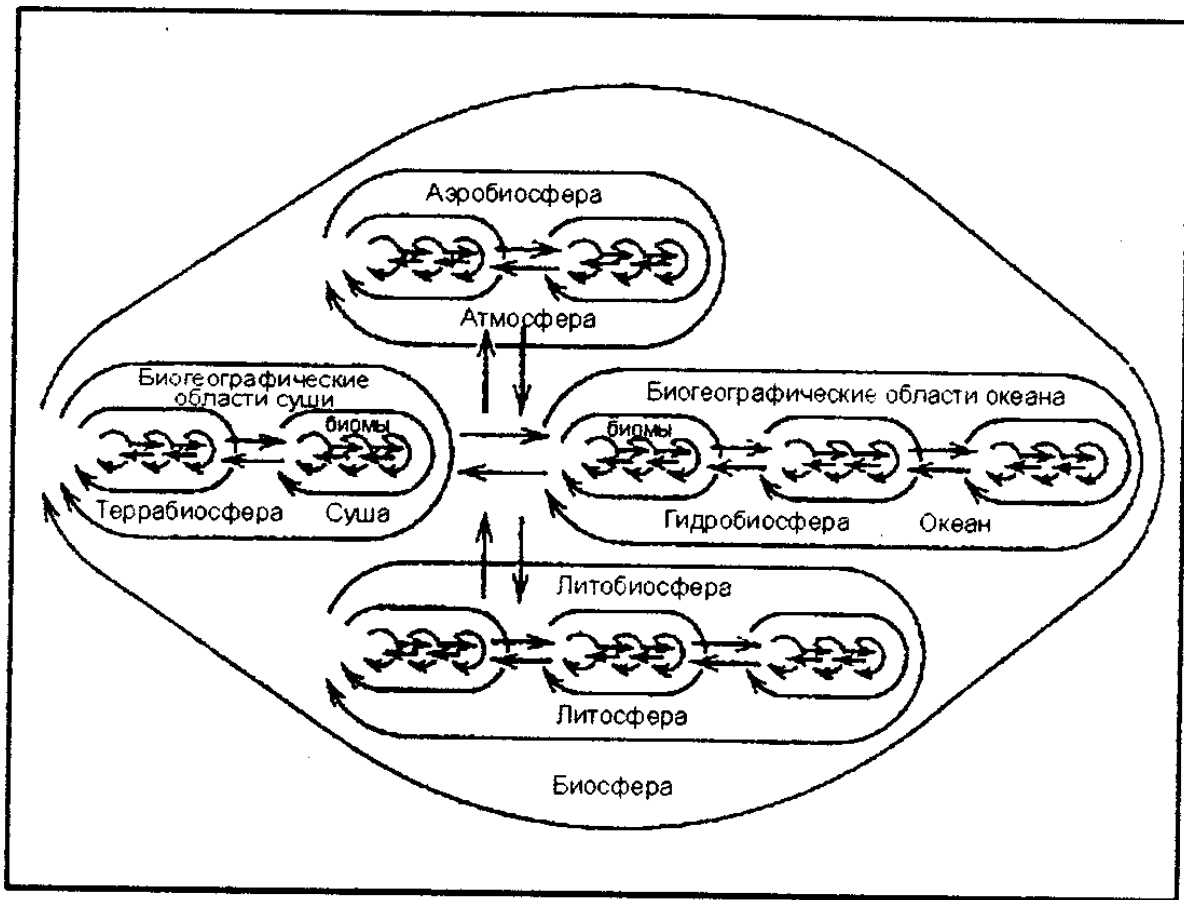


Рис. 12.7. Принципиальная схема биологического (биотического) круговорота (по К. Ф. Реймерсу, 1990)

Оба круговорота взаимно связаны и представляют как бы единый процесс. Подсчитано, что весь кислород, содержащийся в атмосфере, оборачивается через организмы (связывается при дыхании и высвобождается при фотосинтезе) за 2000 лет, углекислота атмосферы совершает круговорот в обратном направлении за 300 лет, а все воды на Земле разлагаются и восстанавливаются путем фотосинтеза и дыхания за 2 000 000 лет (рис. 12.8).

Взаимодействие абиотических факторов и живых организмов экосистемы сопровождается непрерывным круговоротом вещества между биотопом и биоценозом в виде чередующихся то органических, то минеральных соединений. Обмен химических элементов между живыми организмами и неорганической средой, различные стадии которого происходят внутри экосистемы, называют *биогеохимическим круговоротом*, или *биогеохимическим циклом*.

Существование подобных круговоротов создает возможность для саморегуляции (гомеостаза) системы, что придает экосистеме устойчивость: удивительное постоянство процентного содержания различных элементов. Здесь действует принцип функционирования экосистем: *получение ресурсов и избавление от отходов происходят в рамках круговорота всех элементов*.

Рассмотрим более подробно основные биохимические круговороты.

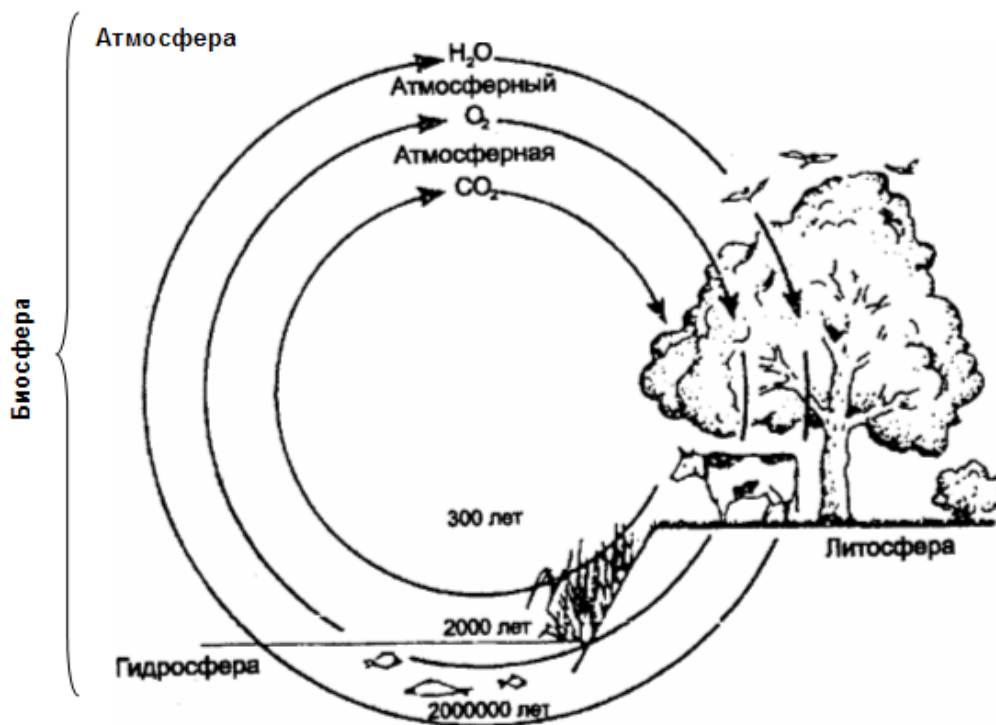


Рис. 12.8. Круговороты воды, кислорода и углекислого газа (по П. Клауду и А. Джибору, 1972)

Круговорот воды. Самый значительный по переносимым массам и по затратам энергии круговорот на Земле — это планетарный гидрологический цикл — круговорот воды (рис. 12.9).

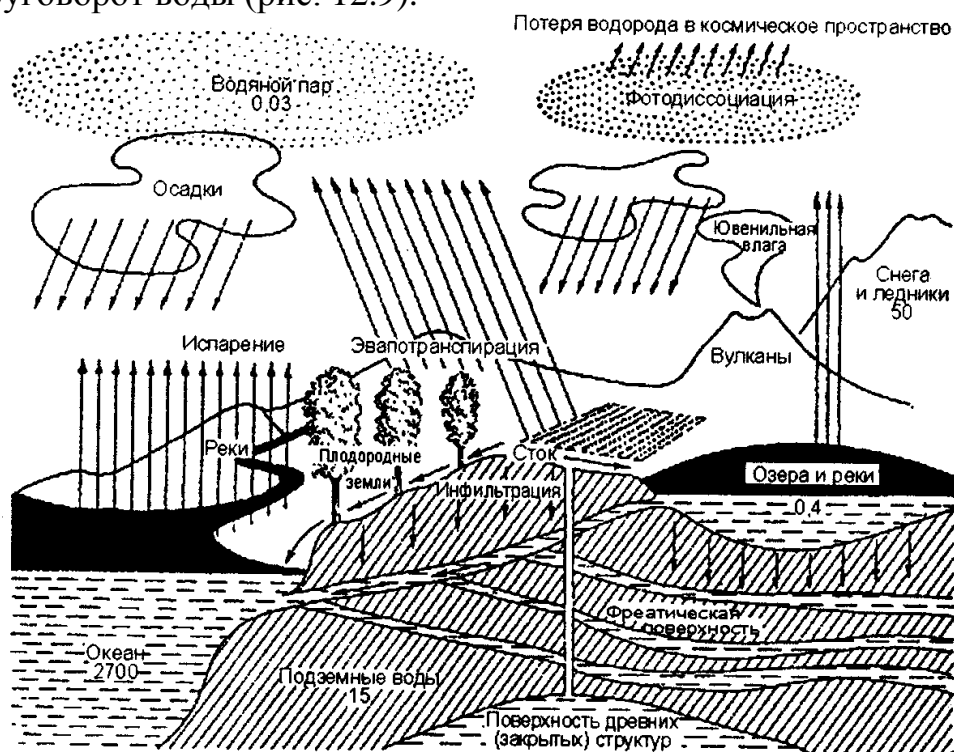


Рис. 12.9. Общая схема круговорота воды (по Ф. Рамаду, 1981)

Примечание: цифры — толщина слоя в метрах

Каждую секунду в него вовлекается 16,5 млн м³ воды и тратится на это более 40 млрд МВт солнечной энергии (Т. А. Акимова, В.В. Хас-кин, 1994). Но данный круговорот — это не только перенос водных масс. Это фазовые превращения, образование растворов и взвесей, выпадение осадков, кристаллизация, процессы фотосинтеза, а также разнообразные химические реакции. В этой среде возникла и продолжается жизнь. Вода — основной элемент, необходимый для жизни. Количественно это самая распространенная неорганическая составляющая живой материи. У человека вода составляет 63% массы тела, грибов — 80%, растений — 80—90%, а у некоторых медуз — 98%.

Вода, как мы увидим несколько позднее, участвующая в биологическом круговороте и служащая источником водорода и кислорода, составляет лишь небольшую часть своего общего объема.

В жидком, твердом и парообразном состояниях вода присутствует во всех трех главных составных частях биосферы: атмосфере, гидросфере, литосфере. Все воды объединяются общим понятием «гидросферы». Составные части гидросферы связаны между собой постоянным обменом и взаимодействием. Вода, непрерывно переходя из одного состояния в другое, совершает малый и большой круговороты. Испарение воды с поверхности океана, конденсация водяного пара в атмосфере и выпадение осадков на поверхность океана образует *малый круговорот*. Когда водяной пар переносится воздушными течениями на сушу, круговорот становится значительно сложнее. При этом часть осадков испаряется и поступает обратно в атмосферу, другая — питает реки и водоемы, но в итоге вновь возвращается в океан речным и подземным стоками, завершая тем самым *большой круговорот*.

Над океанами выпадает 7/9 общего количества осадков, а над континентами 2/9. Замкнутая, бессточная часть суши в 3,5 раза беднее осадками, чем периферийная часть суши. Вода, выпавшая на сушу, в процессе фильтрации через почву обогащается минеральными и органическими веществами, образуя подземные воды. Вместе с поверхностными стоками она поступает в реки, а затем в океаны. Поступление воды в Мировой океан (осадки, приток речных вод) и испарение с его поверхности составляет 1260 мм в год.

Несмотря на относительно малую толщину слоя водяного пара в атмосфере (0,03 м), именно атмосферная влага играет основную роль в циркуляции воды и ее биогеохимическом круговороте. В целом для всего земного шара существует один источник притока воды — атмосферные осадки и один источник расхода — испарение, составляющее 1030 мм в год. В жизнедеятельности растений огромная роль воды принадлежит осуществлению процессов фотосинтеза (важнейшее звено биологического круговорота) и транспирации. Подсчитано, что 1 га елового леса на влажной почве за год транспирирует около 4000 м³ воды, что эквивалентно 378 мм осадков. Суммарное испарение, или масса воды, испаряемой древесной или травянистой растительностью, испарившейся с поверхности почвы, играет важную роль в круговороте воды на континентах. Грунтовые воды, проникая сквозь ткани

растений в процессе транспирации, приносят минеральные соли, необходимые для жизнедеятельности самих растений.

Данные по круговороту воды на земном шаре позволяют вычислить активность водообмена в различных частях гидросферы (табл. 12.2).

Таблица 12.2

Активность водообмена в гидросфере (по М. И. Львовичу, 1986)

Часть гидросферы	Объем (с округлением), тыс. км ³	Активность водообмена, число лет
Океан	1370000	3000
Подземные воды	60000	5000
В т. ч. зоны активного водообмена	4000	300
Полярные ледники	24000	8000
Поверхностные воды суши	280	7
Реки	1,2	0,03
Почвенная влага	80	1
Пары атмосферы	14	0,027
Вся гидросфера	1454000	2800

Наиболее замедленной частью круговорота воды является деятельность полярных ледников. Круговорот здесь совершается за 8,0 тыс. лет, что отражает медленное движение и процесс таяния ледниковых масс. Подземные воды обновляются за 5,0 тыс. лет, воды океанов — за 3,0 тыс. лет, атмосферные воды — за 10 суток. Наибольшей активностью обмена, после атмосферной влаги, отличаются речные воды, которые сменяются в среднем каждые 11 суток. Чрезвычайно быстрая возобновляемость основных источников пресных вод и опреснение вод в процессе круговорота являются отражением глобального процесса динамики вод на земном шаре. Происходящий в природе круговорот самоочищающейся воды — вечное движение, обеспечивающее жизнь на Земле.

Пресной воды на Земле очень мало. Вместе с зоной активного водоснабжения подземными водами это лишь 300 млн км³, причем 97% находится в ледниках Антарктиды, Гренландии, в полярных зонах и горах. Однако естественный круговорот воды гарантирует, что без воды Земля не останется.

Биотический (биологический) круговорот. Под биотическим (биологическим) круговоротом понимается циркуляция веществ между почвой, растениями, животными и микроорганизмами (рис. 12.10). По определению Н. П. Ремезова, Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич, биотический (биологический) круговорот — это поступление химических элементов из почвы, воды и атмосферы в живые организмы, превращение в них поступающих элементов в новые сложные соединения и возвращение их обратно в процессе жизнедеятельности с ежегодным опадом части органического вещества или с полностью отмершими организмами, входящими в состав экосистемы (Н. Ф. Реймерс, 1990).

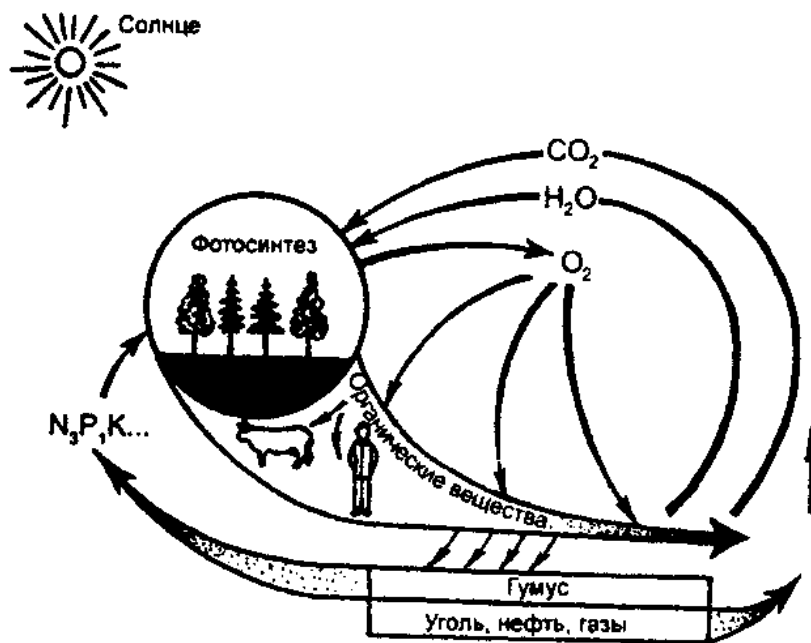


Рис. 12.10. Биотический (биологический) круговорот веществ в экосистеме (по А. И. Воронцову, Н. З. Харитоновой, 1979)

Сейчас же мы представим биотический круговорот в циклической форме (рис. 12.11).

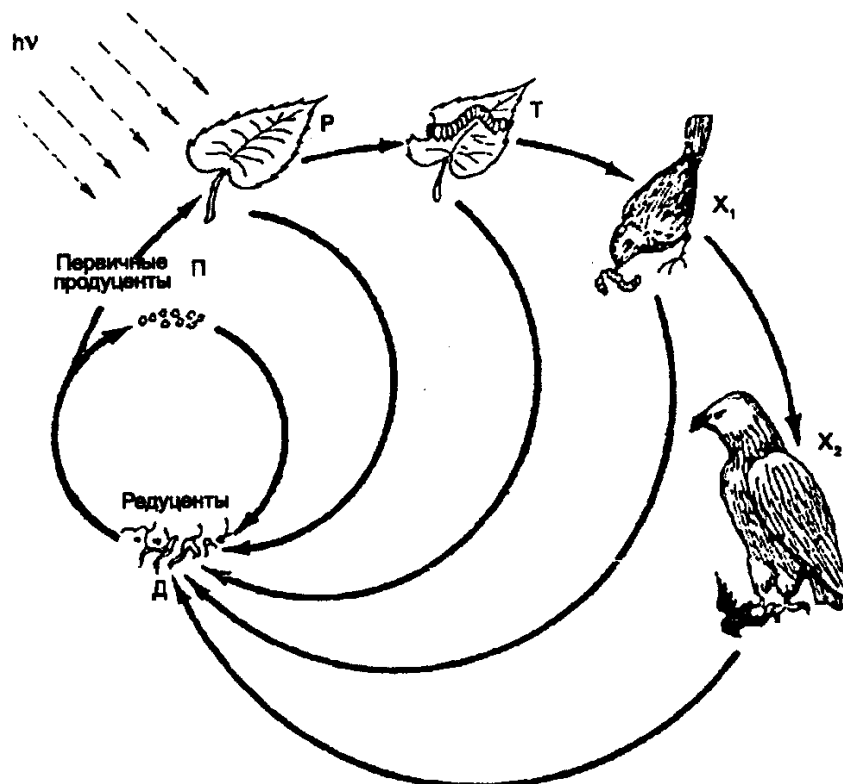


Рис. 12.11. Структурные циклы биотического круговорота (по Т. А. Акимовой, В. В. Хаскину, 1994)

Пояснения: внутреннее малое кольцо — первичный биотический круговорот с участием примитивных продуцентов (П) и редуцентов-деструкторов (Д); Р — растения; Т — первичные консументы (растительноядные животные); X₁ и X₂ — вторичные и третичные консументы (хищники). Все циклы замыкаются редуцентами

Первичный биотический круговорот по Т.А. Акимовой, В.В. Хаскину (1994) состоял из примитивных одноклеточных продуцентов (П) и редуцентов-деструкторов (Д). Микроорганизмы способны быстро размножаться и приспосабливаться к разным условиям, например, использовать в своем питании всевозможные субстраты — источники углерода. Высшие организмы такими способностями не обладают. В целостных экосистемах они могут существовать в виде надстройки на фундаменте микроорганизмов.

Вначале развиваются многоклеточные растения (Р) — высшие продуценты. Вместе с одноклеточными они создают в процессе фотосинтеза органическое вещество, используя энергию солнечного излучения. В дальнейшем подключаются первичные консументы — растительноядные животные (Т), а затем и плотоядные консументы. Нами был рассмотрен биотический круговорот суши. Это в полной мере относится и к биотическому круговороту водных экосистем, например океана.

Все организмы занимают определенное место в биотическом круговороте и выполняют свои функции по трансформации достигающих их ветвей потока энергии и по передаче биомассы. Всех объединяет, обезличивает их вещества и замыкает общий круг система одноклеточных редуцентов (деструкторов). В абиотическую среду биосферы они возвращают все элементы, необходимые для новых и новых оборотов.

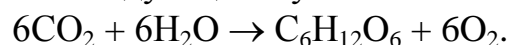
Следует подчеркнуть наиболее важные особенности биотического круговорота.

Фотосинтез относится к мощному естественному процессу, вовлекающему ежегодно в круговорот огромные массы вещества биосферы и определяющему ее высокий кислородный потенциал. Он выступает регулятором основных геохимических процессов в биосфере и фактором, определяющим наличие свободной энергии верхних оболочек земного шара. Фотосинтез представляет собой химическую реакцию, которая протекает, как известно, за счет солнечной энергии при участии хлорофилла зеленых растений:



За счет углекислоты и воды синтезируется органическое вещество и выделяется свободный кислород. Прямыми продуктами фотосинтеза являются различные органические соединения, а в целом процесс фотосинтеза носит довольно сложный характер.

Глюкоза является простейшим продуктом фотосинтеза, образование которой совершается следующим путем:



Помимо фотосинтеза с участием кислорода (так называемый кислородный фотосинтез) следует остановиться и на бескислородном фотосинтезе, или хемосинтезе (рис. 12.12).

К хемосинтезирующим организмам относятся нитрификаторы, карбоксидобактерии, серобактерии, тионовые железобактерии, водородные бактерии. Они называются так по субстратам окисления, которыми могут быть

NH_3 , NO_2 , CO , H_2S , S , Fe^{2+} , H_2 . Некоторые виды — облигатные хемолитоавтотрофы, другие — факультативные. К последним относятся карбоксидобактерии и водородные бактерии. Хемосинтез характерен для глубоководных гидротермальных источников.

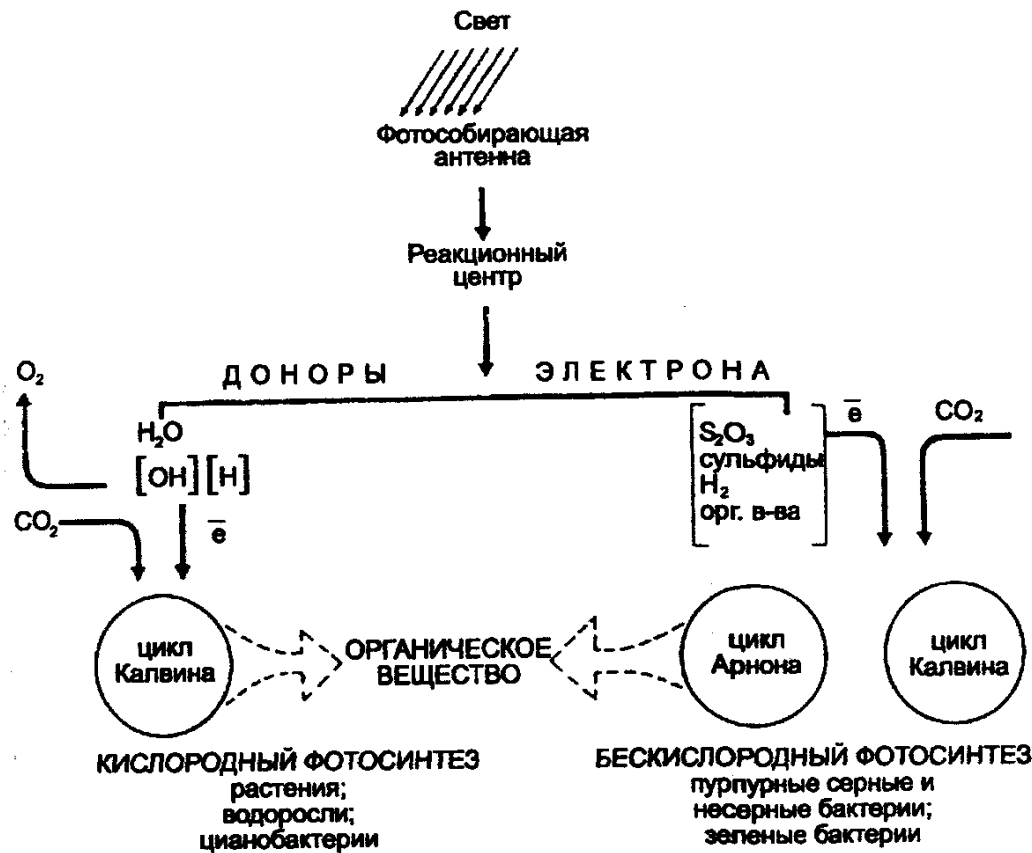
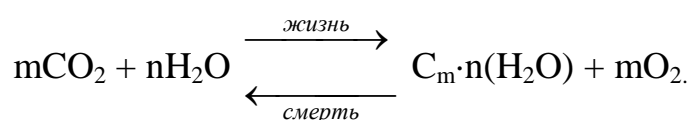


Рис. 12.12. Схема фотосинтеза у растений, водорослей и бактерий

Фотосинтез происходит за немногим исключением на всей поверхности Земли, создает огромный геохимический эффект и может быть выражен как количество всей массы углерода, вовлекаемой ежегодно в построение органического — живого вещества всей биосферы. В общий круговорот материи, связанной с построением путем фотосинтеза органического вещества, вовлекаются и такие химические элементы, как N, P, S, а также металлы — K, Ca, Mg, Na, Al.

При гибели организма происходит обратный процесс — разложение органического вещества путем окисления, гниения и т. д. с образованием конечных продуктов разложения. Следовательно, общую реакцию фотосинтеза можно выразить в глобальном масштабе следующим образом:



В биосфере Земли этот процесс приводит к тому, что *количество биомассы живого вещества приобретает тенденцию к определенному постоянству*. Биомасса экосферы ($2 \cdot 10^{12}$ т) на семь порядков меньше массы земной коры ($2 \cdot 10^{19}$ т). Растения Земли ежегодно продуцируют органическое вещество, равное $1,6 \cdot 10^{11}$ т, или 8% биомассы экосферы. Деструкторы, составляющие менее 1% суммарной биомассы организмов планеты, перерабатывают массу органического вещества, в 10 раз превосходящую их собственную биомассу. В среднем период обновления биомассы равен 12,5 годам. Допустим, что масса живого вещества и продуктивность биосферы были такими же от кембрия до современности (530 млн лет), то суммарное количество органического вещества, которое прошло через глобальный биотический круговорот и было использовано жизнью на планете, составит $2 \cdot 10^{12} \cdot 5,3 \cdot 10^8 / 12,5 = 8,5 \cdot 10^{19}$ т, что в 4 раза больше массы земной коры. По поводу данных расчетов Н. С. Печуркин (1988) писал: «Мы можем утверждать, что атомы, составляющие наши тела, побывали в древних бактериях, и в динозаврах, и в мамонтах».

Закон биогенной миграции атомов В. И. Вернадского гласит: «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».

В. И. Вернадский в 1928—1930 гг. в своих глубоких обобщениях относительно процессов в биосфере дал представление о пяти основных биогеохимических функциях живого вещества.

Первая функция — газовая. Большинство газов верхних горизонтов планеты порождено жизнью. Подземные горючие газы являются продуктами разложения органических веществ растительного происхождения, захороненных ранее в осадочных толщах. Наиболее распространенный — это болотный газ — метан (CH_4).

Вторая функция — концентрационная. Организмы накапливают в своих телах многие химические элементы. Среди них на первом месте стоит углерод. Содержание углерода в углях по степени концентрации в тысячи раз больше, чем в среднем для земной коры. Нефть — концентратор углерода и водорода, так как имеет биогенное происхождение. Среди металлов по концентрации первое место занимает кальций. Целые горные хребты сложены остатками животных с известковым скелетом. Концентраторами кремния являются диатомовые водоросли, радиолярии и некоторые губки, йода — водоросли ламинарии, железа и марганца — особые бактерии. Позвоночными животными накапливается фосфор, сосредотачиваясь в их костях.

Третья функция — окислительно-восстановительная. В истории многих химических элементов с переменной валентностью она играет важную роль. Организмы, обитающие в разных водоемах, в процессе своей

жизнедеятельности и после гибели регулируют кислородный режим и тем самым создают условия, благоприятные для растворения или же осаждения ряда металлов с переменной валентностью (V, Mn, Fe).

Четвертая функция — биохимическая. Она связана с ростом, размножением и перемещением живых организмов в пространстве. Размножение приводит к быстрому распространению живых организмов, «расползанию» живого вещества в разные географические области.

Пятая функция — это биогеохимическая деятельность человечества, охватывающая все возрастающее количество вещества земной коры для нужд промышленности, транспорта, сельского хозяйства. Данная функция занимает особое место в истории земного шара и заслуживает внимательного отношения и изучения. Таким образом, все живое население нашей планеты — живое вещество — находится в постоянном круговороте биофильных химических элементов. Биологический круговорот веществ в биосфере связан с большим геологическим круговоротом (рис. 12.13).

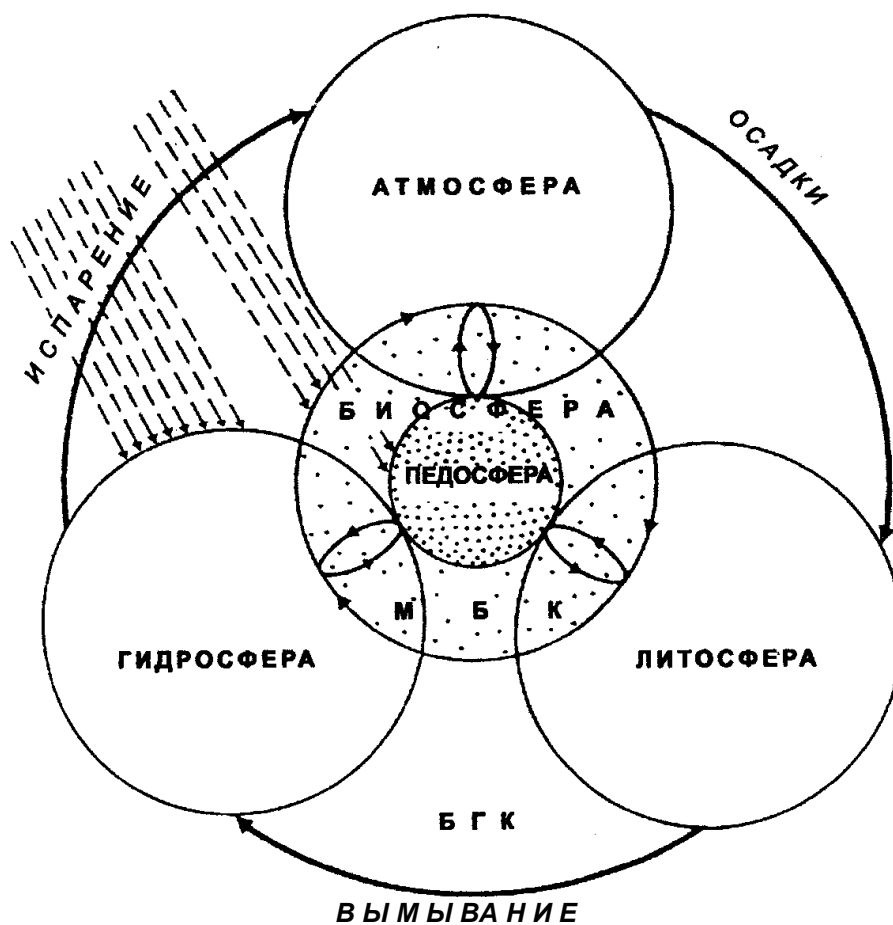


Рис. 12.13. Взаимосвязь малого биологического круговорота веществ в биосфере с большим геологическим круговоротом

Поскольку речь идет о колоссальном числе индивидуальных участников этих процессов, которые не сопряжены жесткими функциональными связями, то пригнанность компонентов биотического круговорота — явление

совершенно исключительное. Круговорот полностью замкнут (Т.А. Акимова, В.В. Хаскин, 1994), когда существует точное равенство сумм прямых и обратных расходов: $\sum q_{12} = \sum q_{21}$. Если же в каком-то из процессов наблюдаются прирост или утечка («дефект замкнутости») Δq , то *замкнутость круговорота* выражается так:

$$\delta_q = (g - \Delta g) / q \quad (12.1)$$

Величина *разомкнутости* круговорота:

$$\beta_q = 1 - \delta = \Delta q / q \quad (12.2)$$

Эти величины можно выразить и иначе, сопоставляя продолжительность поддержания равенства расходов T со временем исчерпания резервуара ΔT при полной остановке процесса наполнения:

$$\delta_T = (T - \Delta T) / T. \quad (12.3)$$

Соответственно:

$$\beta_T = 1 - \delta_T = \Delta T / T \quad (12.4)$$

Несомненно, высокий уровень системной организации и регуляции мог быть выработан и отшлифован миллиардолетней эволюцией.

Биологический круговорот различается в разных природных зонах и классифицируется по комплексу показателей: биомассе растений, опаду, подстилке, количеству закрепленных в биомассе элементов и т. д. (табл. 12.3.)

Таблица 12.3

Показатели биологического круговорота в разных природных зонах (по Родину и Базилевич, 1965)

Показатели	Тундра		Лесная зона		Степи		Пустыни	
	арктическая	кустарничковая	ельники	дубравы	луговые	сухие	полукустарничковые	эфемеро-вополукустарничковые
Биомасса, ц/га	50	280	3000	4000	250	100	4	125
Доля подземных органов, %	70-	-83	22-	-24	68-	-85	3	до 95
Опад, зеленые части, ц/га	2,6	9	30	40	80	15	до 95	18
Подстилка, войлок, ц/га	35	35	300	150	120	15	1	—
Подстильно-опадочный коэффициент (ПОК)	14	9	1	4	1	1	—	—
		2	0		,5			

Общая биомасса наиболее высока в лесной зоне, а доля подземных органов в лесах наименьшая. Это подтверждает индекс интенсивности биологического круговорота — величина отношения массы подстилки к той части опада, которая ее формирует (табл. 12.4).

Таблица 12.4

Индекс интенсивности биологического круговорота

Тип экосистемы	Индекс скорости круговорота
Заболоченные леса	>50
Кустарничковые тундры	20—50
Темнохвойные леса	10—17
Широколиственные леса	3—4
Саванны	$He > 0,2$
Влажные тропические леса	$He > 0,1$

Круговорот углерода. Из всех биогеохимических циклов круговорот углерода, без сомнения, самый интенсивный. С высокой скоростью углерод циркулирует между различными неорганическими средствами и через посредство пищевых сетей внутри сообществ живых организмов (рис. 12.14).

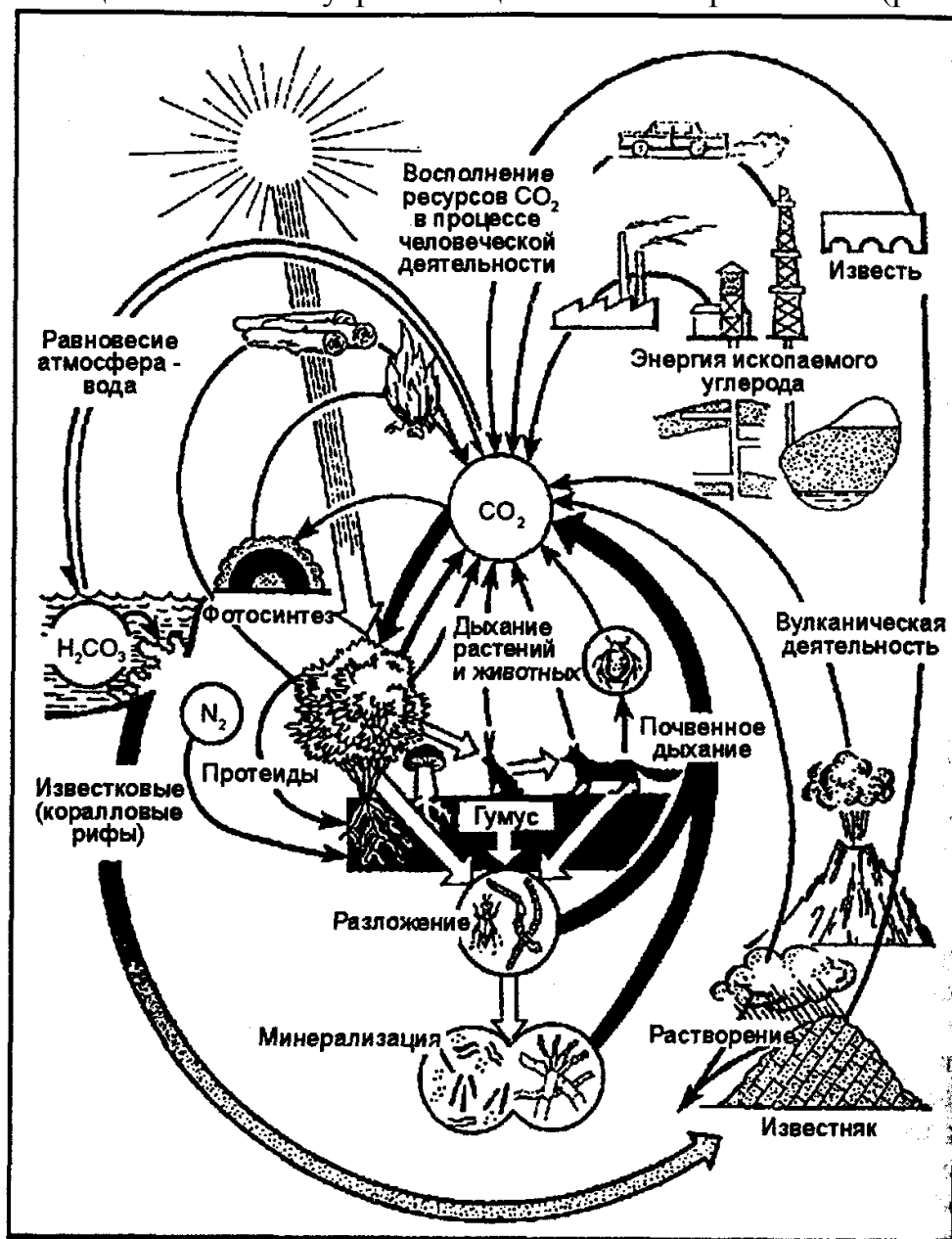


Рис. 12.14. Круговорот углерода (по И. П. Герасимову, 1980)
 В круговороте углерода определенную роль играют CO и CO_2 . Часто в

биосфере Земли углерод представлен наиболее подвижной формой CO_2 . Источником первичной углекислоты биосферы является вулканическая деятельность, связанная вековой дегазацией мантии и нижних горизонтов земной коры.

Миграция CO_2 в биосфере протекает двумя путями.

Первый путь заключается в поглощении его в процессе фотосинтеза с образованием глюкозы и других органических веществ, из которых построены все растительные ткани. В дальнейшем они переносятся по пищевым цепям и образуют ткани всех остальных живых существ экосистемы. Следует заметить, что вероятность отдельно взятого углерода «побывать» в течение одного цикла в составе многих организмов мала, потому что при каждом переходе с одного трофического уровня на другой велика возможность, что содержащая его органическая молекула будет расщеплена в процессе клеточного дыхания для получения энергии. Атомы углерода при этом вновь поступают в окружающую среду в составе углекислого газа, таким образом завершив один цикл и приготовившись начать следующий. В пределах суши, где имеется растительность, углекислый газ атмосферы в процессе фотосинтеза поглощается в дневное время. В ночное время часть его выделяется растениями во внешнюю среду. С гибелью растений и животных на поверхности происходит окисление органических веществ с образованием CO_2 .

Атомы углерода возвращаются в атмосферу и при сжигании органического вещества. Важная и интересная особенность круговорота углерода состоит в том, что в далекие геологические эпохи, сотни миллионов лет назад, значительная часть органического вещества, созданного в процессах фотосинтеза, не использовалась ни консументами, ни редуцентами, а накапливалась в литосфере в виде *ископаемого топлива*; нефти, угля, горючих сланцев, торфа и др. Это ископаемое топливо добывается в огромных количествах для обеспечения энергетических потребностей нашего индустриального общества. Сжигая его, мы в определенном смысле завершаем круговорот углерода.

По второму пути миграция углерода осуществляется созданием карбонатной системы в различных водоемах, где CO_2 переходит в H_2CO_3 , HCO_3^- , CO_3^{2-} . С помощью растворенного в воде кальция (или магния) происходит осаждение карбонатов (CaCO_3) биогенным и абиогенным путями. Образуются мощные толщи известняков. По А. Б. Ронову, отношение захороненного углерода в продуктах фотосинтеза к углероду в карбонатных породах составляет 1:4. Существует наряду с большим круговоротом углерода и ряд малых его круговоротов на поверхности суши и в океане.

В целом же без антропогенного вмешательства содержание углерода в биогеохимических резервуарах: биосфере (биомасса+почва и детрит), осадочных породах, атмосфере и гидросфере, — сохраняется с высокой степенью постоянства. По Т.А. Акимовой, В.В. Хаскину (1994), постоянный обмен углеродом, с одной стороны, между биосферой, а с другой — между атмосферой и гидросферой, обусловлен газовой функцией живого вещества —

процессами фотосинтеза, дыхания и деструкции, и составляет около $6 \cdot 10^{10}$ т/год. Существует поступление углерода в атмосферу и гидросферу и при вулканической деятельности в среднем $4,5 \cdot 10^6$ т/год. Общая масса углерода в ископаемом топливе (нефть, газ, уголь и др.) оценивается в $3,2 \cdot 10^{15}$ т, что соответствует средней скорости накопления 7 млн т/год. Это количество по сравнению с массой циркулирующего углерода незначительное и как бы выпадало из круговорота, терялось в нем. Отсюда степень разомкнутости (несовершенства) круговорота составляет 10^{-4} , или 0,01%, а соответственно степень замкнутости — 99,99%. Это означает, с одной стороны, что каждый атом углерода принимал участие в цикле десятки тысяч раз, прежде чем выпал из круговорота, оказался в недрах. А с другой стороны — потоки синтеза и распада органических веществ в биосфере с очень высокой точностью подогнаны друг к другу.

В. Г. Горшковым (1988) на основе расчетов делается важное заключение: «Потоки синтеза и разложение органических веществ совпадают с точностью 10^{-4} и скоррелированы с точностью 10^{-4} . Скоррелированность потоков синтеза и распада с указанной точностью доказывает наличие *биологической регуляции окружающей среды*, ибо случайная связь величин с такой точностью в течение миллионов лет невероятна».

В постоянном круговороте находится 0,2% мобильного запаса углерода. Углерод биомассы обновляется за 12, атмосферы — за восемь лет. Огромный контраст между краткостью данных периодов, постоянством и возрастом биосферы подтверждает высочайшую сбалансированность «мира углерода».

Круговорот кислорода. Кислород (O_2) играет важную роль в жизни большинства живых организмов на нашей планете. В количественном отношении это главная составляющая живой материи. 349

Например, если учитывать воду, которая содержится в тканях, то тело человека содержит 62,8% кислорода и 19,4% углерода. В целом в биосфере этот элемент по сравнению с углеродом и водородом является основным среди простых веществ. В пределах биосферы происходит быстрый обмен кислорода с живыми организмами или их остатками после гибели. Растения, как правило, производят свободный кислород, а животные являются его потребителями путем дыхания. Будучи самым распространенным и подвижным элементом на Земле, кислород не лимитирует существование и функции экосферы, хотя доступность кислорода для водных организмов может временно и ограничиться. Круговорот кислорода в биосфере необычайно сложен, так как с ним в реакцию вступает большое количество органических и неорганических веществ. В результате возникает множество эпициклов, происходящих между литосферой и атмосферой или между гидросферой и двумя этими средами. Круговорот кислорода в некотором отношении напоминает обратный круговорот углекислого газа. Движение одного происходит в направлении, противоположном движению другого (рис. 12.15).

Потребление атмосферного кислорода и его возмещение первичными продуцентами происходит сравнительно быстро. Так, для полного обновления

всего атмосферного кислорода требуется 2000 лет. В наше время фотосинтез и дыхание в природных условиях, без учета деятельности человека, с большой точностью уравнивают друг друга. В связи с этим накопления кислорода в атмосфере не происходит, и его содержание (20,946%) остается постоянным.

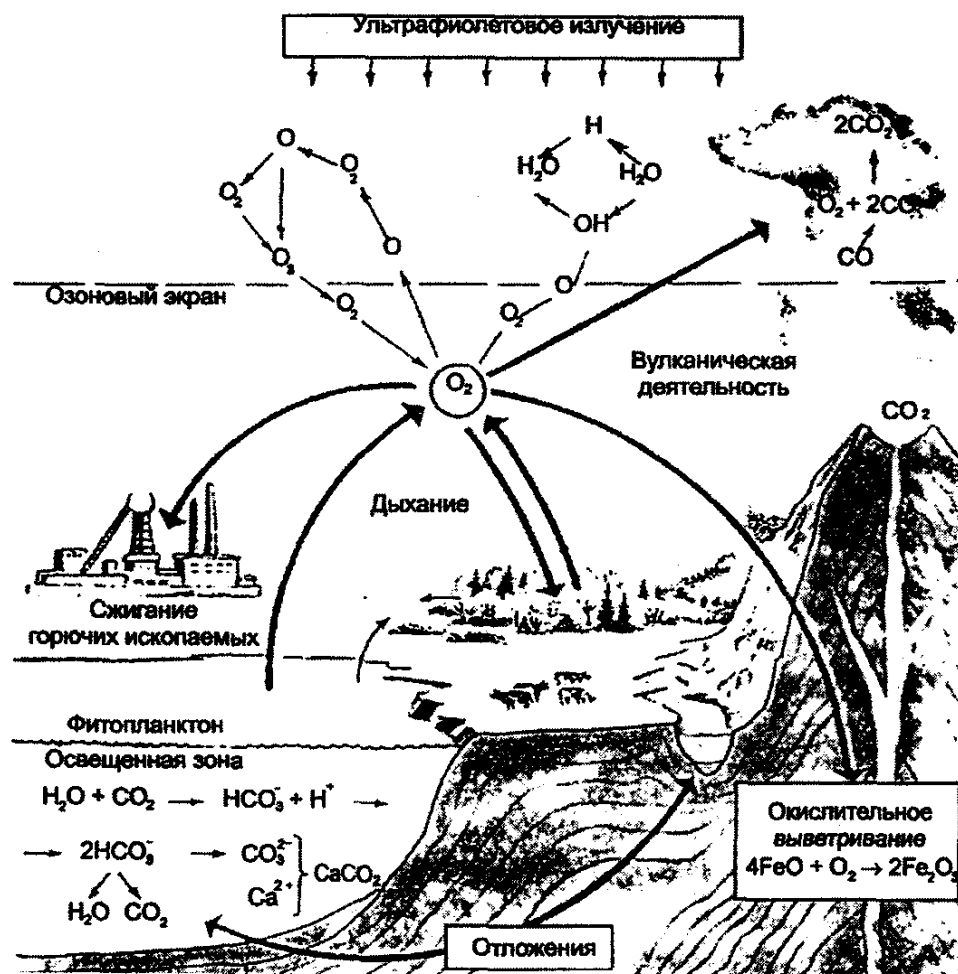
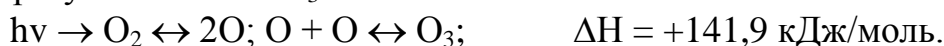


Рис. 12.15. Круговорот кислорода (по Е. А. Криксунову и др., 1995)

В верхних слоях атмосферы при действии ультрафиолетовой радиации на кислород образуется озон — O_3 :



Здесь $h\nu$ — квант света с длиной волны не более 225 нм.

На образование озона тратится около 5% поступающей к Земле солнечной энергии — около $8,6 \cdot 10^{15}$ Вт. Реакции легко обратимы. При распаде озона эта энергия выделяется, за счет чего в верхних слоях атмосферы поддерживается высокая температура. Средняя концентрация озона в атмосфере составляет около 10^{-6} об. %; максимальная концентрация O_3 — до $4 \cdot 10^{-6}$ об. % достигается на высотах 20—25 км (Т.А. Акимова, В.В. Хаскин (1998).

Озон служит своеобразным УФ-фильтром: задерживает значительную часть жестких ультрафиолетовых лучей. Вероятно, образование озонового слоя

было одним из условий выхода жизни из океана и заселения суши.

Большая часть кислорода, вырабатываемого в течение геологических эпох, не оставалась в атмосфере, а фиксировалась литосферой в виде карбонатов, сульфатов, окислов железа и т. п. Эта масса составляет $590 \cdot 10^{14}$ т против $39 \cdot 10^{14}$ т кислорода, который циркулирует в биосфере в виде газа или сульфатов, растворенных в континентальных и океанических водах.

Круговорот азота. Азот — незаменимый биогенный элемент, так как он входит в состав белков и нуклеиновых кислот. Круговорот азота один из самых сложных, поскольку включает как газовую, так и минеральную фазу, и одновременно самых идеальных круговоротов (рис. 12.16).

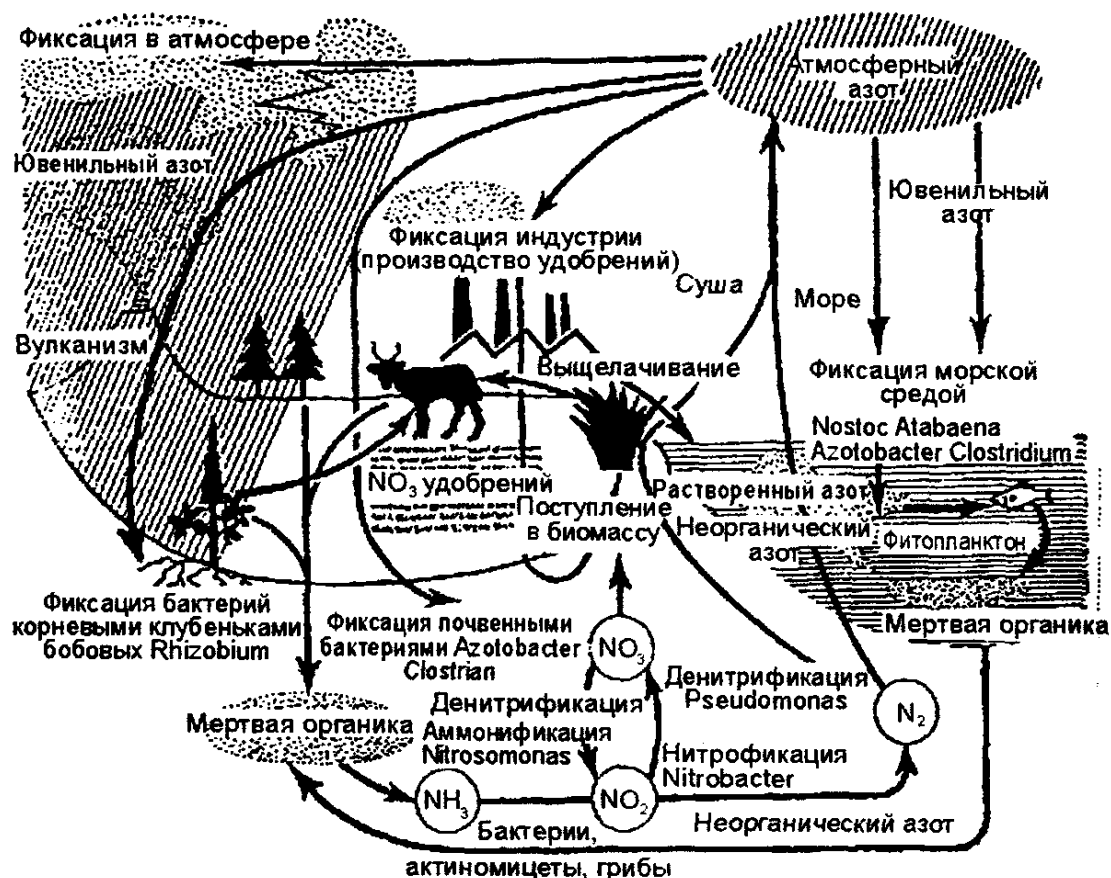


Рис. 12.16. Круговорот азота (по Ф. Рамаду, 1981)

Круговорот азота тесно связан с круговоротом углерода. Как правило, азот следует за углеродом, вместе с которым он участвует в образовании всех протеиновых веществ.

Атмосферный воздух, содержащий 78% азота, является неисчерпаемым резервуаром. Однако основная часть живых организмов не может непосредственно использовать этот азот. Он должен быть предварительно связан в виде химических соединений. Например, для усвоения азота растениями необходимо, чтобы он входил в состав ионов аммония (NH_4^+) или нитрата (NO_3^-).

Газообразный азот непрерывно поступает в атмосферу в результате работы денитрофицирующих бактерий, а бактерии-фиксаторы вместе с сине-

зелеными водорослями (цианофитами) постоянно поглощают его, преобразуя в нитраты.

Важную роль в превращении газообразного азота в аммонийную форму в ходе так называемой *азотофиксации* играют бактерии из рода *Rhizobium*, живущие в клубеньках на корнях бобовых растений. Растения обеспечивают бактерий местообитанием и пищей (сахара), получая взамен от них доступную форму азота. По пищевым цепям органический (входящий в состав органических молекул) азот передается от бобовых другим организмам экосистемы. В процессе клеточного дыхания белки и другие содержащие азот органические соединения расщепляются, азот выделяется в среду большей частью в аммонийной форме (NH_4^+). Некоторые бактерии способны переводить ее и в нитратную (NO_3^-) форму. Отметим, что обе эти формы азота усваиваются *любыми* растениями. Азот, таким образом, совершает круговорот как минеральный биоген. Однако такая минерализация обратима, так как почвенные бактерии постоянно превращают нитраты снова в газообразный азот.

В водной среде также существуют различные виды нитрофицирующих бактерий, но главная роль в фиксации атмосферного азота здесь принадлежит многочисленным видам способных к фотосинтезу сине-зеленых водорослей из родов *Anabaena*, *Nostoc*, *Frichodesmium* и др.

Круговорот азота четко прослеживается и на уровне деструкторов. Протеины и другие формы органического азота, содержащиеся в растениях и животных после их гибели, подвергаются воздействию гетеротрофных бактерий, актиномицетов, грибов (биоредуцирующих микроорганизмов), которые вырабатывают необходимую им энергию восстановлением этого органического азота, преобразуя его таким образом в аммиак.

В почвах происходит процесс *нитрификации*, состоящий из цепи реакций, где при участии микроорганизмов осуществляется окисление иона аммония (MH_4^+) до нитрита (NO_2^-) или нитрита до нитрата (NO_3^-). Восстановление нитритов и нитратов до газообразных соединений молекулярного азота (N_2) или окиси азота (N_2O) составляет сущность процесса *денитрификации*.

Образование нитратов неорганическим путем в небольших количествах постоянно происходит и в атмосфере: путем связывания атмосферного азота с кислородом в процессе электрических разрядов во время гроз, а затем выпадением с дождями на поверхность почвы.

Еще одним источником атмосферного азота являются вулканы, компенсирующие потери азота, выключенного из круговорота при седиментации или осаждении его на дно океанов.

В целом же среднее поступление нитратного азота абиотического происхождения при осаждении из атмосферы в почву не превышает 10 кг (год/га), свободные бактерии дают 25 кг (год/га), в то время как симбиоз *Rhizobium* с бобовыми растениями в среднем продуцирует 200 кг (год/га). Преобладающая часть связанного азота перерабатывается

денитрифицирующими бактериями в N и вновь возвращается в атмосферу. Лишь около 10% аммонифицированного и нитрифицированного азота поглощается из почвы высшими растениями и оказывается в распоряжении многоклеточных представителей биоценозов.

Круговорот фосфора. Круговорот фосфора в биосфере связан с процессами обмена веществ в растениях и животных. Этот важный и необходимый элемент протоплазмы, содержащийся в наземных растениях и водорослях 0,01—0,1%, животных от 0,1% до нескольких процентов, циркулирует, постепенно переходя из органических соединений в фосфаты, которые снова могут использоваться растениями (рис. 12.17).

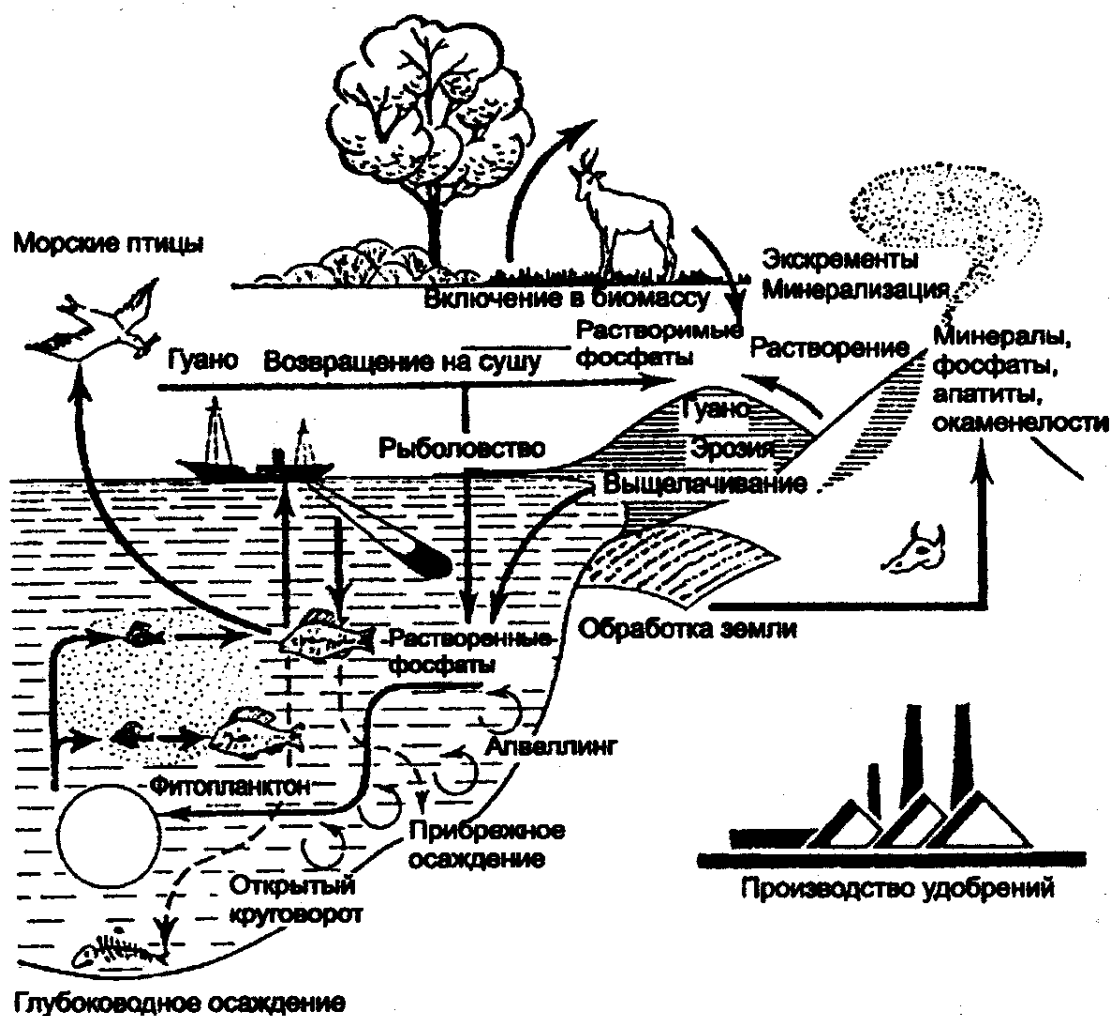


Рис. 12.17. Круговорот фосфора (по Ф. Рамаду, 1981)

Однако фосфор в отличие от других биофильных элементов в процессе миграции не образует газовой формы. Резервуаром фосфора является не атмосфера, как у азота, а минеральная часть литосферы. Основными источниками неорганического фосфора являются изверженные породы (апатиты) или осадочные породы (фосфориты). Из пород неорганический фосфор вовлекается в циркуляцию выщелачиванием и растворением в

континентальных водах. Попадая в экосистемы суши, почву, фосфор поглощается растениями из водного раствора в виде неорганического фосфат-иона (PO_4^{3-}) и включается в состав различных органических соединений, где он выступает в форме *органического фосфата*. По пищевым цепям фосфор переходит от растений к другим организмам экосистемы. Химически связанный фосфор попадает с остатками растений и животных в почву, где вновь подвергается воздействию микроорганизмов и превращается в минеральные ортофосфаты, а в дальнейшем происходит повторение цикла.

В водные экосистемы фосфор переносится текучими водами. Реки непрерывно обогащают фосфатами океаны. В соленых морских водах фосфор переходит в состав фитопланктона, служащего пищей другим организмам моря, в последующем накапливаясь в тканях морских животных, например рыб. Часть соединений фосфора мигрирует в пределах небольших глубин, потребляясь организмами, другая часть теряется на больших глубинах. Отмершие остатки организмов приводят к накоплению фосфора на разных глубинах. Отсюда следует, что фосфор, попадая в водоемы тем или иным путем, насыщает, а нередко и перенасыщает их экосистемы. Частичный возврат фосфатов на сушу связан с поднятием земной коры выше уровня моря. Определенное количество фосфора переносится на сушу морскими птицами, а также благодаря рыболовству. Птицы отлагают фосфор на отдельных островах в виде гуано.

При рассмотрении круговорота фосфора в масштабе биосферы за сравнительно короткий период можно отметить, что он полностью не замкнут. Механизм возвращения фосфора из океанов на сушу в естественных условиях совершенно не способен компенсировать потери этого элемента на седиментацию.

Круговорот серы. Существуют многочисленные газообразные соединения серы, такие, как сероводород H_2S и сернистый ангидрид SO_2 . Однако преобладающая часть круговорота этого элемента имеет осадочную природу и происходит в почве и воде.

Основной источник серы, доступный живым организмам, — сульфаты (SO_4). Доступ неорганической серы в экосистеме облегчает хорошая растворимость многих сульфатов в воде. Растения, поглощая сульфаты, восстанавливают их и вырабатывают серосодержащие аминокислоты (метионин, цистеин, цистин), играющие важную роль в выработке третичной структуры протеинов при формировании дисульфидных мостиков между различными зонами полипептидной цепи.

Подробная схема круговорота серы приведена на рис. 12.18.

Здесь хорошо просматриваются многие основные черты биогеохимического круговорота.

1. Обширный резервный фонд в почве и отложениях, меньший в атмосфере.

2. Ключевую роль в быстро обмениваемом фонде играют специализированные микроорганизмы, выполняющие определенные реакции

окисления или восстановления. Благодаря процессам окисления и восстановления происходит обмен серы между доступными сульфатами (SO_4) и сульфидами железа, находящимися глубоко в почве и осадках. Специализированные микроорганизмы выполняют реакции: $\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{S} \rightarrow \text{SO}_4$ — бесцветные, зеленые и пурпурные серобактерии; $\text{SO}_4 \rightarrow \text{H}_2\text{S}$ (анаэробное восстановление сульфата) — *Desulfovibrio*; $\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{SO}_4$ (аэробное окисление сульфида) — тиобациллы; органическая S в SO_4 и H_2S — аэробные и анаэробные гетеротрофные микроорганизмы соответственно. Первичная продукция обеспечивает включение сульфата в органическое вещество, а экскреция животными служит путем возвращения сульфата в круговорот.

3. Микробная регенерация из глубоководных отложений, приводящая к движению вверх газовой фазы H_2S .

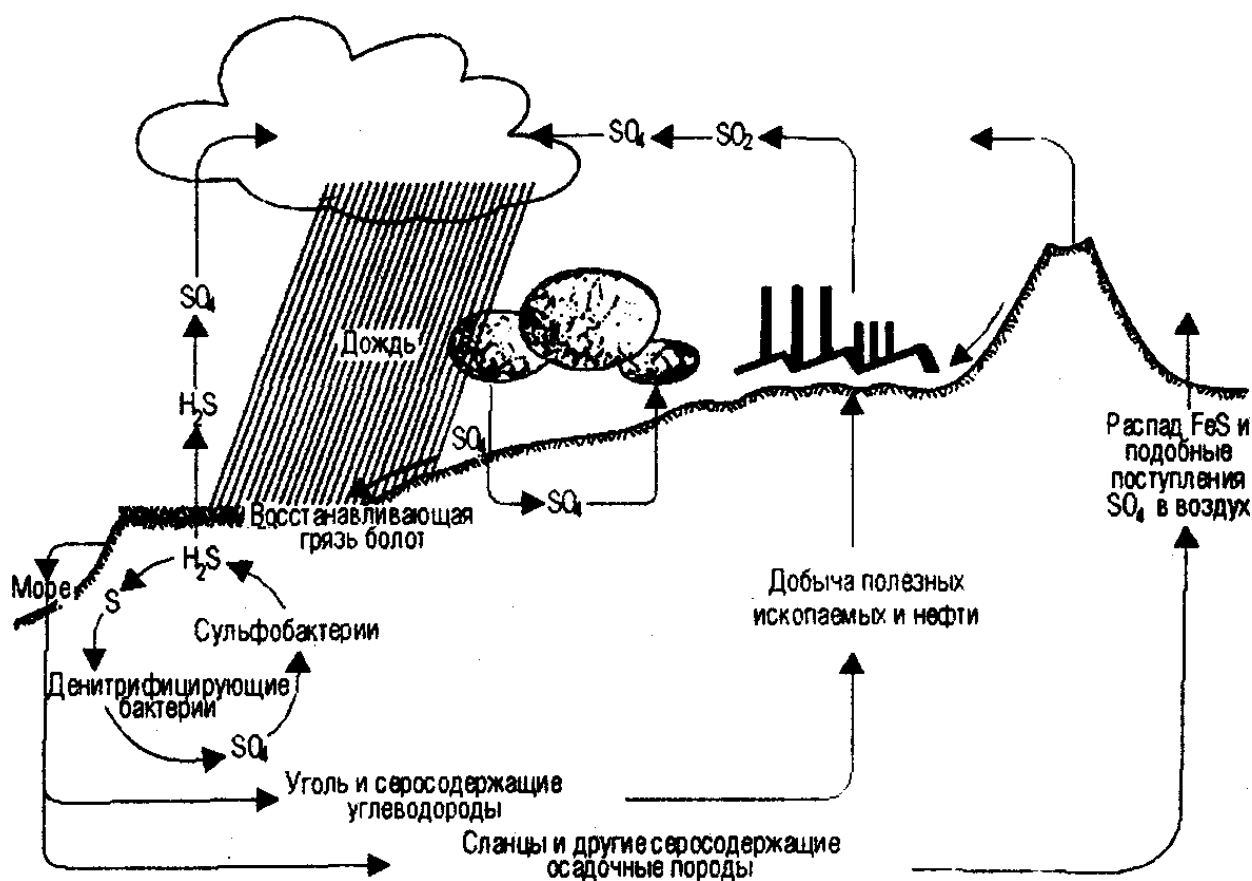


Рис. 12.18. Круговорот серы (по Ф. Рамаду, 1981)

4. Взаимодействие геохимических и метеорологических процессов — эрозия, осадкообразование, выщелачивание, дождь, абсорбация-десорбция и др. — с такими биологическими процессами, как продукция и разложение.

5. Взаимодействие воздуха, воды и почвы в регуляции кругом ворота в глобальном масштабе.

В целом экосистеме по сравнению с азотом и фосфором требуется меньше серы. Отсюда сера реже является лимитирующим фактором для растений и животных. Вместе с тем круговорот серы относится к ключевым в

общем процессе продукции и разложения биомассы. К примеру, при образовании в осадках сульфидов железа фосфор из нерастворимой формы переводится в растворимую и становится доступным для организмов. Это подтверждение того, как один круговорот регулируется другим.

12.7. Поток энергии в экосистемах

Поддержание жизнедеятельности организмов и круговорот вещества в экосистемах, т. е. существование экосистем, зависит от постоянного притока энергии, необходимой всем организмам для их жизнедеятельности и самовоспроизведения (рис. 12.19).

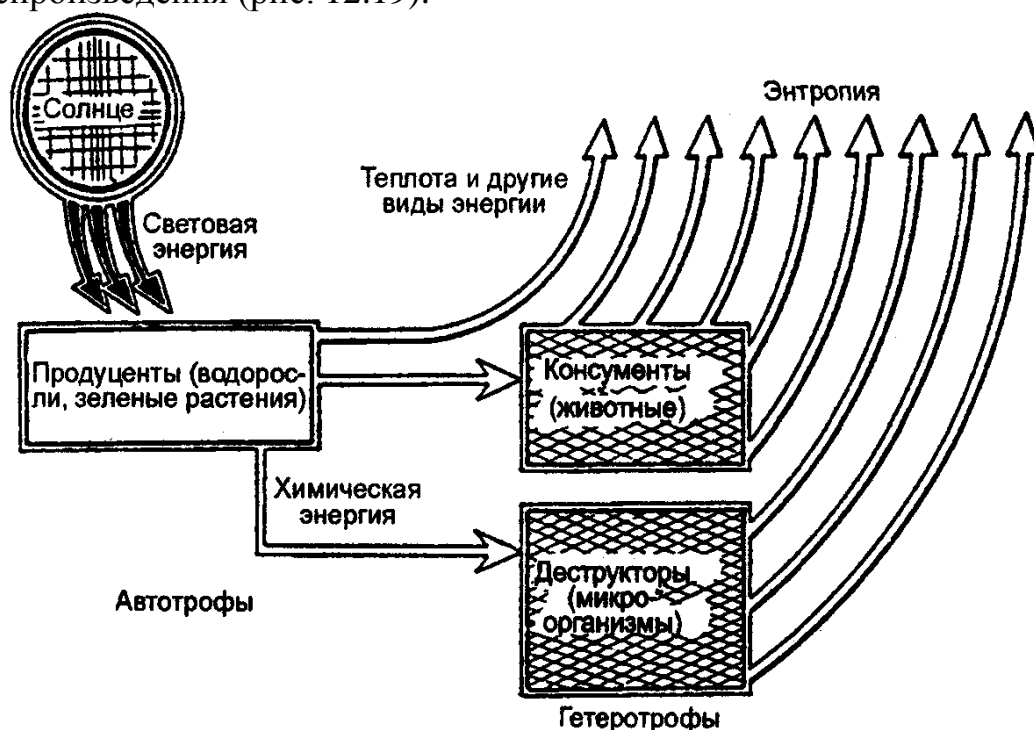


Рис. 12.19. Поток энергии в экосистеме (по Ф. Рамаду, 1981)

В отличие от веществ, непрерывно циркулирующих по разным блокам экосистемы, которые всегда могут повторно использоваться, входя в круговорот, энергия может быть использована только раз, т. е. имеет место линейный поток энергии через экосистему.

Односторонний приток энергии как универсальное явление природы происходит в результате действия законов термодинамики. *Первый закон* гласит, что энергия может превращаться из одной формы (например, света) в другую (например, потенциальную энергию пищи), но не может быть создана или уничтожена. *Второй закон* утверждает, что не может быть ни одного процесса, связанного с превращением энергии, без потерь некоторой ее части. Определенное количество энергии в таких превращениях рассеивается в недоступную тепловую энергию, а следовательно, теряется. Отсюда не может быть превращений, к примеру, пищевых веществ в вещество, из которого

состоит тело организма, идущих со 100-процентной эффективностью.

Таким образом, живые организмы являются преобразователями энергии. И каждый раз, когда происходит превращение энергии, часть ее теряется в виде тепла. В конечном итоге вся энергия, поступающая в биотический круговорот экосистемы, рассеивается в виде тепла. Живые организмы фактически не используют тепло как источник энергии для совершения работы — они используют свет и химическую энергию.

Пищевые цепи и сети, трофические уровни. Внутри экосистемы содержащие энергию вещества создаются автотрофными организмами и служат пищей для гетеротрофов. Пищевые связи — это механизмы передачи энергии от одного организма к другому.

Типичный пример: животное поедает растения. Это животное, в свою очередь, может быть съедено другим животным. Таким путем может происходить перенос энергии через ряд организмов — каждый последующий питается предыдущим, поставляющим ему сырье и энергию (рис. 12.20).



Рис. 12.20. Биотический круговорот веществ: пищевая цепь
(по А. Г. Банникову и др., 1985)

Такая последовательность переноса энергии называется *пищевой (трофической) цепью*, или цепью питания. Место каждого звена в цепи питания является *трофическим уровнем*. Первый трофический уровень, как уже было отмечено ранее, занимают автотрофы, или так называемые *первичные продуценты*. Организмы второго трофического уровня называются *первичными консументами*, третьего — *вторичными консументами* и т. д.

Обычно различают три типа пищевых цепей. Пищевая цепь хищников начинается с растений и переходит от мелких организмов к организмам все более крупных размеров. На суше пищевые цепи состоят из трех-четырех звеньев.

Одна из простейших пищевых цепей имеет вид (см. рис. 12.5):

растение → заяц → волк
 продуцент → травоядное → плотоядное

Широко распространены и такие пищевые цепи:

растительный материал (например, нектар) → муха → паук →
землеройка → сова.

сок розового куста → тля → божья (тлевая) коровка →
→ паук → насекомоядная птица → хищная птица.

В водных и, в частности, морских экосистемах пищевые цепи хищников, как правило, длиннее, чем в наземных. Широко распространен тип пищевых отношений, представленный на рис. 12.21 и табл. 12.5.

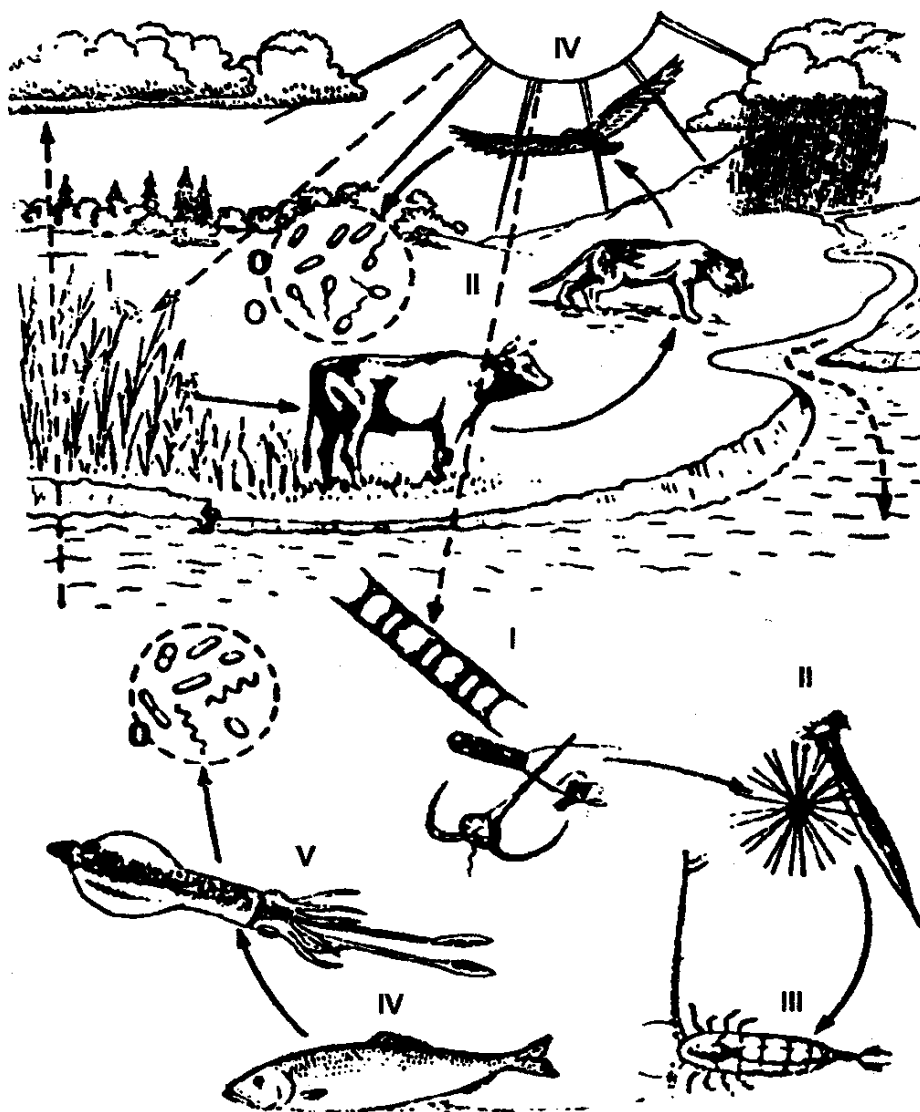


Рис. 12.21. Пищевые цепи в наземной и водной экосистемах:
I — продуценты; II — травоядные; III, IV, V — плотоядные; 0 — деструкторы (из Ф. Рамада, 1981)

**Структура пищевой цепи в морской экосистеме
(по Ф. Рамаду, 1981)**

Трофический уровень	Экологическая функция	Тип организма	Вид
I	Продуцент ↓	Фитопланктон ↓	Chaetoceros ↓
II	Консумент I (травоядное) ↓	Зоопланктон ↓	Calanus (веслоногие рачки) ↓
III	Консумент II (плотоядное 1) ↓	Рыбы (микрофаги) ↓	Ammodytes (песчанка) ↓
IV	Консумент III (плотоядное 2) ↓	Рыбы (макрофаги) ↓	Clupea (сельдь) ↓
V	Консумент IV (плотоядное 3)	Птицы (ихтиофаги)	Phalacrocorax (баклан)

Пищевые цепи, включающие паразитов, отличаются от приведенных и идут от крупных организмов к мелким. В отдельных случаях организмы, таксономически значительно удаленные друг от друга, развиваются один внутри тела другого, первый паразит внутри второго и т. д. К примеру, у насекомых гиперпаразитизм очень сильно развит, и нередко пищевая цепь имеет следующий вид:

I	II	III	IV
растение	→ травоядное	→ паразит	→ гиперпаразит
сосна	→ гусеница	→ бракониды	→ наездники
Abies alba	Choristoneura murinana	Apantelessp	Chaleididae

Вокруг каждого вида насекомого-фитофага, который питается растениями, формируется зооценоз паразитов и хищников, образующих многочисленные пищевые цепи, где хозяин является начальным звеном.

Приведенные типы пищевых цепей начинаются с фотосинтезирующих организмов и носят название *пастбищных* (или цепи выедания, или цепи потребления).

Третий тип пищевых цепей, начинающихся с отмерших остатков растений, трупов и экскрементов животных, относят к *детритным* (сапрофитным) *пищевым цепям* или к *детрит-ным цепям разложения*. В детритных пищевых цепях наземных экосистем важную роль играют листовые леса, большая часть листьев которых не употребляется в пищу травоядными животными и входит в состав подстилки из опавших листьев. Листья измельчаются многочисленными детритофагами — грибами, бактериями, насекомыми (например, коллембола) и т. д., дальше заглатываются земляными (дождевыми) червями, которые осуществляют равномерное

распределение гумуса в поверхностном слое земли, образуя так называемый мулль (рис. 12.22).

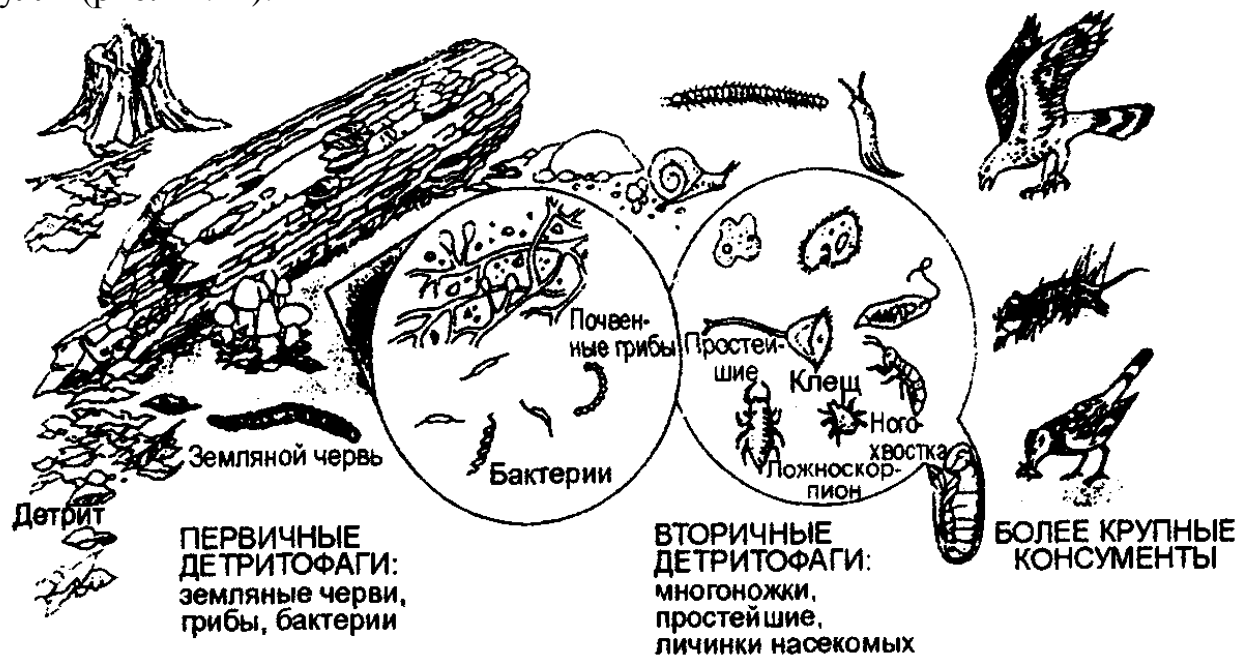


Рис. 12.22. Детритная пищевая цепь в наземной экосистеме (по Б. Небелу, 1993)

На этом уровне у грибов закладывается мицелий. Разлагающие микроорганизмы, завершающие цепь, производят окончательную минерализацию мертвых органических остатков. В целом типичные детритные пищевые цепи наших лесов можно представить следующим образом:

листовая подстилка → дождевой червь → черный дрозд → ястреб-перепелятник;

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

В рассмотренных схемах пищевых цепей каждый организм представлен как питающийся другими организмами какого-то одного типа. Реальные же пищевые связи в экосистеме намного сложнее, так как животное может питаться организмами разных типов из одной и той же пищевой цепи или из разных пищевых цепей, например, хищники верхних трофических уровней. Нередко животные питаются как растениями, так и другими животными. Их называют *всеядными*. Таким образом, все три типа пищевых цепей всегда сосуществуют в экосистеме так, что ее представители объединены многочисленными пересекающимися пищевыми связями, а все вместе они образуют пищевую (*трофическую*) сеть (рис. 12.23).

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

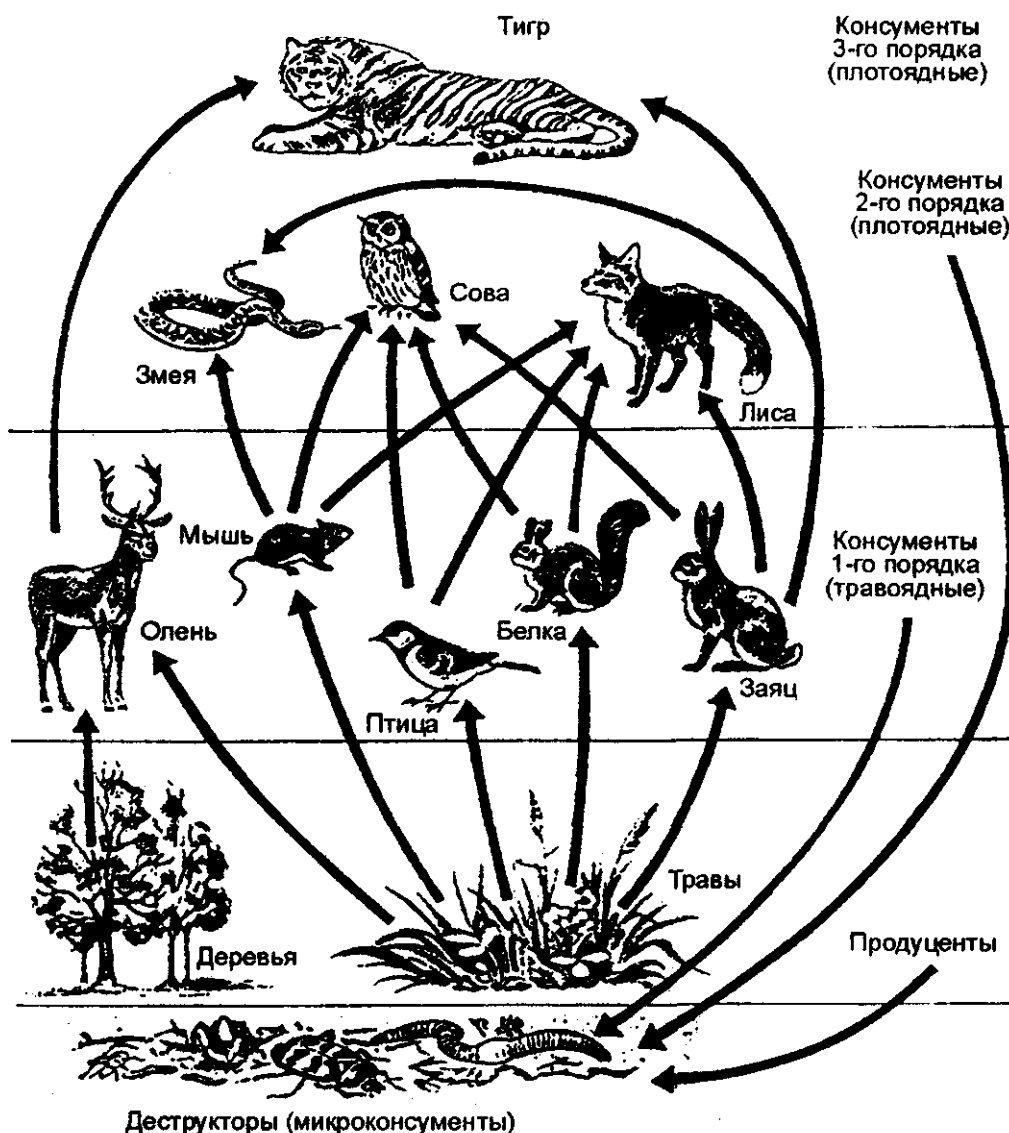


Рис. 12.23. Пищевая сеть и направление потока вещества (по Е. А. Криксунову и др., 1995)

Экологические пирамиды. Внутри каждой экосистемы трофические сети имеют хорошо выраженную структуру, которая характеризуется природой и количеством организмов, представленных на каждом уровне различных пищевых цепей. Для изучения взаимоотношений между организмами в экосистеме и для их графического изображения обычно используют не схемы пищевых сетей, а экологические пирамиды. Экологические пирамиды выражают трофическую структуру экосистемы в геометрической форме. Они строятся в виде прямоугольников одинаковой ширины, но длина прямоугольников должна быть пропорциональна значению измеряемого объекта. Отсюда можно получить *пирамиды численности, биомассы и энергии*.

Экологические пирамиды отражают фундаментальные характеристики любого биоценоза, когда они показывают его трофическую структуру:

— их высота пропорциональна длине рассматриваемой пищевой цепи, т.

е. числу содержащихся в ней трофических уровней;

— их форма более или менее отражает эффективность превращений энергии при переходе с одного уровня на другой.

Пирамиды численности. Они представляют собой наиболее простое приближение к изучению трофической структуры экосистемы. При этом сначала подсчитывают число организмов на данной территории, сгруппировав их по трофическим уровням и представив в виде прямоугольника, длина (или площадь) которого пропорциональна числу организмов, обитающих на данной площади (или в данном объеме, если это водная экосистема). Установлено основное правило, которое гласит, что в любой среде растений больше, чем животных, травоядных больше, чем плотоядных, насекомых больше, чем птиц, и т. д. (рис. 12.24).

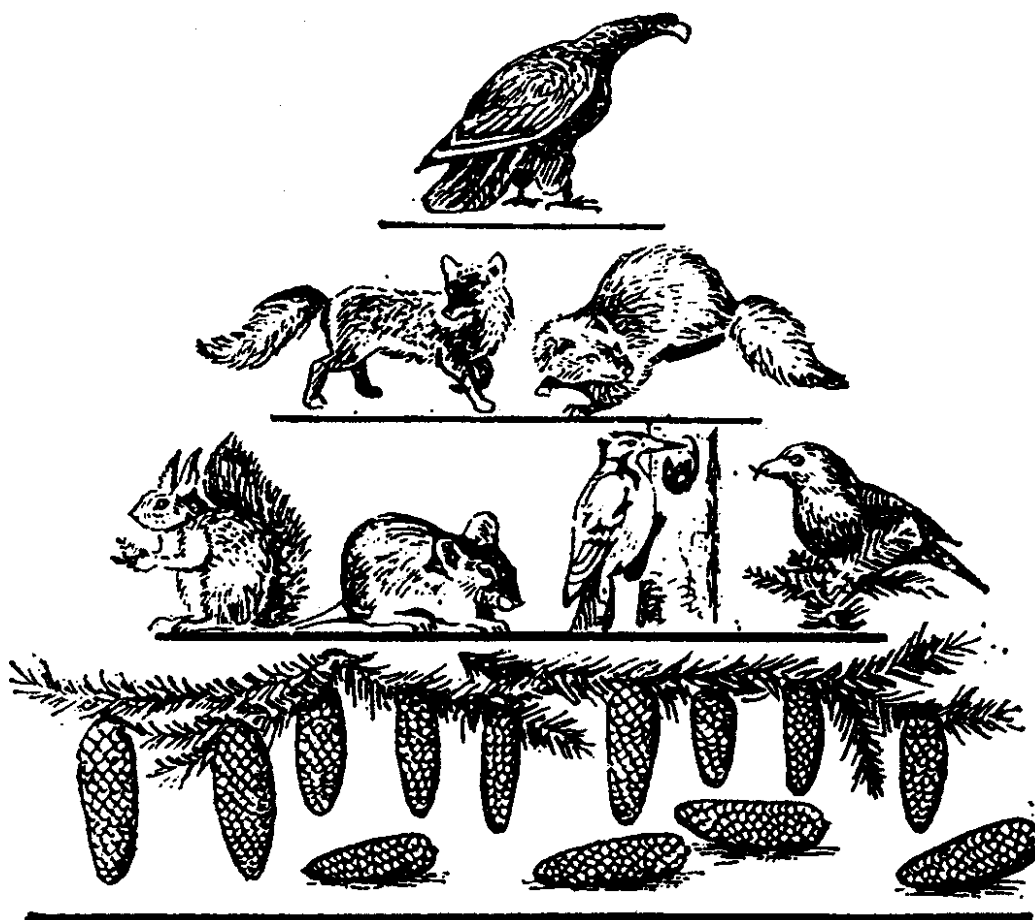


Рис. 12.24. Упрощенная схема пирамиды численности
(по Г. А. Новикову, 1979)

Пирамиды численности отражают плотность организмов на каждом трофическом уровне. В построении различных пирамид численности отмечается большое разнообразие. Нередко они перевернуты (рис. 12.25).

Например, в лесу насчитывается значительно меньше деревьев (первичные продуценты), чем насекомых (растительоядные).

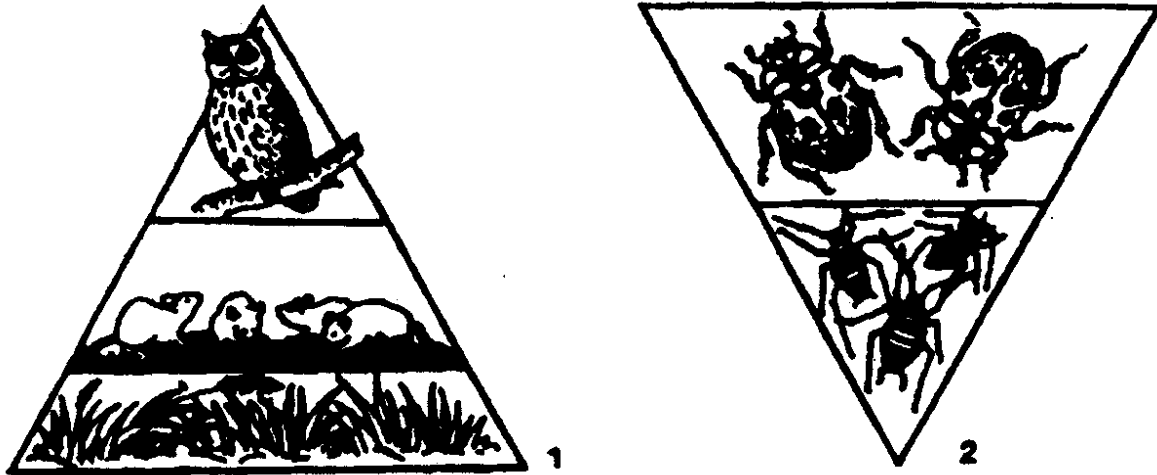


Рис. 12.25. Пирамиды численности:
 1 — прямая; 2 — перевернутая (по Е. А. Криксунову и др., 1995)

Подобная же картина наблюдается в пищевых цепях сапрофитов и паразитов.

Пирамида биомассы. Отражает более полно пищевые взаимоотношения в экосистеме, так как в ней учитывается суммарная масса организмов (*биомасса*) каждого трофического уровня. Прямоугольники в пирамидах биомассы отображают массу организмов каждого трофического уровня, отнесенную к единице площади или объема. Форма пирамиды биомассы нередко сходна с формой пирамиды численности. Характерно уменьшение биомассы на каждом следующем трофическом уровне (рис. 12.26 и 12.27).

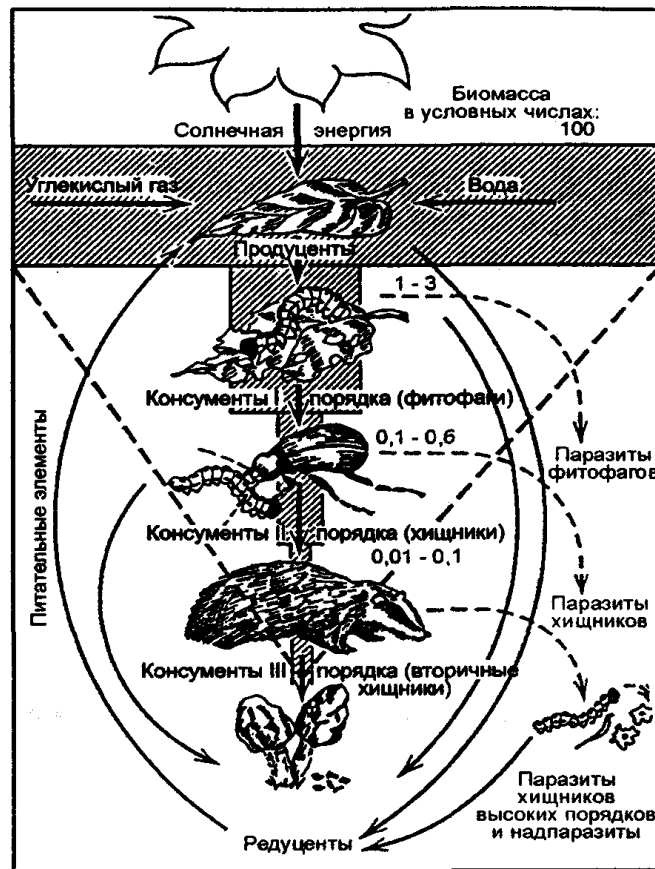


Рис. 12.26. Пирамида биомассы (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)

Примечание: пирамида биомассы перевернута по отношению к классическому ее изображению — перевернута к потоку энергии Солнца звеном продуцентов

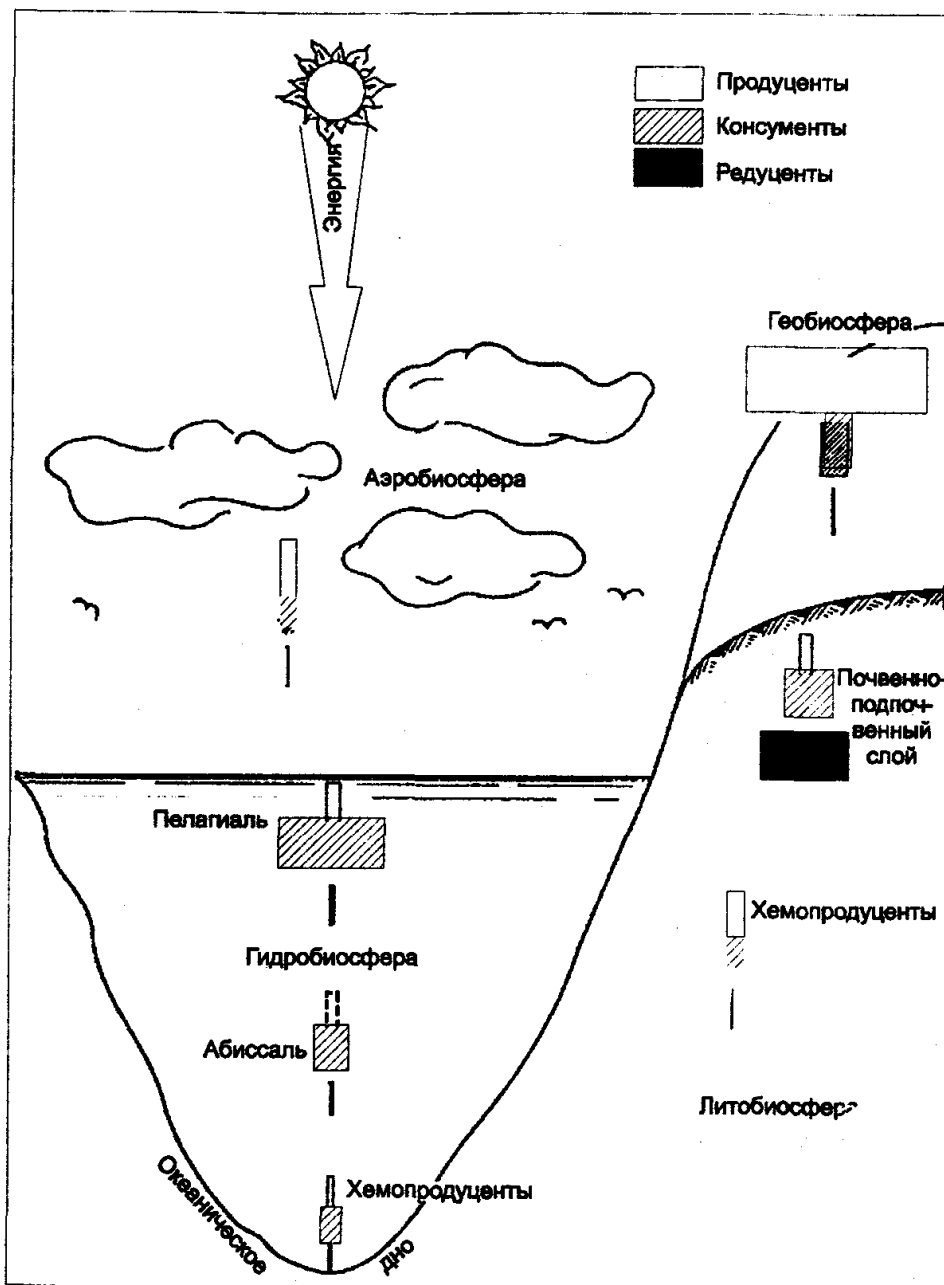


Рис. 12.27. Типы пирамид биомассы в различных подразделениях биосферы (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)

Пирамиды биомассы, так же как и численности, могут быть не только прямыми, но и перевернутыми. Перевернутые пирамиды биомассы свойственны водным экосистемам, в которых первичные продуценты, например фитопланктонные водоросли, очень быстро делятся, а их потребители — зоопланктонные ракообразные — гораздо крупнее, но имеют длительный цикл воспроизводства. В частности, это относится к пресноводной среде, где первичная продуктивность обеспечивается микроскопическими организмами, скорость обмена веществ которых повышена, т. е. биомасса мала, производительность велика.

Пирамида энергии. Наиболее фундаментальным способом отображения связей между организмами на разных трофических уровнях служат пирамиды

энергии. Они представляют эффективность преобразования энергии и продуктивность пищевых цепей, строятся подсчетом количества энергии (ккал), аккумулированной единицей поверхности за единицу времени и используемой организмами на каждом трофическом уровне. Так, можно относительно легко определить количество энергии, накопленной в биомассе, и сложнее оценить общее количество энергии, поглощенной на каждом трофическом уровне. Построив график (рис. 12.28), можно констатировать, что деструкторы, значимость которых представляется небольшой в пирамиде биомассы, а в пирамиде численности наоборот; получают значительную часть энергии, проходящей через экосистему. При этом только часть всей этой энергии остается в организмах на каждом трофическом уровне экосистемы и сохраняется в биомассе, остальная часть используется для удовлетворения метаболических потребностей живых существ: поддержание существования, рост, воспроизводство. Животные также расходуют значительное количество энергии и для мышечной работы.

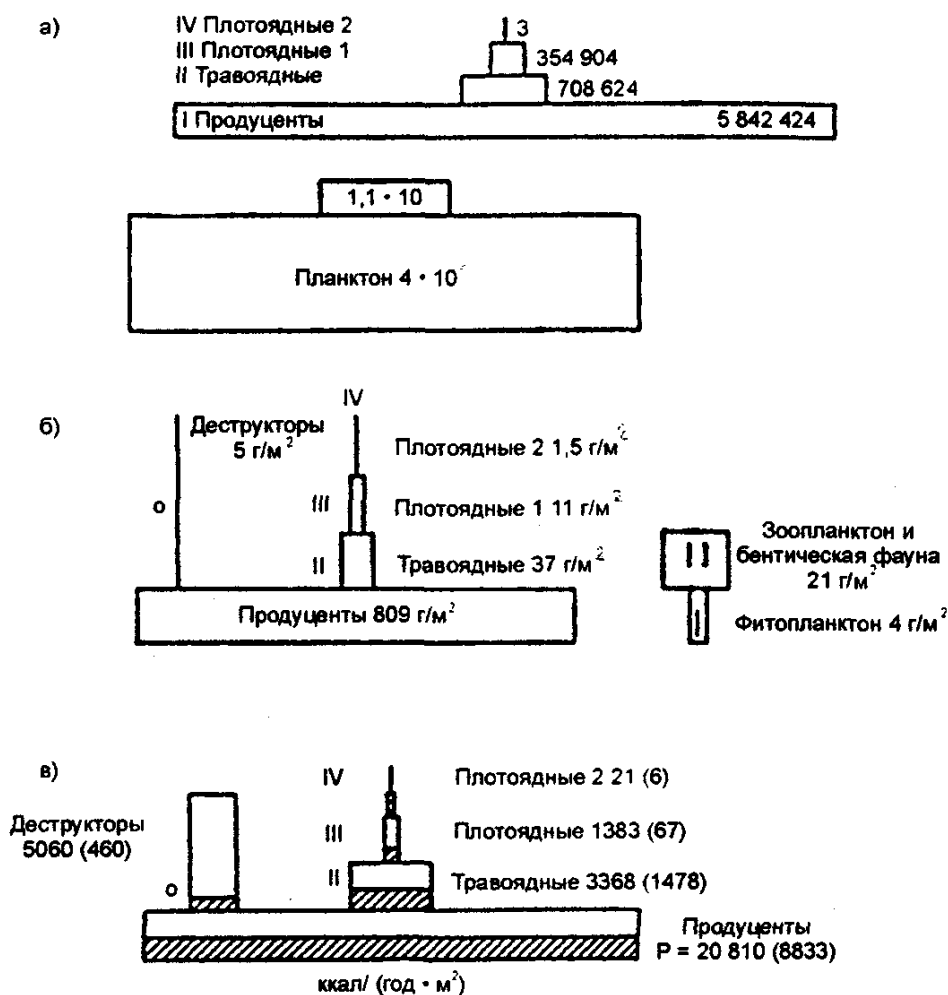


Рис. 12.28. Экологические пирамиды (по Е. Одуму, 1959):

а — пирамида численности; б — пирамида биомассы;

в — пирамида энергии.

Заштрихованные прямоугольники обозначают чистую продукцию

Рассмотрим более подробно, что происходит с энергией при ее передаче

через пищевую цепь (рис. 12.29).

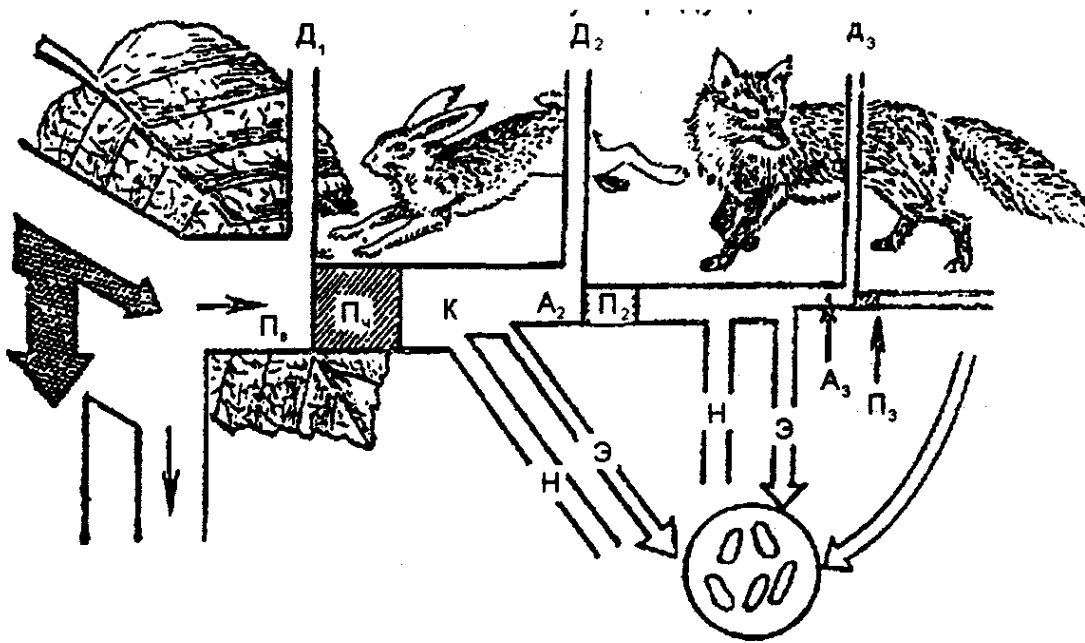


Рис. 12.29. Поток энергии через три уровня трофической цепи (по П. Дювиньо и М. Тангу, 1968)

Ранее уже было отмечено, что солнечная энергия, полученная растением, лишь частично используется в процессе фотосинтеза. Фиксированная в углеводах энергия представляет собой валовую продукцию экосистемы (P_v). Углеводы идут на построение протоплазмы и рост растений. Часть их энергии затрачивается на дыхание (D_1). Чистая продукция ($P_ч$) определяется по формуле:

$$P_ч = P_v - D_1 \quad (12.5)$$

Следовательно, поток энергии, проходящий через уровень продуцентов, или валовую продукцию, можно представить:

$$P_v = P_ч + D_1. \quad (12.6)$$

Определенное количество созданных продуцентами веществ служит кормом (K) фитофагов. Остальное как итог отмирает и перерабатывается редуцентами (H). Ассимилированный фитофагами корм (A) лишь частично используется для образования их биомассы (P_d). Главным образом он растрчивается на обеспечение энергией процессов дыхания (D) и в определенной степени выводится из организма в виде выделений и экскрементов (Э). Поток энергии, проходящий через второй трофический уровень, выражается следующим образом:

$$A_2 = P_2 + D_2. \quad (12.7)$$

Консументы второго порядка (хищники) не истребляют всю биомассу своих жертв. При этом из того количества ее, которое они уничтожают, только часть используется на создание биомассы их собственного трофического

уровня. Остальная же часть в основном затрачивается на энергию дыхания, выделяется с экскретами и экскрементами. Поток энергии, проходящий через уровень консументов второго порядка (плотоядные), выражается формулой:

$$A_3 = П_3 + D_3. (12.8)$$

Подобным образом можно проследить совокупность пищевой цепи и до последнего трофического уровня. Распределив по вертикали различные затраты энергии на трофических уровнях, получим полную картину пищевой пирамиды в экосистеме (рис. 12.30).

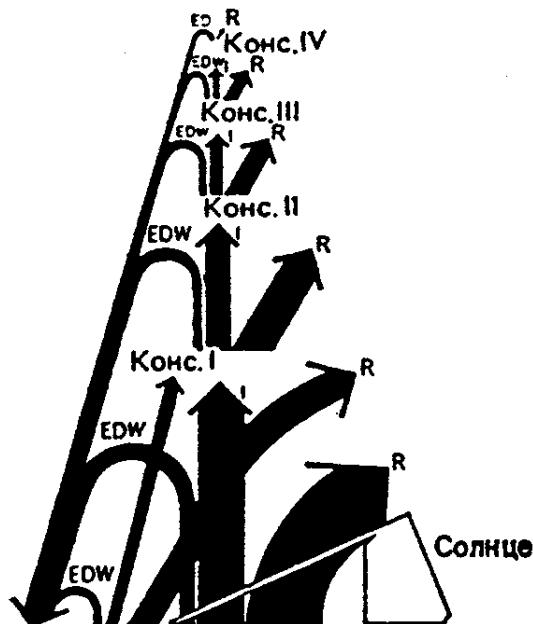


Рис. 12.30. Пирамида энергии (из Ф. Рамада, 1981):

Е - энергия, выделяемая с метаболитами; D - естественные смерти; W —фекалии; R - дыхание

Поток энергии, выражающийся количеством ассимилированного вещества по цепи питания, на каждом трофическом уровне уменьшается или:

$$П_4 > П_2 > П_3 \text{ и т.д.}$$

Р. Линдеман в 1942 г. впервые сформулировал закон пирамиды энергий, который в учебниках нередко называют «законом 10%». Согласно этому закону с одного трофического-когоуровня экологической пирамиды переходит на другой ее уровень в среднем не более 10% энергии.

Последующим гетеротрофам передается только 10—20% исходной энергии. Используя закон пирамиды энергий, нетрудно подсчитать, что количество энергии, доходящее до третичных плотоядных (V трофический уровень), составляет около 0,0001 энергии, поглощенной продуцентами. Отсюда следует, что передача энергии с одного уровня на другой происходит с очень малым КПД. Это объясняет ограниченное количество звеньев в пищевой цепи независимо от того или иного биоценоза.

Е. Одум (1959) в предельно упрощенной пищевой цепи - люцерна → теленок → ребенок оценил превращение энергии, проиллюстрировал величину ее потерь. Допустим, рассуждал он, имеется посев люцерны на площади 4 га.

На этом поле кормятся телята (предполагается, что они едят только люцерну), а 12-летний мальчик питается исключительно телятиной. Результаты расчетов, представленные в виде трех пирамид: численности, биомассы и энергии (рис. 12.31 и 12.32), — свидетельствуют; что люцерна использует всего 0,24% всей падающей на поле солнечной энергии, телятком усваивается 8% этой продукции и только 0,7% биомассы телят обеспечивает развитие ребенка в течение года*.

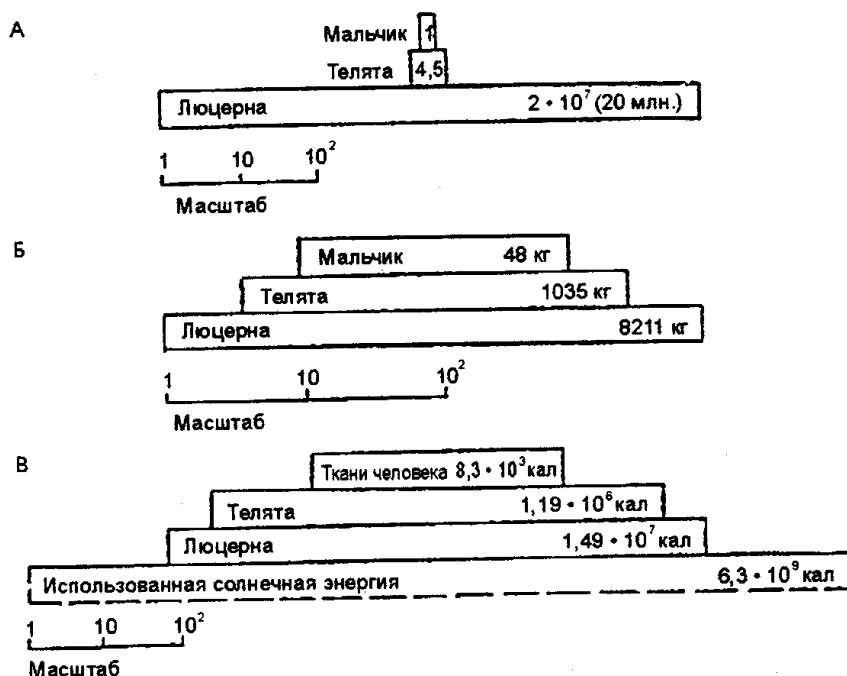


Рис. 12.31. Упрощенная экосистема: люцерна — телята — мальчик (по Е. Одуму, 1959):

А — пирамида чисел; Б — пирамида биомассы; В — пирамида энергии

* Если бы мальчик в течение года питался только телятиной, то для этого потребовалось бы 4,5 телят, а для их пропитания необходимо $2 \cdot 10^7$ растений люцерны.

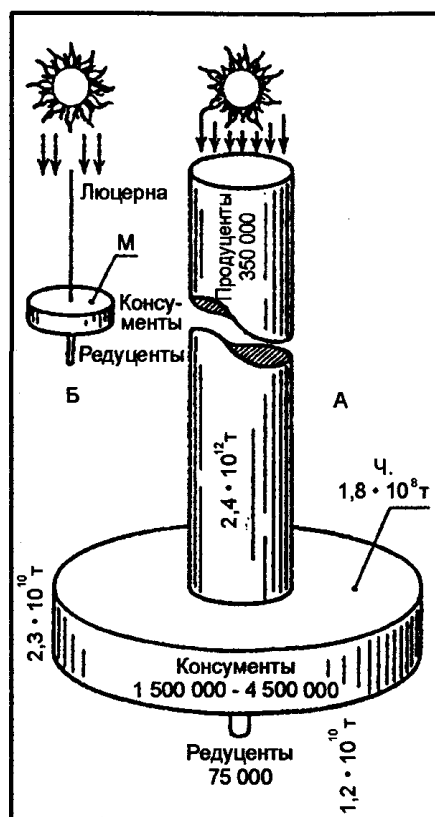


Рис. 12.32. Волчок жизни - схема, иллюстрирующая управляющее и стабилизирующее значение консументов в экосистеме (по Н. Ф. Реймерсу, 1990):

А — биосфера в целом (ч — человечество); Б — упрощенная модельная экосистема: люцерна - телята - мальчик (М) с включением других консументов и редуцентов. Диаметр колес (цилиндров) — число видов, толщина колес (длина цилиндров) — биомасса

Е. Одум, таким образом, показал, что только одна миллионная доля приходящейся солнечной энергии превращается в биомассу плотоядного, в данном случае способствует увеличению массы ребенка, а остальное теряется, рассеивается в деградированной форме в окружающей среде. Приведенный пример наглядно иллюстрирует очень низкую экологическую эффективность экосистем и малый КПД при превращении в пищевых цепях. Можно констатировать следующее: если 1000 ккал (сут. м²) зафиксирована продуцентами, то 10 ккал (сут. м²) переходит в биомассу травоядных и только 1 ккал (сут. м²) — в биомассу плотоядных.

Поскольку определенное количество вещества может быть использовано каждым биоценозом неоднократно, а порция энергии один раз, то целесообразнее говорить, что в экосистеме происходит каскадный перенос энергии (см. рис. 12.19).

Консументы служат управляющим и стабилизирующим звеном в экосистеме (рис. 12.32). Консументы порождают спектр разнообразия в ценозе, препятствуя монополии доминантов. *Правило управляющего значения консументов* можно с полным основанием отнести к достаточно фундаментальным. Согласно кибернетическим воззрениям, управляющая система должна быть сложнее по структуре, чем управляемая, то становится

ясной причина множественности видов консументов. Управляющее значение консументов имеет и энергетическую подоснову. Поток энергии, проходящий через тот или другой трофический уровень, не может абсолютно определяться наличием пищи в нижележащем трофическом уровне. Всегда остается, как известно, достаточный «запас», так как полное уничтожение корма привело бы к гибели потребителей. Эти общие закономерности наблюдаются в рамках популяционных процессов, сообществ, уровней экологической пирамиды, биоценозов в целом.

12.8. Продуктивность экосистем

Продуктивность экосистем тесно связана с потоком энергии, проходящим через ту или иную экосистему. В каждой экосистеме часть приходящей энергии, попадающей в трофическую сеть, накапливается в виде органических соединений. Безостановочное производство биомассы (живой материи) — один из фундаментальных процессов биосферы. Органическое вещество, создаваемое продуцентами в процессе фотосинтеза или хемосинтеза, называют *первичной продукцией экосистемы* (сообщества). Количественно ее выражают в сырой или сухой массе растений или в энергетических единицах — эквивалентном числе ккалорий или джоулей. Первичной продукцией определяется общий поток энергии через биотический компонент экосистемы, а следовательно, и биомасса живых организмов, которые могут существовать в экосистеме (рис. 12.33).

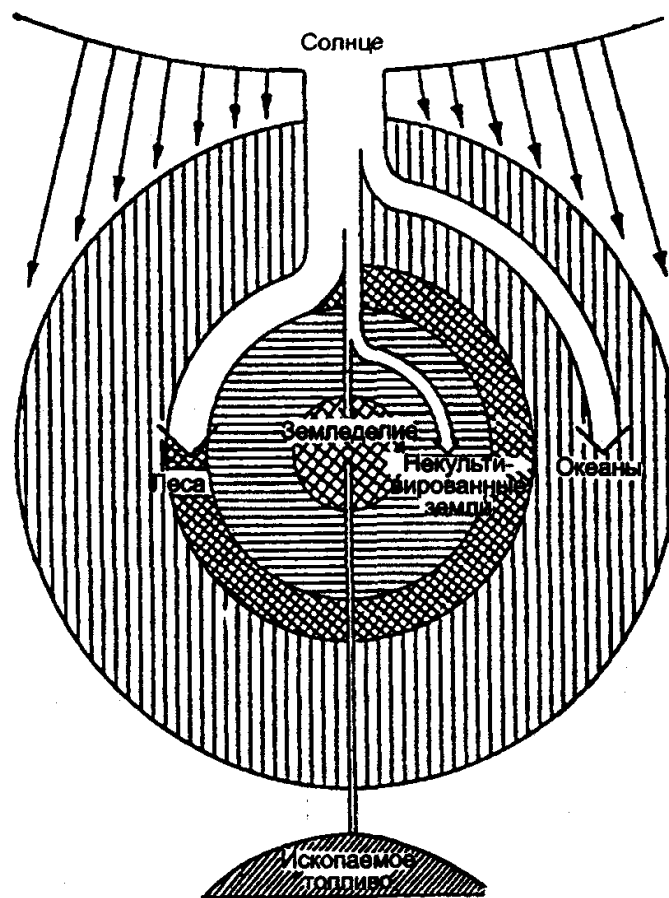


Рис. 12.33. Первичная продукция больших подразделений биосферы (из Ф. Рамада, 1981)

Примечание: интенсивность продукции пропорциональна густоте штриховки

Теоретически возможная скорость создания первичной биологической продукции определяется возможностями фотосинтетического аппарата растений. А как известно, лишь часть энергии света, получаемой зеленой поверхностью, может быть использована растениями. Из коротковолнового излучения Солнца только 44% относится к фотосинтетически активной радиации (ФАР) — свет по длине волны, пригодный для фотосинтеза. Максимально достигаемый в природе КПД фотосинтеза 10—12% энергии ФАР, что составляет около половины от теоретически возможного, отмечается в зарослях джугары и тростника в Таджикистане в кратковременные, наиболее благоприятные периоды. КПД фотосинтеза в 5% считается очень высоким для фитоценоза. В целом по земному шару усвоение растениями солнечной энергии не превышает 0,1 % из-за ограничения фотосинтетической активности растений множеством факторов, среди них таких, как недостаток тепла и влаги, неблагоприятные физические и химические свойства почвы и т. д. Средний коэффициент использования энергии ФАР для территории России равен 0,8%, на европейской части страны составляет 1,0—1,2%, а в восточных районах, где условия увлажнения менее благоприятны, не превышает 0,4—0,8%. Скорость, с которой растения накапливают химическую энергию, называют *валовой*

первичной продуктивностью (ВПП). Около 20% этой энергии расходуется растениями и?1| дыхание и фотодыхание. Скорость накопления органического веще4| ства за вычетом этого расхода называется *чистой первичной про-| дуктивностью* (ЧПП). Это энергия, которую могут использовать| организмы следующих трофических уровней. Количество органического вещества, накопленного гетеротрофными организмами, называется *вторичной продукцией*. 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, в конечном итоге живут за счет чистой первичной продукции сообщества. Полнота ее расхода в разных экосистемах различна. Постепенное увеличение общей биомассы продуцентов отмечается, если скорость изъятия первичной продукции в цепях питания отстает от темпов прироста растений.

Мировое распределение первичной биологической продукции весьма неравномерно. Чистая продукция меняется от 3000 г/м²/год до нуля в экстрараидных пустынях, лишенных растений, или в условиях Антарктиды с ее вечными льдами на поверхности суши, а запас биомассы — соответственно от 60 кг/м² до нуля. Р. Уиттекер (1980) делит по продуктивности все сообщества на четыре класса.

1. Сообщества высшей продуктивности, 3000—2000 г/м²/год. Сюда относятся тропические леса, посевы риса и сахарного тростника. Запас биомассы в этом классе продуктивности весьма различен и превышает 50 кг/м² в лесных сообществах и равен продуктивности у однолетних сельскохозяйственных культур.

2. Сообщества высокой продуктивности, 2000—1000 г/м²/год. В этот класс включены листопадные леса умеренной полосы, луга при применении удобрений, посевы кукурузы. Максимальная биомасса приближается к биомассе первого класса. Минимальная биомасса соответственно равна чистой биологической продукции однолетних культур.

3. Сообщества умеренной продуктивности, 1000—250 г/м²/год. К этому классу относится основная масса возделываемых сельскохозяйственных культур, кустарники, степи. Биомасса степей меняется в пределах 0,2—5 кг/м².

4. Сообщества низкой продуктивности, ниже 250 г/м²/год — пустыни, полупустыни (в отечественной литературе их называют чаще опустыненными степями), тундры.

Биомасса и первичная продуктивность основных типов экосистем представлена в табл. 12.6.

Таблица 12.6

Биомасса и первичная продуктивность основных типов экосистем (по Т. Д. Акимовой, В. В. Хаскину, 1994)

Экосистемы	Биомасса, т/га	Продукция, т/га в год
Пустыни	0,1—0,5	0,1—0,5
Центральные зоны океана	0,2—1,5	0,5—2,5
Полярные моря	1—7	3—6
Тундра	1—8	1—4
Степи	5—12	3—8
Агроценозы	—	3—10
Саванна	8—20	4—15
Тайга	70—150	5—10
Лиственный лес	100—250	10—30
Влажный тропический лес	500—1500	25—60
Коралловый риф	15—50	50—120

На территории России в зонах достаточного увлажнения первичная продуктивность увеличивается с севера на юг, с увеличением притока тепла и продолжительности вегетационного периода (сезона). Годовой прирост растительности изменяется от 20 ц/га на побережье и островах Северного Ледовитого океана до более чем 200 ц/га в Краснодарском крае, на Черноморском по-1 берегу Кавказа (рис. 12.34).

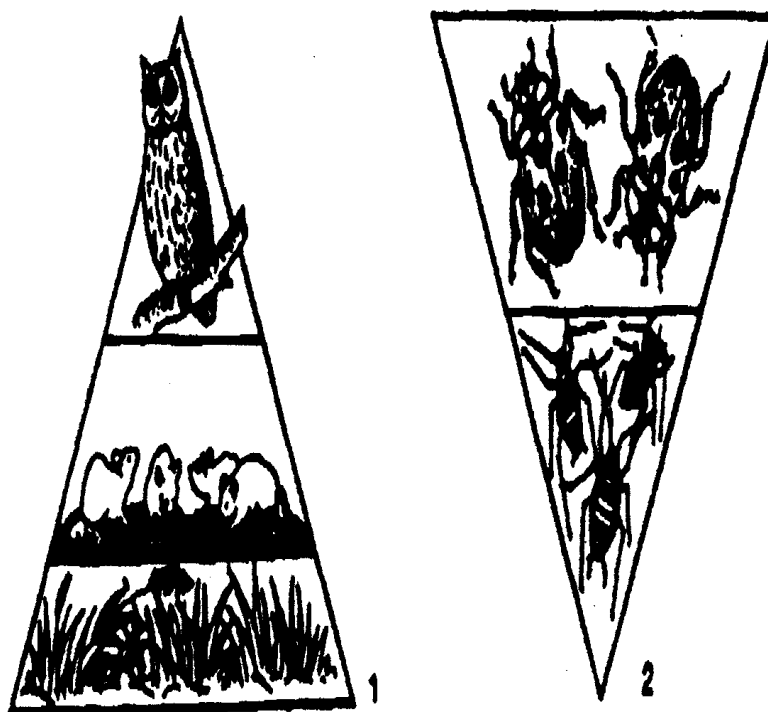


Рис. 12.34. Запасы фитомассы (А) основных экосистем европейской I территории России и соотношение (в %) частей фитомассы (Б):
 1 — зеленые части растений; 2 — надземные многолетние одревес- ' несшие части;
 3 — подземные части

Общая годовая продуктивность сухого органического вещества на Земле составляет 150—200 млрд т. Две трети его образуется на суше, третья часть — в океане.

Практически вся чистая первичная продукция Земли служит для поддержки жизни всех гетеротрофных организмов. Энергия, недоиспользованная консументами, запасается в их телах, гумусе почв и органических осадках водоемов. Питание людей большей частью обеспечивается сельскохозяйственными культурами, занимающими около 10% площади суши. Годовой прирост культурных растений равен примерно 16% всей продуктивности суши, большая часть которой приходится на леса.

Половина урожая идет непосредственно на питание людей, остальное — на корм домашним животным, используется в промышленности и теряется в отходах. Всего человек потребляет около 0,2% первичной продукции Земли. Ресурсы, имеющиеся на Земле, включая продукцию животноводства и результаты промысла на суше и в океане, могут обеспечить ежегодно только 50% потребностей современного населения Земли.

За успехам и в мировом производстве продовольствия скрывается тот факт, что с 1950 по 1988 г. среднечеловеческое производство продовольствия сократилось в 43 развивающихся странах (22 африканские страны), где проживает каждый седьмой житель планеты. Самый большой спад наблюдается в Африке. Здесь в период между 1960 и 1988 г. среднее производство продовольствия в перерасчете на душу населения упало на 21%. Предполагается, что в ближайшие 25 лет оно сократится еще на 30%. Особенно трудно обеспечить население вторичной продукцией. В рацион человека должно входить не менее 30 г белков в день.

Следовательно, увеличение биологической продуктивности экосистем и особенно вторичной продукции является одной из основных задач, стоящих перед человечеством.

12.9. Динамика экосистем

Сложение экосистем — динамический процесс. В экосистемах постоянно происходят изменения в состоянии и жизнедеятельности их членов и соотношении популяций. Многообразные изменения, происходящие в любом сообществе, относят к двум основным типам: циклические и поступательные.

Циклические изменения сообществ отражают суточную, сезонную и многолетнюю периодичность внешних условий и проявления эндогенных ритмов организмов. Суточная динамика экосистем связана главным образом с ритмикой природных явлений и носит строго периодический характер. Нами уже было рассмотрено, что в каждом биоценозе имеются группы организмов, активность жизни у которых приходится на разное время суток. Одни активны днем, другие — ночью. Отсюда в составе и в соотношении отдельных видов биоценоза той или иной экосистемы происходят периодические изменения, так как отдельные организмы на определенное время выключаются из него.

Суточную динамику биоценоза обеспечивают как животные, так и растения. Как известно, у растений в течение суток изменяются интенсивность и характер физиологических процессов — ночью не происходит фотосинтез, нередко у растений цветки раскрываются только в ночные часы и опыляются ночными животными, другие приспособлены к опылению днем. Суточная динамика в биоценозах, как правило, выражена тем сильнее, чем значительнее разница температур, влажности и других факторов среды днем и ночью.

Более значительные отклонения в биоценозах наблюдаются при сезонной динамике. Это обусловлено биологическими циклами организмов, которые зависят от сезонной цикличности явлений природы. Так, смена времени года значительное влияние оказывает на жизнедеятельность животных и растений (спячка, зимний сон, диапауза и миграции у животных; периоды цветения, плодоношения, активного роста, листопада и зимнего покоя у растений). Сезонной изменчивости подвержена нередко и ярусная структура биоценоза. Отдельные ярусы растений в соответствующие сезоны года могут полностью исчезать, например, состоящий из однолетников травянистый ярус. Длительность биологических сезонов в разных широтах неодинакова. В связи с этим сезонная динамика биоценозов арктической, умеренной и тропической зон различна. Она выражена наиболее четко в экосистемах умеренного климата и в северных широтах.

Многолетняя изменчивость является нормальной в жизни любого биоценоза. Так, количество осадков, выпадающих в Барабинской лесостепи, резко колеблется по годам, ряд засушливых лет чередуется с многолетним периодом обилия осадков. Тем самым оказывается существенное влияние на растения и животных. При этом происходит выработка экологических ниш — функциональное размежевание в возникающем множестве или его дополнение при малом разнообразии.

Многолетние изменения в составе биоценозов повторяются и в связи с периодическими изменениями общей циркуляции атмосферы, в свою очередь, обусловленной усилением или ослаблением солнечной активности.

В процессе суточной и сезонной динамики целостность биоценозов обычно не нарушается. Биоценоз испытывает лишь периодические колебания качественных и количественных характеристик.

Поступательные изменения в экосистеме приводят в конечном итоге к смене одного биоценоза другим, с иным набором господствующих видов. Причинами подобных смен могут являться внешние по отношению к биоценозу факторы, действующие длительное время в одном направлении, например увеличивающееся загрязнение водоемов, возрастающее в результате мелиорации иссушение болотных почв, усиленный выпас скота и т. д. Данные смены одного биоценоза другим называют *экзогенетическими*. В том случае, когда усиливающее влияние фактора приводит к постепенному упрощению структуры биоценоза, обеднению их состава, снижению продуктивности, подобные смены называют *дигрессивными* или *дигрессиями*.

Эндогенетические смены возникают в результате процессов, которые

происходят внутри самого биоценоза. *Последовательная смена одного биоценоза другим называется экологической сукцессией* (от лат. succession — последовательность, смена). Сукцессия является процессом саморазвития экосистем. В основе сукцессии лежит неполнота биологического круговорота в данном биоценозе. Известно, что живые организмы в результате жизнедеятельности меняют вокруг себя среду, изымая из нее часть веществ и насыщая ее продуктами метаболизма. При сравнительно длительном существовании популяций они меняют свое окружение в неблагоприятную сторону и как результат — оказываются вытесненными популяциями других видов, для которых вызванные преобразования среды оказываются экологически выгодными. В биоценозе происходит таким образом смена господствующих видов. Здесь четко прослеживается *правило* (принцип) *экологического дублирования* (рис. 12.35). Длительное существование биоценоза возможно лишь в том случае, если изменения среды, вызванные деятельностью одних живых организмов благоприятны для других, с противоположными требованиями.

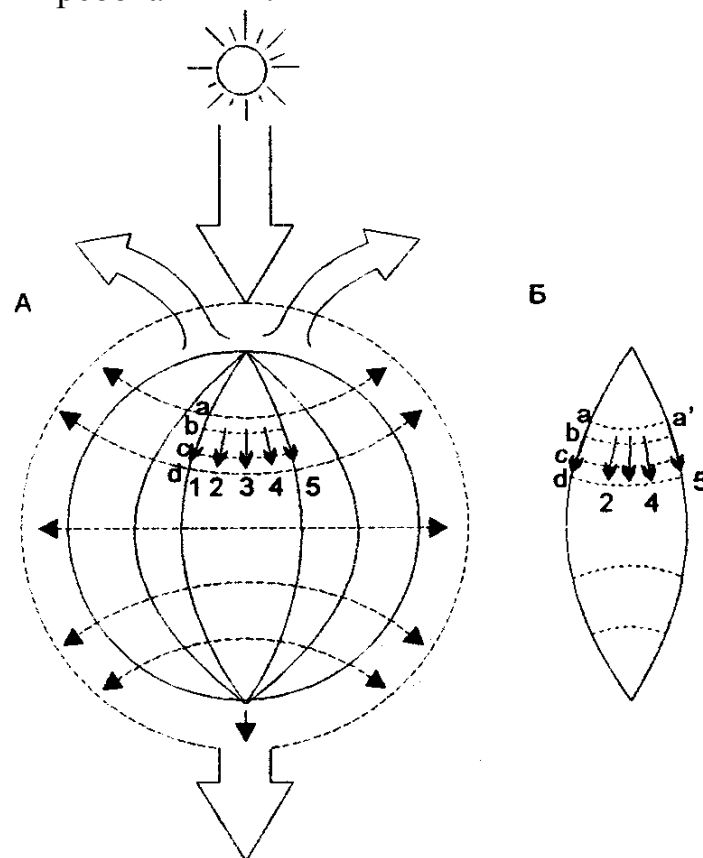


Рис. 12.35. Потoki энергии и механизм обеспечения надежности биотических систем в биосфере (по Н. Ф. Реймерсу, 1994):

1, 2, 3... — потоки энергии через виды; a-a... — связи между ними, А — состояние до исчезновения вида; Б — вид 3 исчез, проходившие через него потоки энергии идут через дублирующие виды 2 и 4

На основе конкурентных взаимодействий видов в ходе сукцессии происходит постепенное формирование более устойчивых комбинаций, соответствующих конкретным абиотическим условиям среды. Пример

сукцессии, приводящей к смене одного сообщества другим, — зарастание небольшого озера с последующим появлением на его месте болота, а затем леса (рис. 12.36).

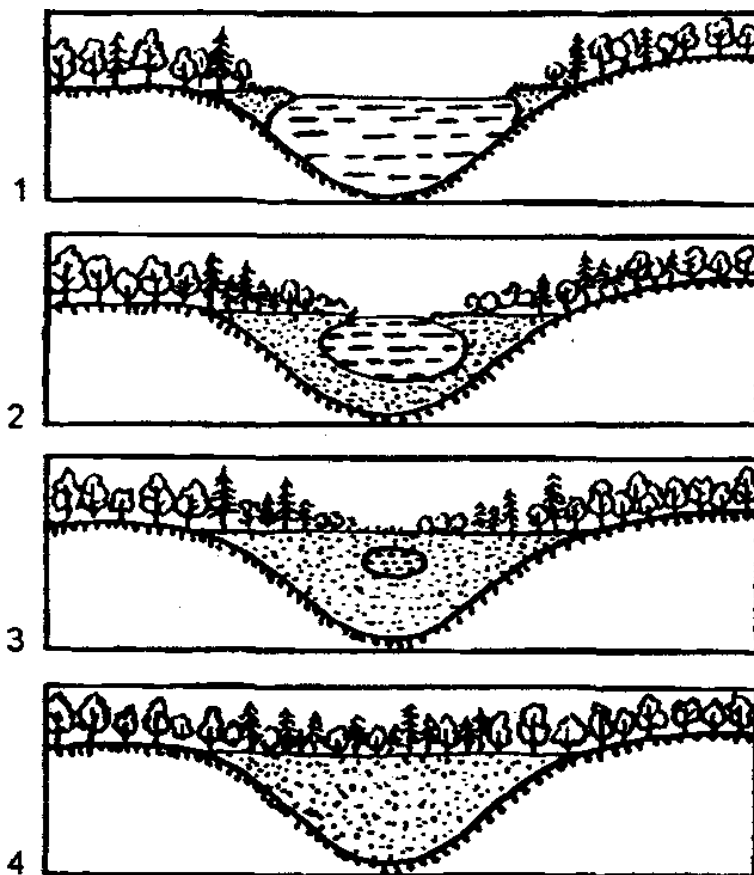


Рис. 12.36. Сукцессия при зарастании небольшого озера по А.О. Рувинскому и др., 1993)

Вначале по краям озера образуется сплавна — плавающий ковер из осок, мхов и других растений. Постоянно озеро заполняется отмершими остатками растений — торфом. Образуется болото, постепенно зарастающее лесом. Последовательный ряд постепенно и закономерно сменяющих друг друга в сукцессии сообществ называется *сукцессионной серией*.

Сукцессии в природе чрезвычайно разномасштабны. Их можно наблюдать в банках с культурами, представляющими собой планктонные сообщества — различные виды плавающих водорослей и их потребителей — коловраток, жгутиковых в лужах и прудах, на заброшенных пашнях, выветрившихся скалах и др. В организации экосистем иерархичность проявляется и в сукцессионных процессах — более крупные преобразования биоценозов складываются из более мелких. В стабильных экосистемах с отрегулированным круговоротом веществ также постоянно осуществляются локальные сукцессионные смены, поддерживающие сложную внутреннюю структуру сообществ.

Типы сукцессионных смен. Выделяют два главных типа сукцессионных смен: 1 — с участием автотрофного и гетеротрофного населения; 2 — с участием только гетеротрофов. Сукцессии второго типа совершаются лишь в

таких условиях, где создается предварительный запас или постоянное поступление органических соединений, за счет которых и существует сообщество: в кучах или буртах навоза, в разлагающейся растительной массе, в загрязненных органическими веществами водоемах и т. д.

Процесс сукцессии. По Ф. Клементсу (1916), процесс сукцессии состоит из следующих этапов: 1. Возникновение незанятого жизнью участка. 2. Миграция на него различных организмов или их зачатков. 3. Приживание их на данном участке. 4. Конкуренции их между собой и вытеснение отдельных видов. 5. Преобразование живыми организмами местообитания, постепенной стабилизации условий и отношений. Сукцессии со сменой растительности могут быть первичными и вторичными.

Первичной сукцессией называется процесс развития и смены экосистем на незаселенных ранее участках, начинающихся с их колонизации. Классический пример — постоянное обрастание голых скал с развитием в конечном итоге на них леса. Так, в первичных сукцессиях, протекающих на скалах Уральских гор, различают следующие этапы.

1. Поселение эндолитических и накипных лишайников, сплошь покрывающих каменистую поверхность. Накипные лишайники несут своеобразную микрофлору и содержат богатую фауну простейших, коловраток, нематод. Мелкие клещи — сапрофаги и первичнобескрылые насекомые обнаруживаются сначала только в трещинах. Активность всего населения прерывиста, отмечается главным образом после выпадения осадков в виде дождя или смачивания скал влагой туманов. Данные сообщества организмов называют *пионерными*.

2. Преобладание листоватых лишайников, которые постепенно образуют сплошной ковер. Под круговинками лишайников в результате выделяемых ими кислот и механического сокращения слоевищ при высыхании образуются выщербленности, идет отмирание слоевищ и накопление детрита. В большом количестве под лишайниками встречаются мелкие членистоногие: коллемболы, панцирные клещи, личинки комаров-толкунчиков, сеноеды и другие. Образуется микрогоризонт, состоящий из их экскрементов.

3. Поселение литофильных мхов *Hedwidia* и *Pleurozium schreberi*. Под ними погребаются лишайники и подлишайниковые пленочные почвы. Ризоиды мхов здесь прикрепляются не к камню, а к мелкозему, который имеет мощность не менее 3 см. Колебания температуры и влажности под мхами в несколько раз меньше, чем под лишайниками. Усиливается деятельность микроорганизмов, увеличивается разнообразие групп животных.

4. Появление гипновых мхов и сосудистых растений. В разложении растительных остатков и формировании почвенного профиля постепенно уменьшается роль мелких членистоногих и растет участие более крупных беспозвоночных — сапрофагов: энхитреид, дождевых червей, личинок насекомых.

5. Заселение крупными растениями, способствующее дальнейшему накоплению и образованию почвы. Ее слой оказывается достаточным для

развития кустарников и деревьев. Их опадающие листья и ветви не дают расти мхам и большинству других мелких видов, начавших сукцессию. Так, постепенно на изначально голых скалах идет процесс смены лишайников мхами, мхов травами и наконец лесом. Такие сукцессии в геоботанике называют экогенетически-ми, так как они ведут к преобразованию самого местообитания.

Вторичная сукцессия — это восстановление экосистемы, когда-то уже существовавшей на данной территории. Она начинается в том случае, если уже в сложившемся биоценозе нарушены установившиеся взаимосвязи организмов в результате извержения вулкана, пожара, вырубки, вспашки и т. д. Смены, ведущие к восстановлению прежнего биоценоза, получили название в геоботанике *демутационных*. Примером может служить динамика видового разнообразия на острове, Кракатуа после полного уничтожения аборигенной флоры и фауны вулканическим взрывом в 1893 году (рис. 12.37).

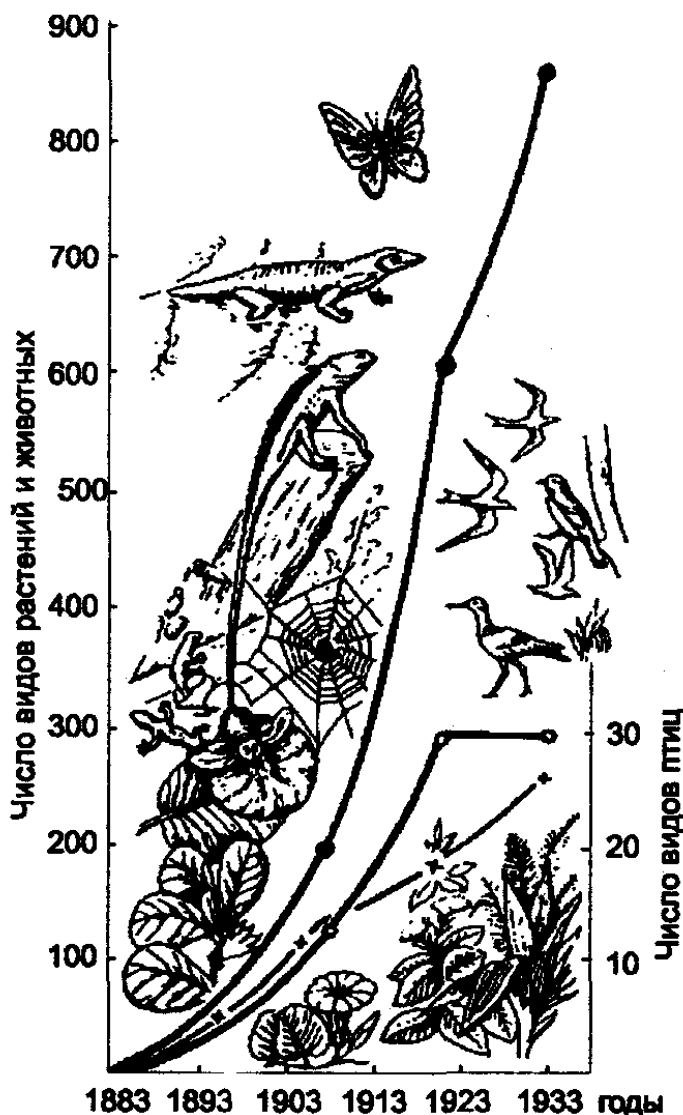


Рис. 12.37. Динамика видового разнообразия на о. Кракатуа после полного уничтожения аборигенной флоры и фауны вулканическим взрывом в 1893 г. (по Р. МакАртуру и Е. О. Вильсону, 1967)

Примечание крестики — число видов растений, светлые кружки — число видов гнездящихся птиц, зачерненные кружки — суммарное число видов растений и животных

Другой пример, вторичная сукцессия сибирского темно-хвойного леса (пихтово-кедровой тайги) после опустошительного лесного пожара (рис. 12.38). На более выжженных местах из спор, занесенных ветром, появляются мхи-пионеры: через 3—5 лет после пожара наиболее обильны «пожарный мох» — *Funaria hygrometrica*, *Geratodon*; *purpureus*, и др. Из высших растений весьма быстро заселяют гари Иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), который уже через 2—3 месяца обильно цветет на пожарище, а также вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*) и другие виды.

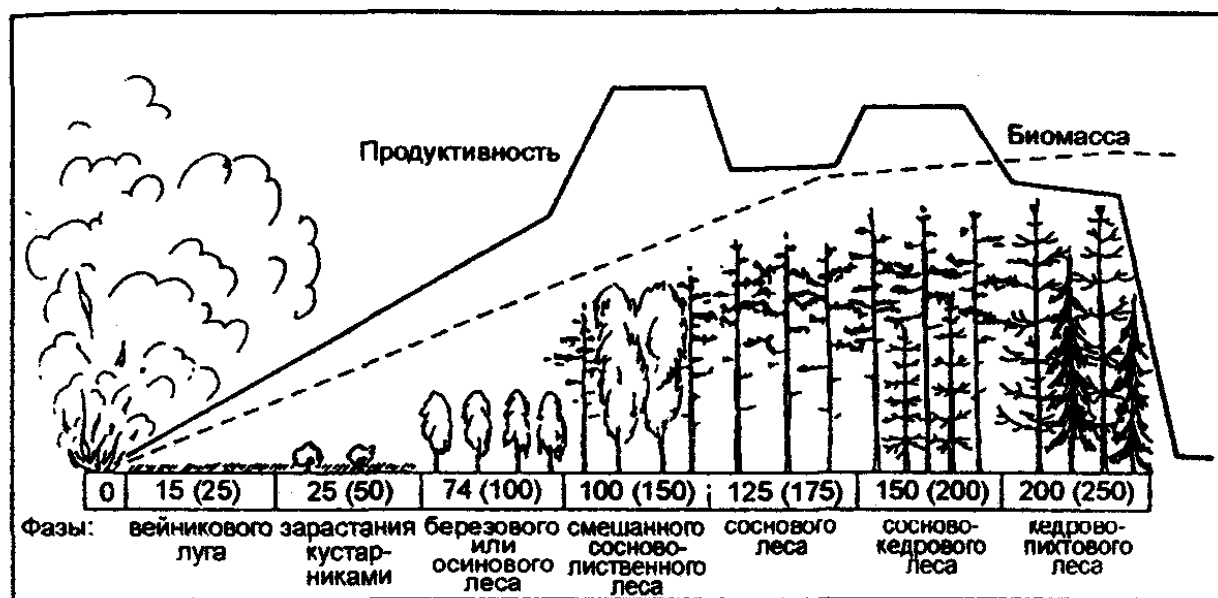


Рис. 12.38. Вторичная сукцессия сибирского темно-хвойного леса (пихтово-кедровой тайги) после опустошительного лесного пожара (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)

Примечание: числа в прямоугольниках — колебания в длительности прохождения фаз вторичной сукцессии (в скобках указан срок их окончания). Биомасса и биологическая продуктивность показаны в произвольном масштабе (кривые отражают качественную и количественную стороны процесса)

Наблюдается дальнейшее происхождение фаз сукцессии: вейниковый луг сменяется кустарниками, затем березовым или осиновым лесом, смешанным сосново-лиственным лесом, сосновым лесом, сосново-кедровым лесом, и, наконец, через 250 лет происходит восстановление кедрово-пихтового леса.

Вторичные сукцессии совершаются, как правило, быстрее и легче, чем первичные, так как в нарушенном местообитании сохраняется почвенный профиль, семена, зачатки и часть прежнего населения и прежних связей. Демутация не является повторением какого-либо этапа первичных сукцессии.

Климаксовая экосистема. Сукцессия завершается стадией, когда все виды экосистемы, размножаясь, сохраняют относительно постоянную численность и дальнейшей смене ее состав не происходит. Такое равновесное состояние называют *климаксом*, а экосистему — *климаксовой*. В разных абиотических условиях формируются неодинаковые климаксовые экосистемы. В жарком и влажном климате это будет дождевой тропический

лес, в сухом и жарком — пустыня. Основные биомы земли — это климаксовые экосистемы соответствующих географических областей.

Изменения в экосистеме во время сукцессии. Продуктивность и биомасса. Как уже отмечалось, сукцессия является закономерным, направленным процессом, а изменения, которые происходят на той или иной ее стадии, свойственны любому сообществу и не зависят от его видового состава или географического местоположения. Основными называют четыре типа сукцессионных изменений.

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

Следует также отметить, что смена фаз сукцессии идет в соответствии с определенными правилами. Каждая фаза готовит среду для возникновения последующей. Здесь действует *закон последовательности прохождения фаз развития*: фазы развития природной системы могут следовать лишь в эволюционно закрепленном (исторически, экологически обусловленном) порядке, обычно от относительно простого к сложному, как правило, без выпадения промежуточных этапов, но, возможно, с очень быстрым их прохождением или эволюционно закрепленным отсутствием. Когда экосистема приближается к состоянию климакса, в ней, как и во всех равновесных системах, происходит замедление всех процессов развития. Это положение находит отражение в *законе сукцессионного замедления*: процессы, идущие в зрелых равновесных экосистемах, находящихся в устойчивом состоянии, как правило, проявляют тенденцию к снижению темпов. При этом восстановительный тип сукцессии меняется на вековой их ход, т. е. саморазвитие идет в пределах климакса или узлового развития. Эмпирический закон сукцессионного замедления является следствием *правила Г. Одум и Р. Пинкертона, или правила максимума энергии поддержания зрелой системы*: сукцессия идет в направлении фундаментального сдвига потока энергии в сторону увеличения ее количества, направленного на поддержание системы. Правило Г. Одум и Р. Пинкертона, в свою очередь, базируется на правиле максимума энергии в биологических системах, сформулированном А. Лоткой. Вопрос этот в дальнейшем был хорошо разработан Р. Маргалефом, Ю. Одумом и известен как доказательство *принципа «нулевого максимума»*, или минимализации прироста в *зрелой экосистеме*: экосистема в сукцессионном развитии стремится к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности.

Линдемман (1942) экспериментально доказал, что сукцессии сопровождаются повышением продуктивности вплоть до климаксового сообщества, в котором превращение энергии происходит наиболее эффективно. Данные исследований сукцессии дубовых и дубово-ясеневых лесов показывают, что на поздних стадиях их продуктивность действительно

возрастает. Однако при переходе к климаксовому сообществу обычно происходит снижение общей продуктивности. Таким образом, продуктивность в старых лесах ниже, чем в молодых, которые, в свою очередь, могут иметь меньшую продуктивность, чем предшествовавшие им более богатые видами ярусы травянистых растений. Сходное падение продуктивности наблюдается и в некоторых водных системах. Для этого есть несколько причин. Одна из них то, что накопление питательных веществ в растущей биомассе леса на корню может вести к уменьшению их круговорота. Снижение общей продуктивности могло быть просто результатом уменьшения жизненности особей по мере увеличения их среднего возраста в сообществе.

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

Возрастает также количество образующегося детрита. Главными первичными консументами становятся не травоядные, а детритоядные организмы. Соответствующие изменения происходят и в трофических сетях. Детрит становится основным источником питательных веществ.

В ходе сукцессии увеличивается замкнутость биогеохимических круговоротов веществ. Примерно за 10 лет с момента начала восстановления растительного покрова разомкнутость круговоротов уменьшается со 100 до 10%, а далее она еще больше снижается, достигая минимума в климаксовой фазе. *Правило увеличения замкнутости биогеохимического круговорота веществ в ходе сукцессии*, со всей уверенностью можно утверждать, нарушается антропогенной трансформацией растительности и вообще естественных экосистем. Несомненно, это ведет к длинному ряду аномалий в биосфере и ее подразделениях.

Снижение разнообразия видов в климаксе не означает малой его экологической значимости. Разнообразие видов формирует сукцессию, ее направление, обеспечивает заполненность реального пространства жизнью. Недостаточное количество видов, составляющих комплекс, не могло бы сформировать сукцессионный ряд, и постепенно, с разрушением климаксовых экосистем произошло бы полное опустынивание планеты. Значение разнообразия функционально как в статике, так и в динамике. Следует отметить, что там, где разнообразие видов недостаточно для формирования биосферы, служащей основой нормального естественного хода сукцессионного процесса, а сама среда резко нарушена, сукцессия не достигает фазы климакса, а заканчивается узловым сообществом — *параклимаксом*, длительно или кратковременно производным сообществом. Чем глубже нарушение среды того или иного пространства, тем на более ранних фазах оканчивается сукцессия.

При потере одного или группы видов в результате их уничтожения (антропогенное исчезновение местообитаний, реже вымирание) достижение климакса не является полным восстановлением природной обстановки.

Фактически это новая экосистема, потому что в ней возникли новые связи, утеряны многие старые, сложилась иная «притертость» видов. В старое состояние экосистема вернуться не может, так как утерянный вид восстановить невозможно.

При изменении любого абиотического или биотического фактора, например, при устойчивом похолодании, интродукции нового вида, вид, который плохо приспособлен к новым условиям, ожидает один из трех путей (рис. 12.39).

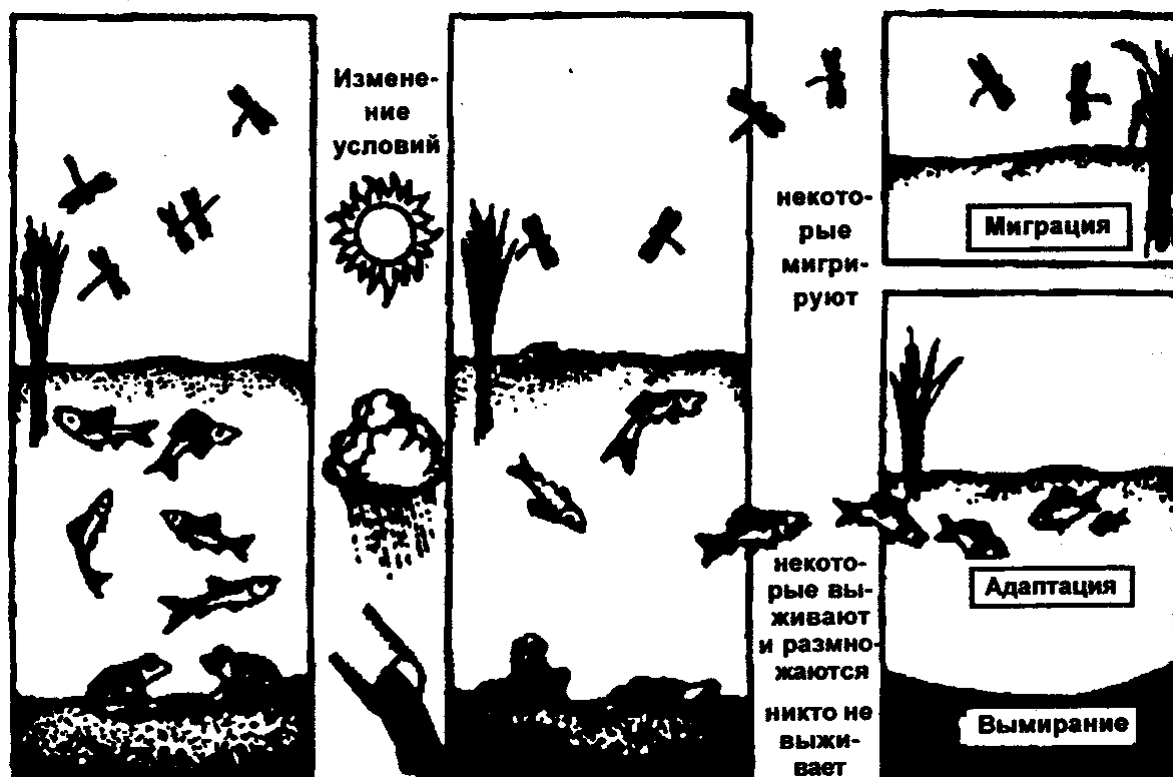


Рис. 12.39. Эволюционная сукцессия (по Б. Небелу, 1993)

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

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

3. *Вымирание*. Если ни одна особь популяции не может мигрировать, опасаясь воздействия неблагоприятных факторов, а те уходят за пределы устойчивости всех индивидов, то популяция вымрет, а ее генофонд исчезает. Если одни виды вымирают, а выжившие особи других размножаются, адаптируются и изменяются под действием естественного отбора, можно говорить об *эволюционной сукцессии*.

Закон эволюционно-экологической необратимости гласит: экосистема, потерявшая часть своих элементов или сменившаяся другой в результате

дисбаланса экологических компонентов, не может вернуться к первоначальному своему состоянию в ходе сукцессии, если в ходе изменений произошли эволюционные (микроэволюционные) перемены в экологических элементах (сохранившихся или временно утерянных). В том случае, когда какие-то виды утеряны в промежуточных фазах сукцессии, то данная потеря может быть функционально скомпенсирована, но не полностью. При снижении разнообразия за критический уровень, ход сукцессии искажается, и фактически климакс, идентичный прошлому, достигнут не может быть.

Для оценки характера восстановленных экосистем закон эволюционно-экологической необратимости имеет важное значение. При потере элементов это, по сути дела, совершенно экологически новые природные образования с вновь образовавшимися закономерностями и связями. Так, перенос в прошлом выбывшего из состава экосистемы вида в ходе его реакклиматизации не является механическим его возвращением. Это фактически внедрение нового вида в обновленную экосистему. Закон эволюционно-экологической необратимости подчеркивает направленность эволюции не только на уровне биосистем, но и на всех других иерархических уровнях сложения биоты.

13. АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ПРИРОДУ

13.1. Понятие природы, природных ресурсов

Природа. В широком смысле природа — это весь материально-энергетический и информационный мир Вселенной. Природа — совокупность естественных условий существования человеческого общества, на которую прямо или косвенно воздействует человечество, с которой оно связано в хозяйственной деятельности.

Взаимодействия человека с природой — проблема вечная и одновременно современная: человечество связано своим происхождением с природным окружением, существованием и будущим. Человек как элемент природы является частью сложной системы «природа — общество». За счет природы человечество удовлетворяет многие свои потребности.

Все элементы природы представляют собой *окружающую среду*. В понятие «*окружающая среда*» не входят созданные человеком предметы (здания, автомобили и т. д.), так как они окружают отдельных людей, а не общество в целом. Однако участки природы, измененные деятельностью человека (города, сельскохозяйственные угодья, водохранилища, лесополосы), входят в окружающую среду, так как создают среду общества.

В экологии различают понятия «природные условия» и «природные ресурсы». Природные условия — *понятие очень широкое, охватывающее все аспекты природы, о них говорят безотносительно к человеку и его деятельности.*

Природные ресурсы (естественные) — это природные объекты и явления, используемые в настоящем, прошлом и будущем для прямого и непрямого потребления, способствующие созданию материальных богатств, воспроизводству трудовых ресурсов. К природным ресурсам относят в настоящее время полезные ископаемые, почву, растительность и животный мир, атмосферный воздух, воду, климат, солнечную и космическую радиацию.

Совокупность природных ресурсов и природных условий жизни общества, используемую в настоящее время или которая может быть использована в обозримом будущем, называют *природными благами* (рис. 13.1).

Природные ресурсы классифицируют: по их *использованию* (производственные, здравоохранительные, научные, эстетические и т. д.); по *принадлежности* к тем или иным компонентам природы (минеральные, земельные, лесные, водные, энергетические и др.). По *характеру воздействия человека* природные ресурсы обычно делят на две категории: исчерпаемые и неисчерпаемые (рис. 13.2).

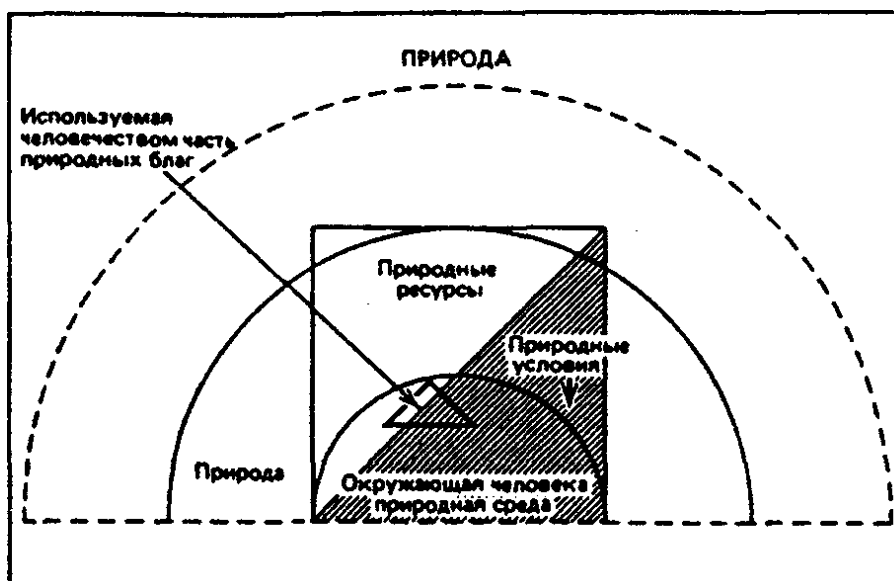


Рис. 13.1. Структура понятия «природные блага»
(по Н. Ф. Реймерсу, 1990)

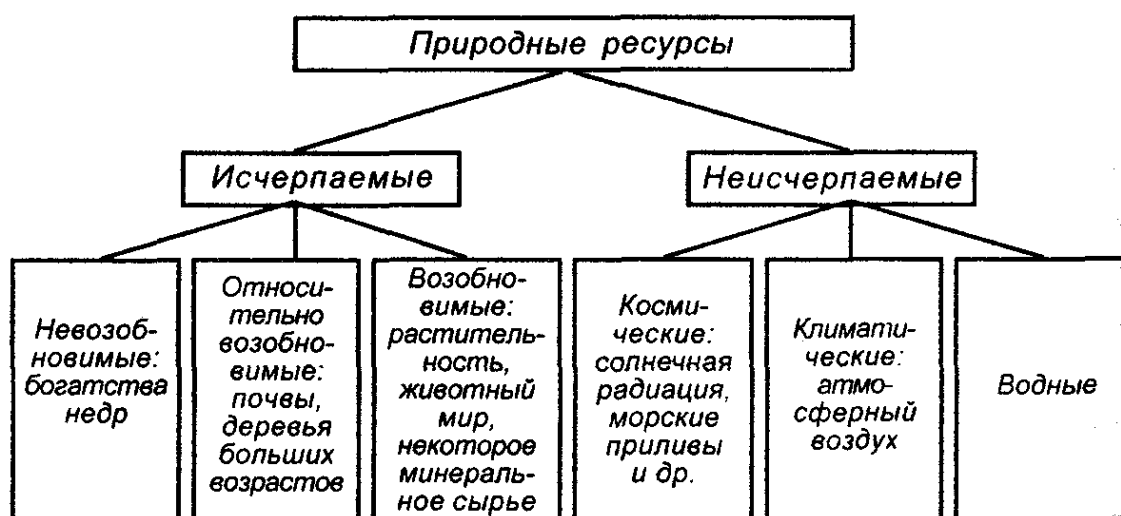


Рис. 13.2. Классификация природных ресурсов

Исчерпаемые природные ресурсы, в свою очередь, подразделяются на невозобновимые, относительно возобновимые и возобновимые. К *невозобновимым* природным ресурсам относятся богатства недр (полезные ископаемые), так как после их добычи и использования они не могут стать тем, чем были раньше, а условия на Земле сегодня для их возникновения или восстановления практически отсутствуют. Почва является *относительно возобновимым* природным ресурсом, так как только при грамотном ее использовании сохраняется плодородие, способность получения высоких урожаев возделываемых культур. К *возобновимым природным ресурсам* относят растительный и животный мир. Они по мере использования могут восстанавливаться. Так, вместо использованных человеком растений и животных нарождаются новые.

К *неисчерпаемым* природным ресурсам относят: *космические* (солнечная радиация, морские приливы и др.), *климатические* (атмосферный воздух, тепло и влага атмосферы, энергия ветра), *водные*.

В последние годы в делении природных ресурсов по признаку исчерпаемости произошли изменения. К *исчерпаемым* и *невозобновимым* относят минеральные ресурсы, к *исчерпаемым* и *возобновимым* ресурсам: земельные, водные и биологические. Биологические ресурсы подразделяются на растительные и животные. *Неисчерпаемые ресурсы*: энергия Солнца, текучей воды, ветра и климатические.

Та часть природных ресурсов, которая реально может быть вовлечена в хозяйственную деятельность при данных технических и социально-экономических возможностях общества, при условии сохранения среды жизни человека, называется *природно-ресурсным потенциалом*. Природно-ресурсный потенциал, экономически оцененный, входит в состав национального богатства. Природно-ресурсный потенциал — важнейшее понятие природопользования.

Природопользование — совокупность всех форм эксплуатации природно-ресурсного потенциала и мер по его сохранению. Отсюда природопользование будет рациональным, если оно не приводит к резкому изменению природно-ресурсного потенциала. Оно будет рациональным, если человек найдет разумное сочетание растущего воздействия на природу с заботой о ней, с охраной и всемерным воспроизводством природных условий и ресурсов.

13.2. Рост народонаселения

Нами ранее был рассмотрен вопрос о том, что человечество является частью биосферы, продуктом ее эволюции (глава 12.11). Однако взаимоотношения человека и природных сообществ никогда не были безоблачными. С момента изготовления первого примитивного орудия человек уже не довольствуется предметами, созданными природой, а начинает изготавливать, вводить в свой обиход предметы, вещества и т. д., которые находятся за пределами *естественного биологического круговорота*. Человечество является неотъемлемой частью природы, принадлежащей ей и находящейся внутри ее. Благодаря развитию общества биологически и вид *Homo sapiens* был выведен из-под действия естественного отбора, межвидовой конкуренции, ограничения роста численности, что расширило возможности приспособительного поведения и расселения людей. Отклонением от закономерностей равновесия в живой природе стал ускоряющийся рост народонаселения Земли. Число особей какого-либо вида по биологическим законам зависит от потенциала размножения, продолжительности жизни, широты приспособительных возможностей и регулируется естественным отбором — совокупностью экологических факторов. Как правило, мелкие животные более многочисленны, чем крупные. Для многих видов существуют в определенной мере нормативные границы колебаний их наиболее вероятной

численности в природе. Отсюда считается, что число особей одного вида африканских четвертичных гоминид — предков человека — при благоприятных условиях, по всей вероятности, не превышало 500 000 или было намного меньше. Сегодня трудно найти ответ, когда же произошло превышение этой «нормы». Первобытный человек сам расширил свои приспособительные возможности и тем самым ослабил пресс естественного отбора. Приблизительно до начала XVIII в. человечество увеличивалось медленно, со средней скоростью около 1% за столетие, что соответствует удвоению численности за 1000 лет. В дальнейшем скорость прироста начинает увеличиваться и к середине XX в. приобретает гиперэкспоненциальный характер. Т.А. Акимова, В.В. Хаскин (1994) приводят данные о том, что в 1969 г. население мира увеличивалось на 2% в год, прирост составлял около 70 млн. человек, или 150 человек в минуту. В 1989 г. прирост в 1,8 % численности возросшего населения дал уже 90 млн человек (179 человек в минуту), или больше, чем когда-либо за всю предыдущую историю человечества. В конце XX в. каждое десятилетие добавляет к общей численности еще 1 млрд человек. В конце 1992 г. население Земли составляло 5,6 млрд. человек, а к 2000 г. достигнет 6,1 млрд человек. Этот стремительный рост называют *демографическим взрывом* (рис. 13.3).

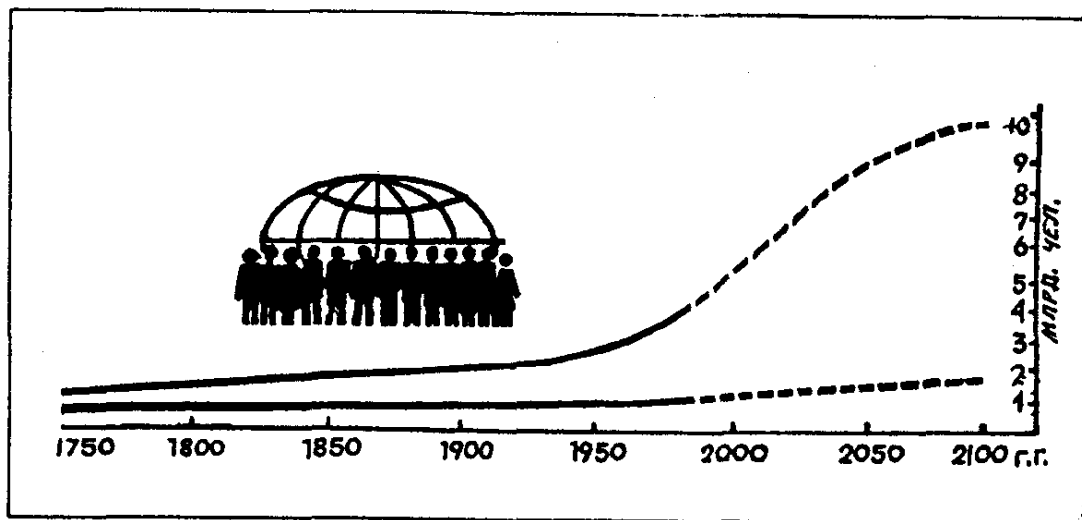


Рис. 13.3. Рост населения Земли (по прогнозам ООН)

Примечание: верхняя линия — рост численности населения развивающихся стран, нижняя — развитых

Тенденция увеличения населения Земли, по всей видимости, будет сохраняться и в первой половине XXI в. По разным оценкам, к 2025 г. на Земле будет от 7,6 до 9,4 млрд человек. Основная доля прироста населения приходится и будет приходиться в будущем на развивающиеся страны. Последствия роста населения представлены на рис. 13.4.

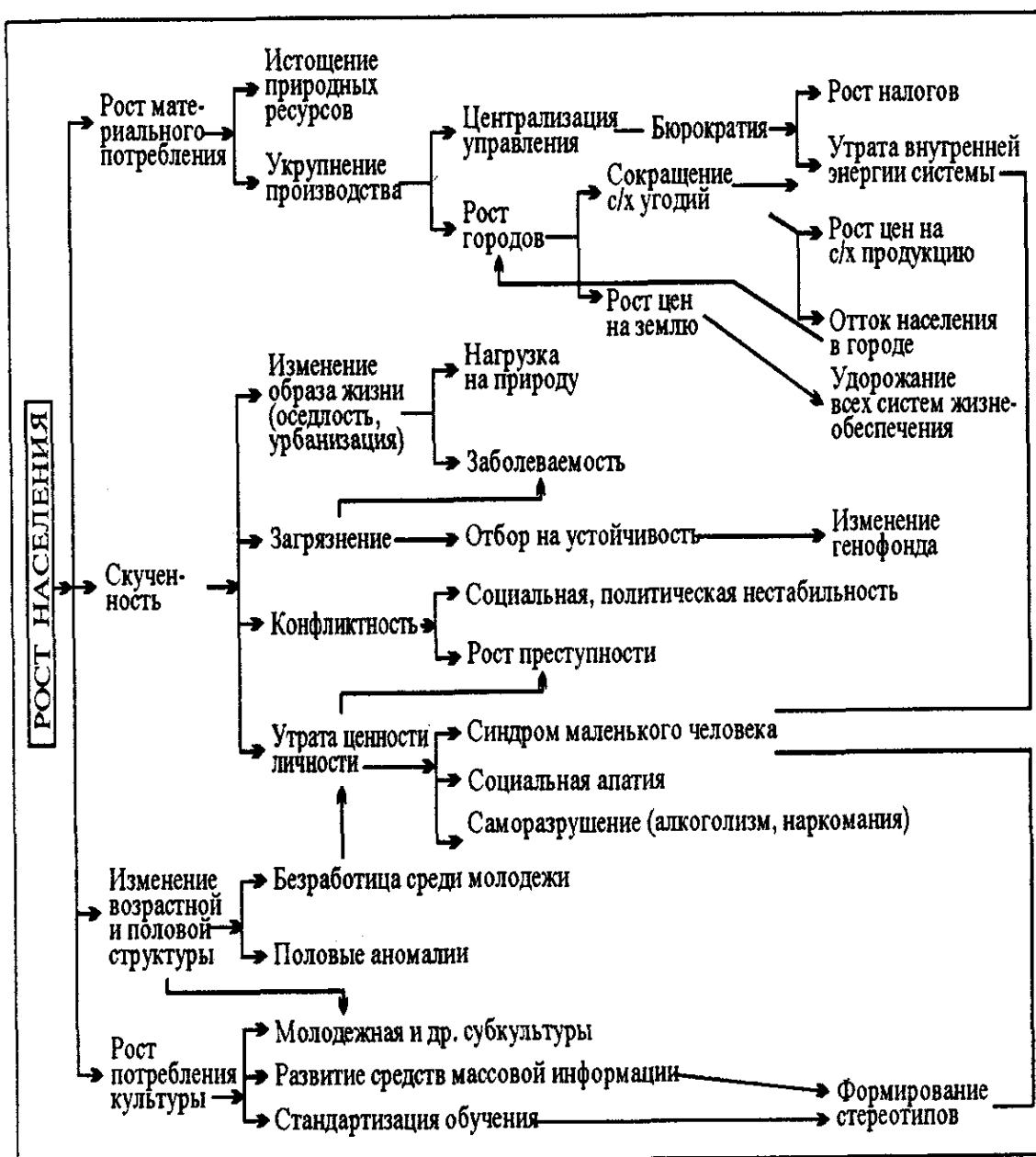


Рис. 13.4. Последствия роста населения (схема типа «модели эффектов»), из В. А. Краилова, 1992

Процессы, сопровождающие рост населения, практически неизбежно охватывают все сферы жизни. Среди них такие, как рост потребления, рост городов, загрязнение среды, изменение образа жизни, падение уровня жизни, централизация, изменение структуры населения, скученность, массовая культура и т. д.

13.3. Антропогенный материальный баланс

За последние сто лет произошли два важных сдвига. *Во-первых*, резко увеличилась численность населения Земли. *Во-вторых*, еще более резко

выросло промышленное производство, производство энергии и продуктов сельского хозяйства. В результате потоки вещества и энергии, вызываемые деятельностью человека, стали составлять заметную долю от общей величины биогенного круговорота. Человечество стало оказывать заметное воздействие на функционирование биосферы.

Биологически человек уже на предысторической фазе развития отличался от всех других одинаковых по размеру млекопитающих исключительной подвижностью, проходя за сутки обычно вдвое большее расстояние, чем они. Люди жили в условиях энергетической недостаточности и вынуждены были охранять огромную кормовую территорию, в которой периодически или постоянно кочевали. И несмотря на это, они долгое время находились в рамках весьма скромного энергетического баланса (рис. 13.5).

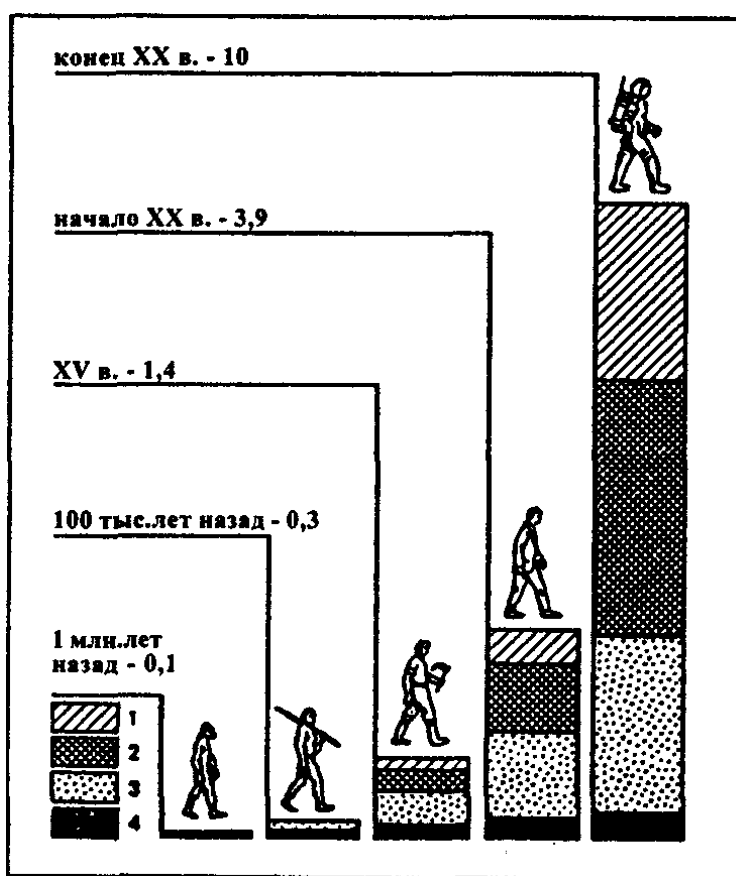


Рис. 13.5. Среднее индивидуальное потребление энергии за год на различных этапах развития человеческого общества и усредненное по странам мира соотношение между валовым общественным продуктом и энергопотреблением (по Н. Ф. Реймерсу, 1990):

- 1 — пища; 2 — домашние работы и услуги (включая торговлю, обучение и т. п.); 3 — промышленность и сельское хозяйство; 4 — транспорт

Расход энергии на одного человека (в ккал/сут.) в каменном веке был около 4 тыс., в аграрном обществе — 12 тыс., в индустриальную эпоху — 70

тыс., а в передовых развитых странах конца XX в. — 230— 250 тыс., т. е. в 58— 62 раза больше, чем у наших далеких предков.

Рост народонаселения требует увеличения продуктов питания, создания новых рабочих мест и расширения промышленного производства. Антропогенный круговорот вещества на Земле в конце XX в. по Т.А. Акимовой, В.В. Хаскину (1994) представлен на рис. 13.6.

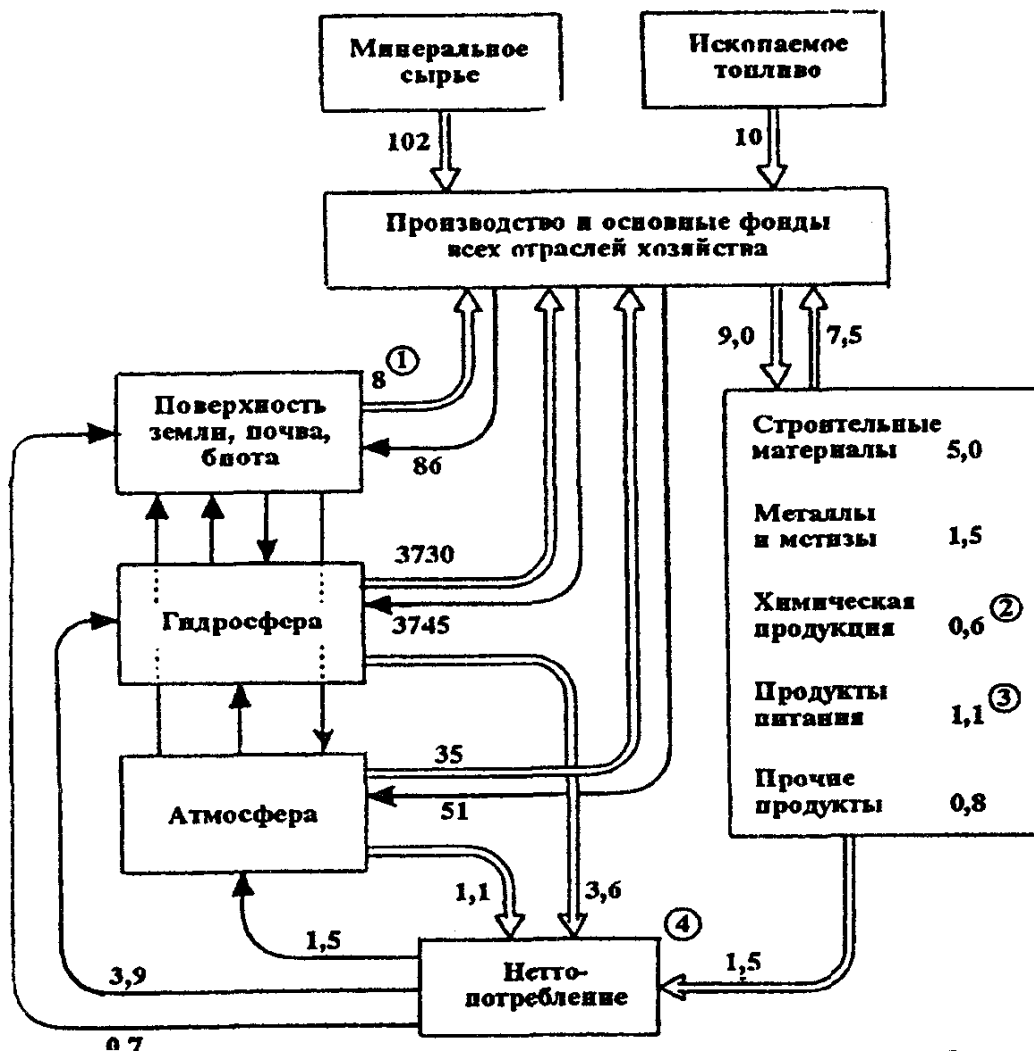


Рис. 13.6. Глобальный антропогенный материальный баланс (ориентировочные данные 1990 г.; Г/год), по Т. А. Акимовой, В. В. Хаскину, 1994

Примечание: двойные стрелки — потоки потребления; одинарные стрелки — потоки отходов и загрязнения среды. Условные обозначения (в кружках): 1 — потребление биомассы; 2 — в химическую продукцию входят минеральные удобрения (0,18 Г_т/год) и органическая синтетика (0,12 Г_т/год); 3 — указаны брутто-продукты; нетто-потребление продуктов питания составляет 0,9 Г_т/год; 4 — имеются в виду все товары (продукты, вещества, материалы, изделия) индивидуального пользования

Человек постоянно вовлекает природные ресурсы в ресурсный цикл (рис. 13.7).

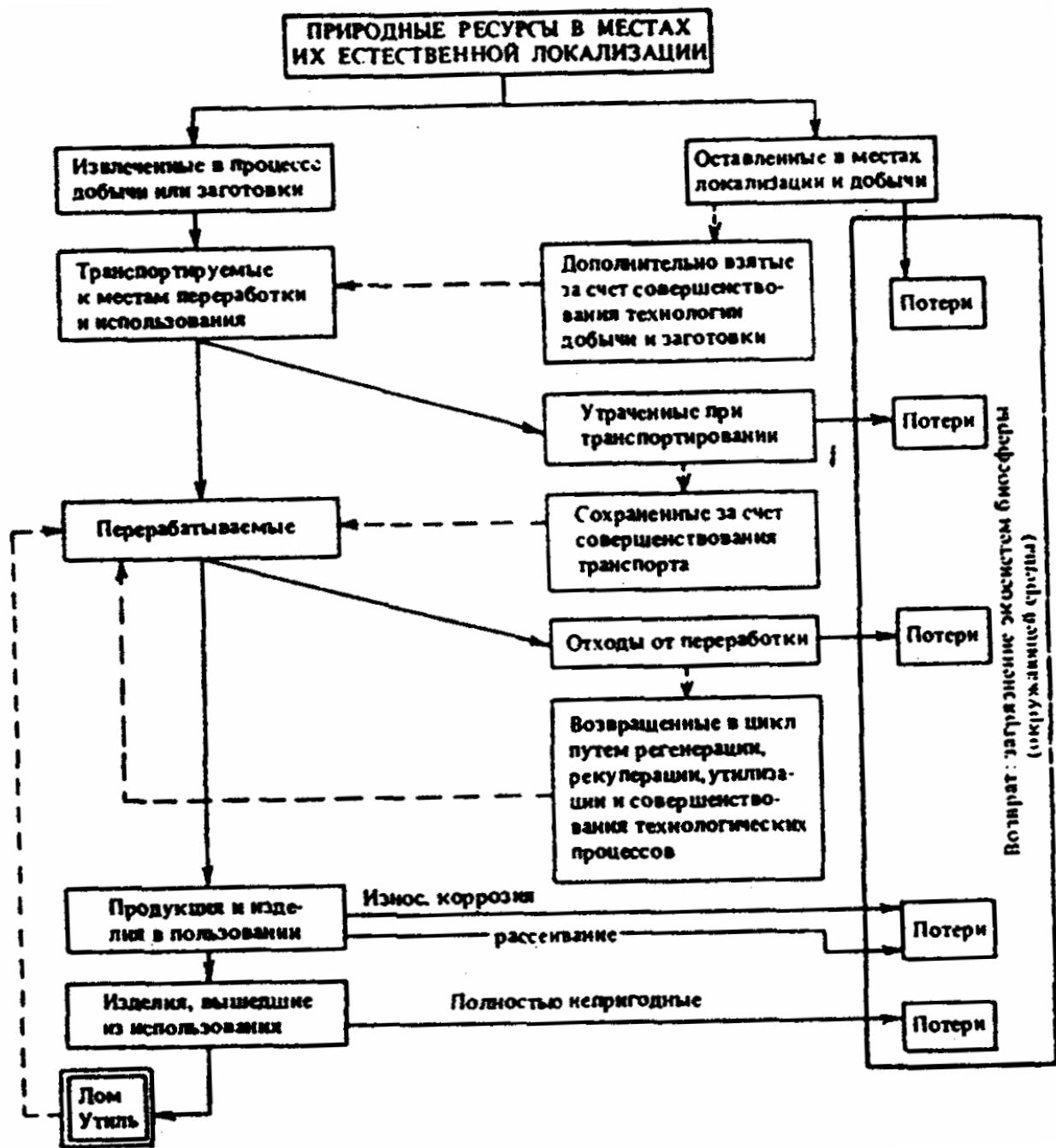


Рис. 13.7. Модель ресурсного цикла
(по Г. В. Стадницкому, Д. И. Родионову, 1996)

Ресурсный цикл — это совокупность превращений и пространственных перемещений определенного вещества или группы веществ на всех этапах использования его человеком, включая его влияние, подготовку к эксплуатации, извлечение из природной среды, переработку, превращение и возвращение в природу.

Ресурсные циклы близки к естественным, представляя собой две дуги единого естественно-ресурсного цикла, протекающего в различных средах: природной и социально-экономической (табл. 13.1).

Ресурсные циклы

Ресурсные циклы на основе использования возобновимых природных богатств	Ресурсные циклы на основе использования полезных ископаемых
1. Цикл почвенно-климатических ресурсов и сельскохозяйственного сырья 2. Цикл лесных ресурсов и лесоматериалов 3. Цикл ресурсов фауны и флоры	1. Цикл энергоресурсов и энергии с гидроэнергетическим и энергохимическим подциклами 2. Цикл металлорудных ресурсов и металлов с коксохимическим подциклом 3. Циклы неметаллического ископаемого сырья с подциклами горно-химических и минеральных

В.А. Черников и др. (2000) считают, что с ростом производительных сил использование природно-ресурсного потенциала неуклонно расширяется, происходит формирование и развитие техногенеза. *Техногенез* — процесс изменения природных комплексов под воздействием производственной деятельности человека, проявляется в преобразовании биосферы, вызываемом совокупностью геохимических процессов, которые связаны с технической и технологической деятельностью людей по извлечению из окружающей среды, концентрации и перегруппировке целого ряда химических элементов, их минеральных и органических соединений-

По Т.А. Акимовой, В.В. Хаскину (1994) общая масса вещества, которое человек перемещает на поверхности планеты в конце XX столетия достигла 4 трлн т в год. Из 120 млрд т (G_T) ископаемых материалов и биомассы, которые мобилизуются мировой экономикой за год, лишь 9 G_T (7,5%) преобразуются в материальную продукцию в процессе производства. Большая часть — около 80% — потребляется и входит в основные и оборотные материальные® фонды и резервы всех отраслей мирового хозяйства, т. е. возвращается в основном в производство. Личное потребление людей составляет только 1,5 G_T , при этом более половины этой массы относится к нетто-потреблению продуктов питания. Только небольшая часть последних минует производственный цикл и не требует дополнительных затрат энергии на приготовление пищи.

В конце XX в. ежедневно требуется всем людям Земли около 2 млн т пищи, 10 млн m^3 питьевой воды, 2 млрд m^3 кислорода для дыхания.

В общем объеме потребляемых человечеством природных ресурсов более 70% приходится на *ресурсы недр*. Из них производится 94% энергоносителей (моторное топливо, топливо для тепловых и атомных электростанций), свыше 90% продукции тяжелой индустрии (прокат труб, конструкционных материалов), около 75% строительных материалов, 60% удобрений и 50% товаров народного потребления непищевого значения.

Минеральные ресурсы также занимают важное место в пищевом потреблении, на их основе изготавливают лекарственные препараты. Подземные артезианские воды, значительная часть которых минерализована, широко используются как в бальнеологических целях, так и для питьевого

водоснабжения. Минеральные грязи, термальные водные источники являются прекрасным средством для лечения различных заболеваний.

В современном мировом хозяйстве применяется свыше 250 разновидностей полезных ископаемых. Строительные камни, руды черных и цветных металлов, камни-самоцветы, золото, серебро, нефть, уголь используются с древнейших времен. Ежегодно в хозяйственный оборот вовлекаются новые месторождения традиционных полезных ископаемых, а также их новые разновидности, полезные свойства которых можно использовать с помощью современных технических средств технологий.

Анализ накопленной добычи полезных ископаемых за истекший период XX в. показывает общую тенденцию прогрессирующего роста! объемов добычи. Если в первой половине XX в. объемы мировой добычи полезных ископаемых удваивались через 50 лет, а затем через 40 лет, то начиная с 50-х гг. отмечается быстрое наращивание темпов и, объемов добычи: срок удвоения сократился до 14—18 лет. В 90-х гг. XX в. в мировом хозяйстве добывается ежегодно около 50 млрд т полезных ископаемых. В России в этот период добывалось около 17% нефти, 25% газа, 15% каменного угля, 14% товарной железной руды от всего объема добычи этих ископаемых. По прогнозам, к 2000 г. этот показатель возрастет в 2—3 раза, т.е. из недр предполагается извлекать ежегодно 100—150 млрд т минеральных ресурсов. В последние 20 лет XX в. будет извлечено из недр 34% суммарной за век добычи угля, около половины всей нефти, более половины естественного газа и более 60% урана.

«Зеленая революция», интенсификация сельскохозяйственного производства стимулирует быстрый рост добычи агрохимических руд. На рубеже века предстоит обеспечить выемку из недр 69% калийных солей и 55% фосфатных руд.

Однако нужно помнить, что богатства недр — полезные ископаемые — относятся к исчерпаемым и невозобновляемым природным ресурсам и их запасы ограничены (табл. 13.2, рис. 13.8).

Таблица 13.2

Мировые запасы топливно-энергетических ресурсов

Вид топлива	Геологические ресурсы	Разведанные извлекаемые ресурсы
Уголь, млрд т	4880—5560	609
Нефть, млрд т	207—252	72—98
Природный газ, трлн м ³	260—270	49—74
Газовый конденсат, млрд т	33—34	6—9
Искусственное жидкое топливо (из сланцев и битуминозных пород), млрд т	342	36
Уран, млн т*	3,2	1,6

*Запасы, которые могут быть извлечены с издержками до 66 долл. на 1 кг содержания оксида урана в урановом концентрате.

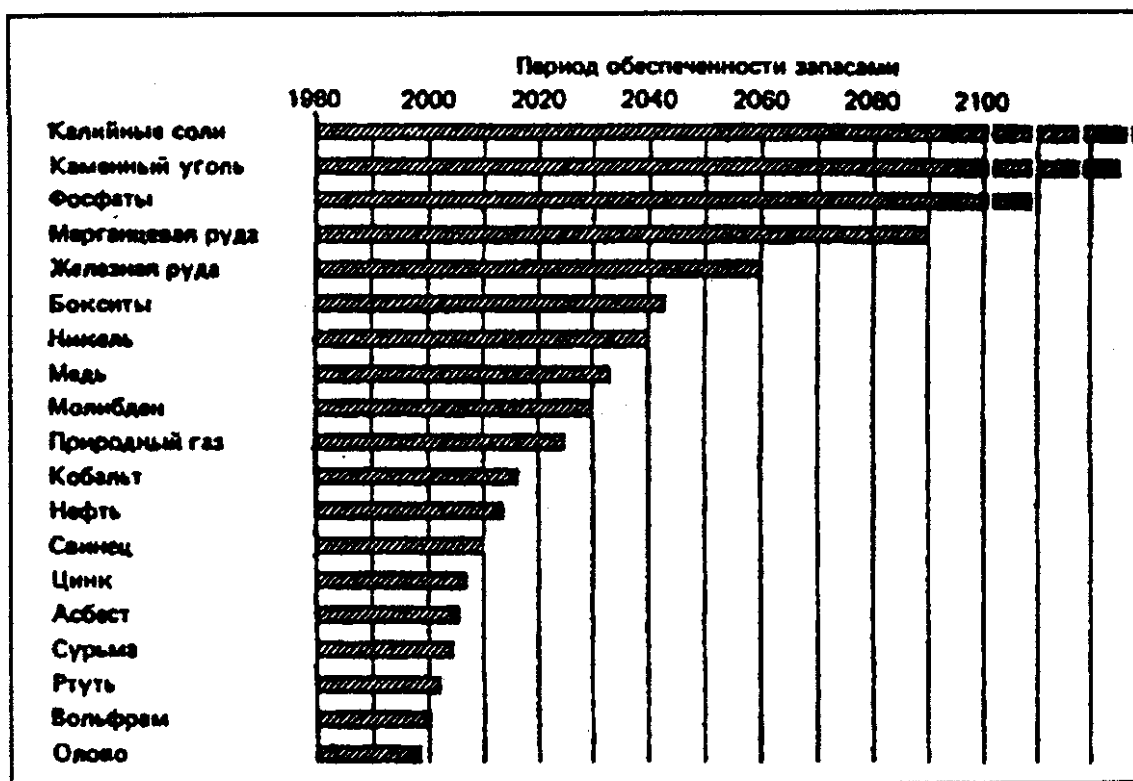


Рис. 13.8. Обеспеченность зарубежных стран мира

А. Е. Ферсман еще в 30-х гг. XX в., имея в виду идею ресурсных циклов, под комплексным использованием сырья подразумевал такую организацию производства, при которой не пропадал бы ни грамм добываемой горной массы, не было бы отходов. Пока же формирующиеся разведанными запасами полезных ископаемых циклы представляют собой главным образом стадии последовательной переработки сырья. Такие циклы называют *простыми, линейными*. Например, связи по вертикали: лесозаготовка — вывозка леса — лесопиление — деревообработка. Данные циклы уже обеспечивают существенный эффект по сравнению с одиночно расположенными (точечными) предприятиями, и в то же время этот результат будет несоизмеримо выше при развитии не только вертикальных, но и горизонтальных связей. Эти связи могут развиваться на каждой стадии цикла, где образуются отходы. На базе этих отходов формируются производства (лесохимия, производство древесно-стружечных плит и др.). Такой цикл называется *сложным*. При кооперировании и комбинировании сокращаются экономические издержки производства, а главное достигается комплексность использования сырья. Динамика их развития может быть представлена следующим образом (рис. 13.9):

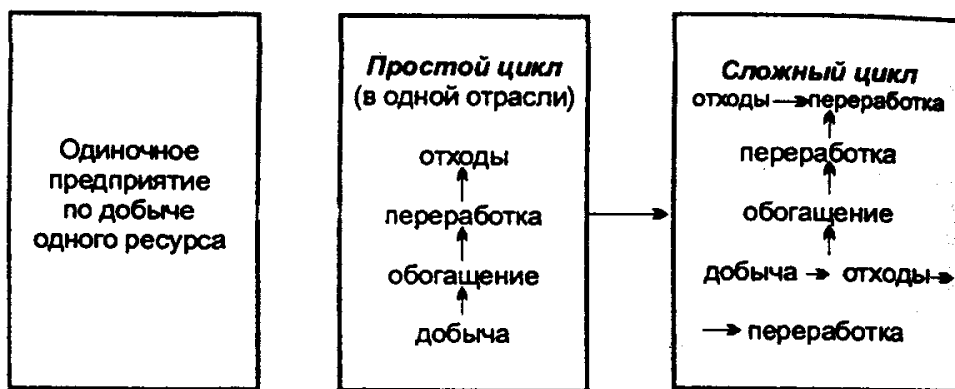


Рис. 13.9. Развитие ресурсного цикла

Таким образом, ресурсные циклы будут постепенно преобразовываться (трансформироваться) на основе тех же принципов, что и естественные циклы — взаимосвязи и замкнутости. Данная организация ресурсных циклов получила название безотходных производств, понимаемых как совокупность технологических процессов, из которых отходы одних используются в качестве сырья для других, что обеспечивает их полную утилизацию. Реальным же, на наш взгляд, является переход к малоотходным производствам, характеризующимся максимально возможной утилизацией выбросов.

13.4. Антропогенные воздействия на потоки энергии и круговороты веществ

Всеми отраслями человеческого хозяйства ежедневно добывается почти 300 млн. тонн веществ и материалов, сжигается около 30 млн т топлива, используется 2 млрд м³ воды и 65 млрд м³ кислорода. Все это сопровождается расходом природных ресурсов и массированным загрязнением среды. Так, на рис. 13.10 показан поток энергии и круговорот вещества в современном промышленно развитом обществе.

Сравнение антропогенных материальных потоков с параметрами биосферного круговорота показывает, что человеческая деятельность определяет существенную долю биогеохимической динамики вещества на планете. Общее потребление пресной воды человечеством достигло 2% объема влаги, вводимой в биосферный круговорот транспирацией всех растений суши. Антропогенный обмен газов в атмосфере составляет 15—18% всего биотического газообмена. Уровень использования продукции биомассы достиг 10%. Т.А. Акимова, В.В. Хаскин (1994) приводят данные о том, что человечество в результате своей жизнедеятельности возвращает в атмосферу 1,5 Г выдыхаемых углекислого газа и паров. При этом выделяется 18 ЭДж теплоты. На поверхность земли и в водоемы переходит 3,9 Г жидких и 0,7 Г твердых отходов (экскрементов людей и бытового мусора). Разница между приходом и расходом, близкая к 100 млн т в год, указывает на рост численности, массы человечества и массы предметов и материалов

следующие негативные тенденции.

1. Потребление ресурсов Земли настолько превысило темпы их естественного воспроизводства, что истощение природных богатств стало оказывать заметное влияние на их использование, на национальную и мировую экономику, привело к необратимому обеднению литосферы и биосферы.

2. Отходы, побочные продукты производства и быта загрязняют биосферу, вызывают деформации экологических систем, нарушают *глобальный круговорот веществ* и создают угрозу для здоровья человечества (рис. 13.11).



Рис. 13.11. Пути нарушения деятельностью человека устойчивого уровня эксплуатации ресурсов естественной биоты (по Б. Небелу, 1993)

Главной причиной противоречий оказывается именно *количественная экспансия человеческого общества* — высший уровень и быстрое нарастание совокупной антропогенной нагрузки на природу, усиление его разрушающего

воздействия. Все это имеет очень серьезные не только экологические, но и социально-биологические и экономические последствия (рис. 13.12).

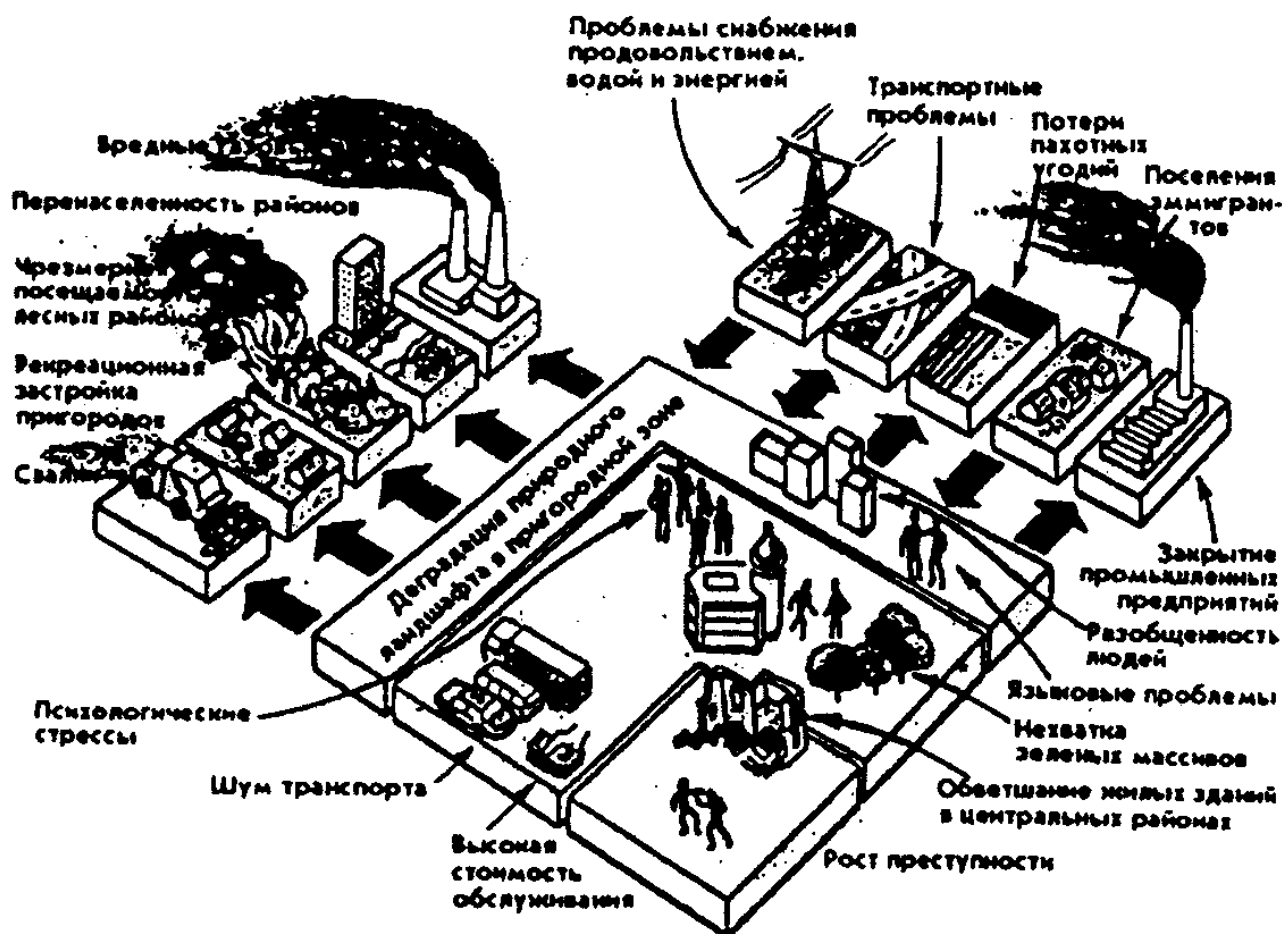


Рис. 13.12. Модель возможных негативных экологических и социальных последствий урбанизации

Существенным отличием антропогенного массообмена от *биотического круговорота веществ в природе* является то, что первый не образует или почти не образует замкнутых циклов. Он существенно разомкнут как в качественном, так и количественном отношении. Может быть реально возобновлена только часть изъятых человеком из природы биологических ресурсов. Может быть утилизирована биотой или нейтрализована в результате биогеохимической миграции веществ только часть отходов производства. Темпы возобновления, утилизации и нейтрализации в современную эпоху отстают от темпов изъятия ресурсов и загрязнения среды. Наиболее характерно это для крупных промышленных городов (рис. 13.13 и 13.14).

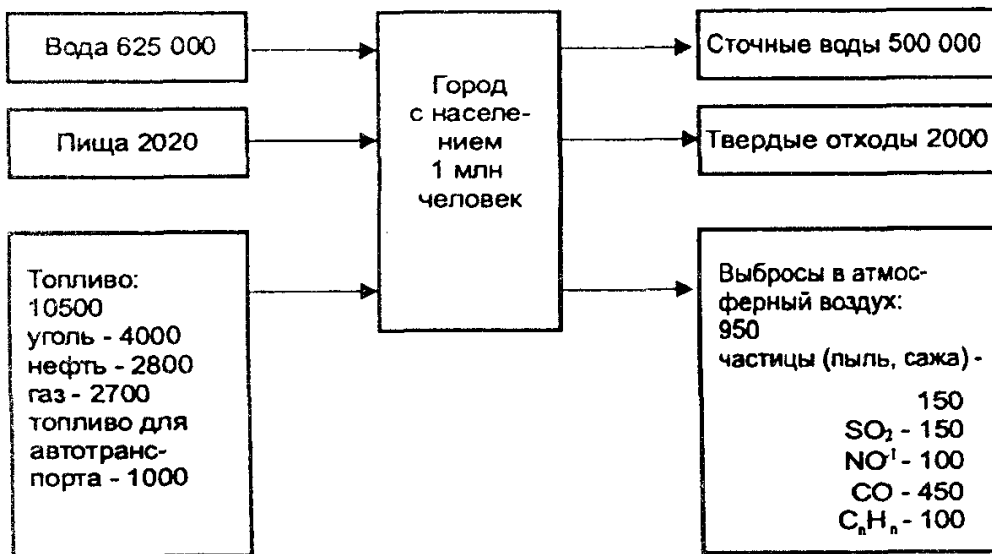


Рис. 13.13. Массообмен современного промышленного города (т/сутки)

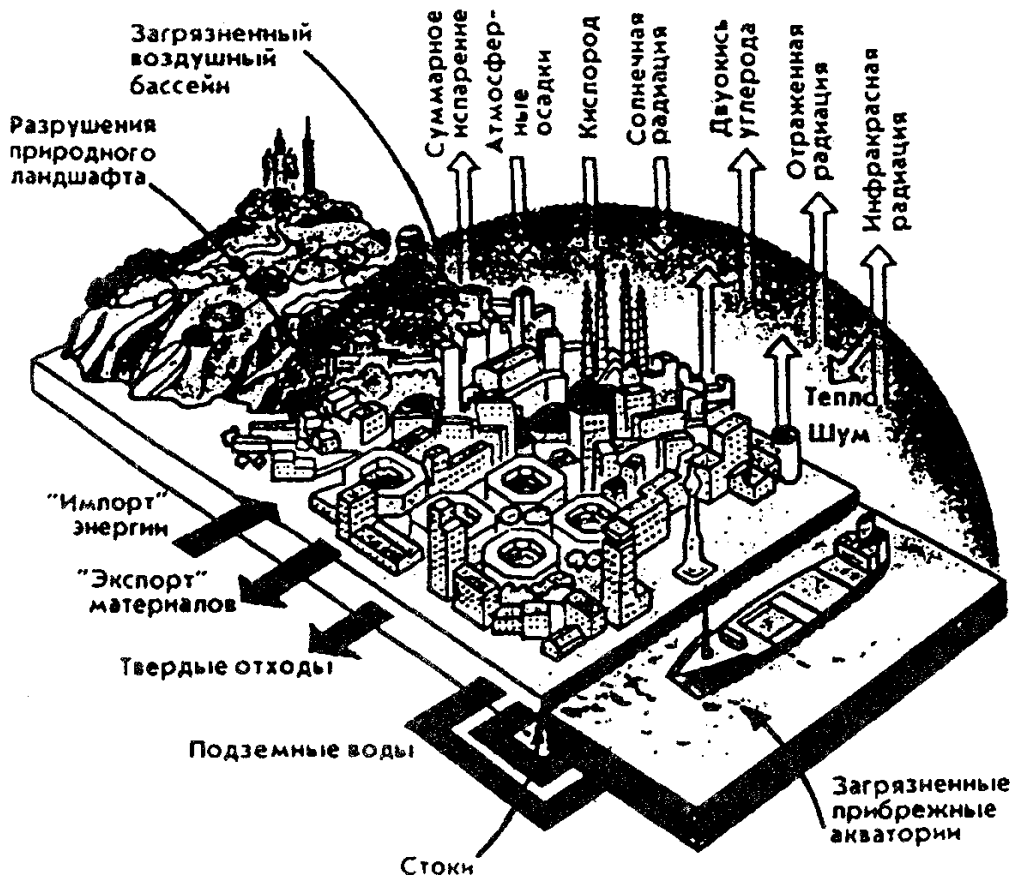


Рис. 13.14. Взаимодействие города и природной среды

В пределах крупных городов изменены все элементы окружающей среды. В связи с тем, что антропогенный обмен составляет существенную часть биосферного круговорота веществ, то своей разомкнутостью он нарушает необходимую высокую степень замкнутости глобального биотического

круговорота, выработанную в длительной эволюции и являющуюся важнейшим условием стационарного состояния биосферы. Антропогенные воздействия оказывают влияние и на *круговороты воды, кислорода, углерода, азота, фосфора, серы*.

В одних случаях влияние хозяйственной деятельности человека на *круговорот воды*, или природный гидрологический цикл, может быть целенаправленным, в других — случайным, непредусмотренным (рис. 13.15).

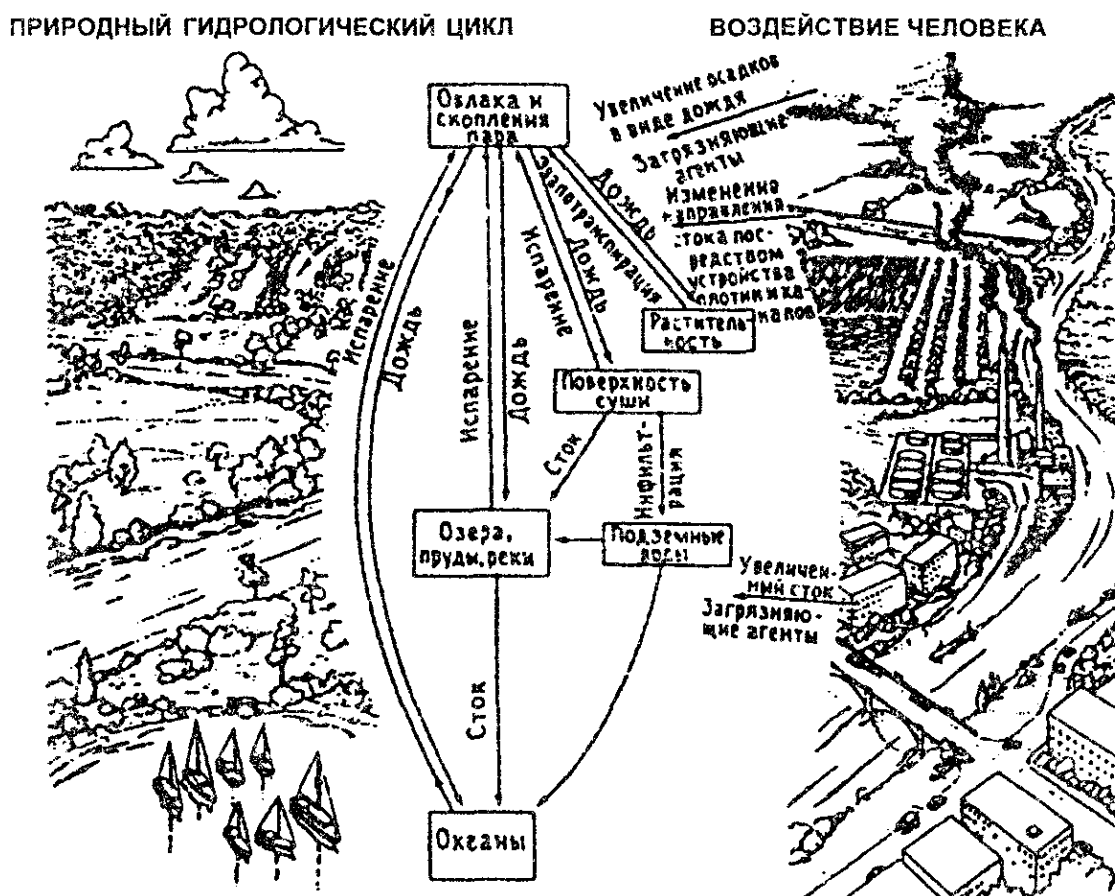


Рис. 13.15. Антропогенное воздействие на круговорот воды (природный гидрологический цикл), по П. Ревеллю, Ч. Ревеллю, 1994

Так, количество осадков в промышленных регионах, как правило, увеличивается. Причиной этого служит обилие мельчайших частиц минеральных веществ, ускоряющих конденсацию водяных паров. Другой пример — усиление стока воды в результате уничтожения растительного покрова. Как известно, растительный покров (деревья, травы и др.) улавливают и удерживают воду, просачивающуюся в почву. Уничтожение растительности усиливает сток воды и может привести к наводнению. Нередко человек искусственно препятствует стоку речных и озерных вод, например в океаны. В таких случаях происходит загрязнение воды химическими и биологическими отходами.

Жизнедеятельность живых организмов, как известно, поддерживается современным соотношением в атмосфере кислорода и углекислого газа. Естественные процессы потребления кислорода и углекислого газа и их поступление в атмосферу сбалансированы. Антропогенное воздействие оказывает заметное влияние на *круговорот кислорода* в биосфере. С развитием промышленности и транспорта кислород используется на процессы горения. Например, на сжигание разных видов топлива требуется от 10 до 25% кислорода, производимого зелеными растениями. Уменьшается поступление кислорода в атмосферу из-за сокращения площадей лесов, степей и увеличения пустынь. Сокращается число продуцентов кислорода и в водных экосистемах. Главная причина — загрязнение океанов и морей, рек и озер. Ученые считают, что в ближайшие 150—180 лет количество кислорода в атмосфере может сократиться на 1/3 по сравнению с его содержанием в конце XX в. Особую тревогу в последние годы вызывает часто наблюдаемое разрушение озонового слоя.

Деятельность человека нарушает естественный баланс *круговорота углерода* (рис. 13.16).

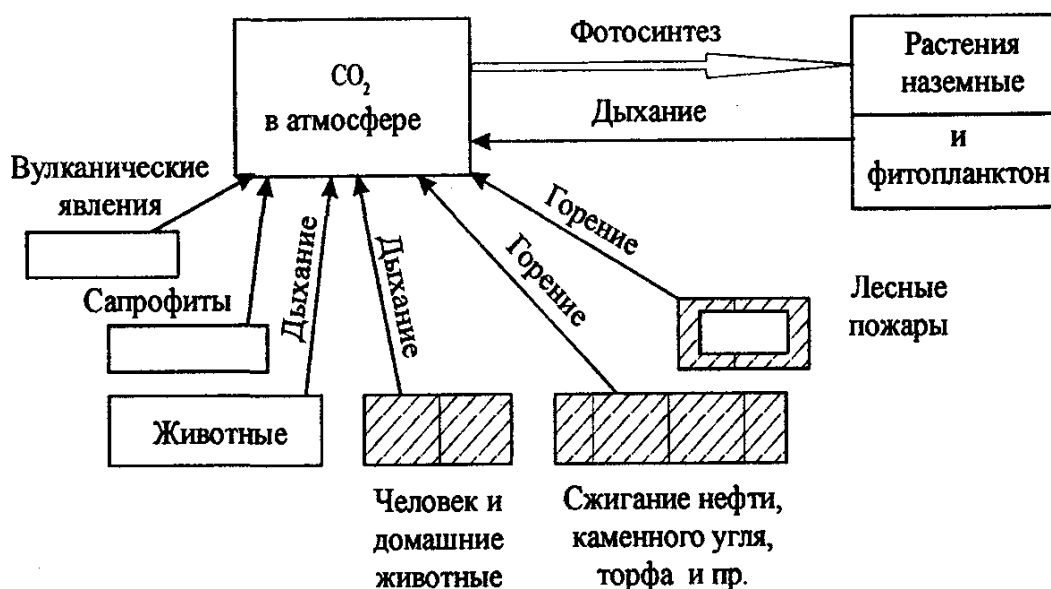


Рис. 13.16. Антропогенное воздействие на круговорот углерода

Глобальное равновесие (углекислый газ — живое вещество — отмершая органика) сильно сдвинуто практически во всех звеньях. *Во-первых*, при сгорании топлива при существующем уровне его потребления ежегодно в атмосферу дополнительно поступает $5 - 6 \cdot 10^9$ т С. *Во-вторых*, выжигание тропических лесов для расширения пашни, необходимого в связи с ежегодным приростом населения в тропических и субтропических странах на 2,4%, приводит к высвобождению в виде углекислого газа около $5 \cdot 10^8$ т С ежегодно. *В-третьих*, примерно такое же количество органического С фитомассы тропических лесов переходит в атмосферу вследствие лесозаготовок, при которых вывозится в виде древесины только часть фитомассы, а отходы (ветви,

хвоя и т. д.) и поврежденные деревья сгнивают и минерализуются. В четвертых, из почвы пашен, в первую очередь тропиков, в атмосферу ежегодно переходит еще $3 - 10 \cdot 10^8$ С, первоначально содержащегося в органическом веществе почвы. Общее количество органического С, потерянного всеми наземными экосистемами, включая и нетропические, за исторический период составляет около $7 - 10 \cdot 10^{11}$ т. Таким образом, целый ряд антропогенных процессов существенно сдвигает биосферный баланс углерода в сторону увеличения концентрации углекислого газа в атмосфере. Хотя часть CO_2 выделившуюся при сгорании топлива, поглощают океаны, большая же ее часть остается в атмосфере. Результаты анализов убедительно свидетельствуют о неуклонном возрастании CO_2 в атмосфере, начиная с 50-х гг. XX в. Представляется наиболее вероятным повышение уровня двуокси углерода в атмосфере к 2000 г. на 25%. Такое увеличение способно вызвать повышение глобальной температуры на 1°C , «парниковый эффект». Это крайне опасно. В силу «парникового эффекта» и возможности изменения климата произойдет таяние полярных льдов, повышение уровня Мирового океана, затопление прибрежных территорий, ликвидация важных местообитаний для многих видов, включая человека.

Дж. Митчелл (1979) считает, что в конце XX в. ожидаемое повышение температуры поверхности Земли проявится достаточно отчетливо. Он также полагает, что ко времени, когда возмущение климата от повышенного содержания CO_2 проявит себя в полной мере, и которое, возможно, наступит через тысячелетия или позже, температура земной атмосферы в глобальном масштабе может превзойти самые высокие уровни, имеющие место за прошедшие миллионы лет истории Земли.

Человек вмешивается и в *естественный круговорот азота* (рис. 13.17).

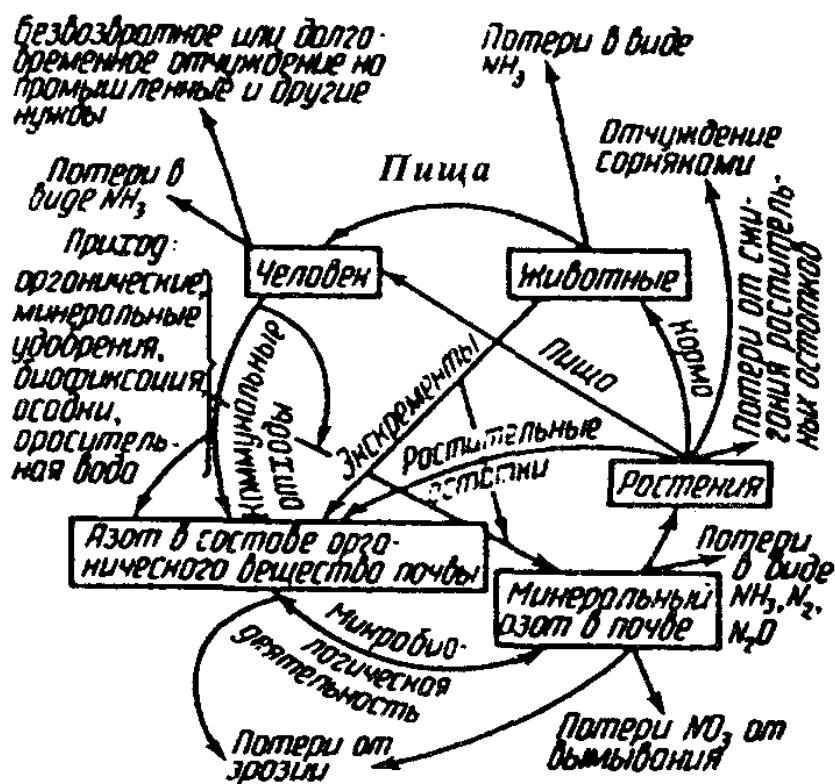


Рис. 13.17. Антропогенное воздействие на круговорот азота

Фиксация атмосферного азота промышленностью более 30 млн т в год составляет в конце XX в. не менее трети всего имеющегося поступления соединений азота на поверхности суши и в океан (около 92 млн т ежегодно, включая индустриальную фиксацию; в это количество не входят газообразные и аэрозольные загрязнения атмосферы) и около половины того поступления азота в биосферу, которое было до промышленной революции. Денитрификация, приводящая к выводу азота из экосистем, составляет около 83 млн т в год, а отсюда ежегодно в биосфере накапливается до 9 млн т азота в связанной форме. Поток связанного азота, потребляемого непосредственно человечеством в виде пищевого белка и одежды, при годовой норме 5 кг может составить в 2000 г. 32 млн т.

Кроме того, окислы азота, попадая в атмосферу, играют существенную роль в образовании смога. Избыток нитратов, попадающих в водоемы в результате неразумного применения удобрений в сельском хозяйстве, приводит к развитию в этих водоемах колоссальных популяций водорослей и, как следствие, к эвтрофикации водоемов. Выбросы аммиака и различных окислов азота в атмосферу составляют ежегодно 200—350 млн т, определенная часть которых возвращается на поверхность почвы или водоемов в виде «кислых осадков», вызывающих губительные изменения в экосистемах.

В ряде регионов биосферы антропогенное поступление азота в экосистемы преобладает над всеми другими источниками. Например, в США из 21 млн т азота, ежегодно поступающего в почвы, на атмосферные осадки

приходится 5,6 млн т, на биогенную фиксацию — 4,8 млн т, на минеральные удобрения — 7,5 млн т.

В связи с тем, что на Земле запасы фосфора — важного элемента для функционирования экосистем — малы (содержание не превышает 1 % в земной коре), любое воздействие человека на *биогеохимический круговорот фосфора* имеет ряд отрицательных последствий (рис. 13.18).

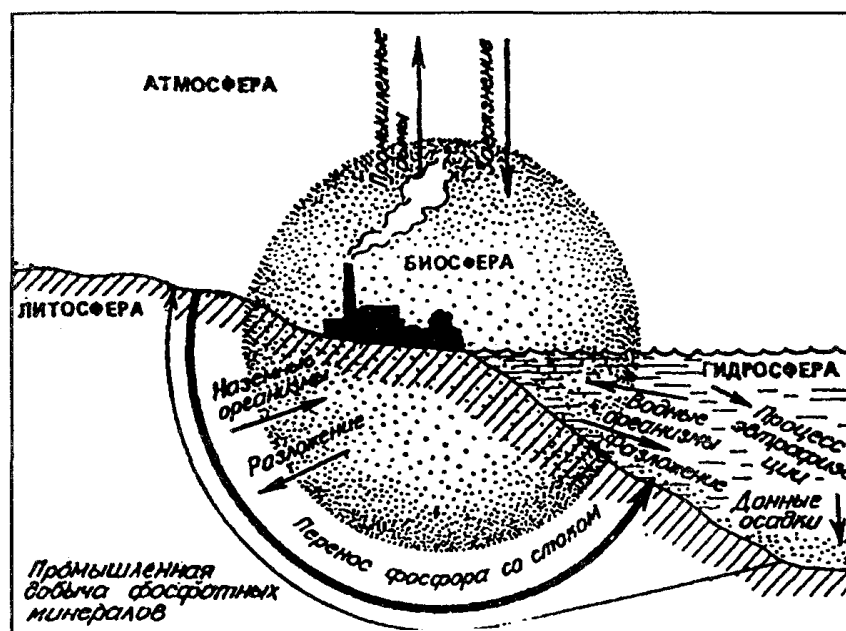


Рис. 13.18. Изменение круговорота фосфора в результате хозяйственной деятельности человека

Потери фосфора делают его круговорот менее замкнутым. Эти нарушения связаны со следующими антропогенными факторами.

1. Извлечение фосфора из руд и шлаков, производство и применение удобрений для сельского хозяйства.
2. Производство препаратов, содержащих фосфор и используемых в промышленности и быту.
3. Производство большого количества фосфорсодержащих продуктов и кормов, вывоз и потребление их в зонах концентрации населения.
4. Добыча морепродуктов и потребление их на суше, которое включает за собой перераспределение биогенных фосфатов из океана на сушу.

Замена природных биоценозов агроценозами сопровождается утратой значительных запасов фосфора, так как его содержание в фито-массе лесов и луговых степей достигает нередко десятков килограммов на гектар, а в лесных подстилках — еще больше. Потери фосфора при водной эрозии почв также весьма значительны. Эродируемые почвы теряют фосфора до 9-22 кг с гектара в год.

В 90-х гг. XX в. мировое производство фосфорных удобрений и других соединений фосфора составляло около 35 млн т в год в пересчете на P_2O_5 , а к 2000 г. ожидается удвоение этой цифры. Основное количество этих фосфатов

извлекается из горных пород, остальная часть — из гуано. Дальнейшее использование этого фосфора таково: из 10 частей фосфора, израсходованного на корм скоту, человеку с продуктами питания попадает одна часть, три части поглощаются почвой и остаются там, а шесть частей, или 60%, поступают в экскреты и, если не используются в качестве удобрений, что нередко и происходит на практике, то смываются в водоемы и вызывают их эвтрофикацию. Попавший в реки фосфор только частично поступает в океан. Часть его удерживается в водохранилищах, опять же стимулируя их эвтрофикацию. Таким образом, наблюдается перекачка фосфора из горных пород (апатиты, фосфориты) в клетки сине-зеленых водорослей, накапливающихся в эвтрофицированных водоемах. Миграция фосфора по этим цепям, вероятно, не меньше, чем естественный процесс его поступления с речными стоками в воды Мирового океана, который составляет около 2 млн т или несколько больше.

П. Дювиньо (1967) подчеркивал, что *«положение однажды окажется весьма угрожающим, и можно согласиться с Уэлсом, Хаксли и Уилсом (1939) в том, что фосфор наиболее слабое звено в жизненной цепи, которая обеспечивает существование человека»*.

Общее количество серы, вовлеченное в ее *биогеохимический цикл*, оценивается следующими цифрами (в год): из океана в атмосферу поступает 82 млн т, а осаждается 96 млн т. С суши в атмосферу поступает 130 млн тонн и возвращается 116 млн т. Антропогенные источники дают 46% поступления серы с суши в атмосферу, и практически все ее соединения, поступившие туда техногенным путем в виде окислов и других соединений, возвращаются на поверхность земли и оказывают губительное действие на экосистемы. Один из основных антропогенных источников соединений серы, поступающих в биосферу, — это сера извлеченных из недр нефти и угля или сера, накопленная живым веществом былых биосфер на протяжении огромного времени, возвращаемая в современную биосферу «залпом». По прогнозам, глобальные выбросы техногенных окислов серы по сравнению с началом 70-х гг. XX в. к 2000г. могут увеличиться в 2—3,5 раза. Такое перенасыщение будет способствовать *значительному изменению естественного круговорота серы в природе*.

Большая часть двуокиси серы в течение нескольких дней после выброса в атмосферу превращается в сульфаты и серную кислоту. За это время ветры могут отнести эти загрязнения на сотни километров от места их выброса, вызвать кислотные дожди и, как результат, разрушение материалов, повреждение растений, заболеваемость и даже смерть животных. Считают, что высокое содержание окислов серы в воздухе непосредственно влияет на увеличение заболеваемости людей и даже на рост смертности.

13.5. Классификация антропогенных воздействий

На интенсивность использования природных ресурсов и тесно связанное с нею состояние окружающей среды в современную эпоху объективно влияют две группы факторов: *первая* — научно-техническая революция (НТР) и ее проявление в производственной деятельности человеческого общества, *вторая* — демографические факторы (рост численности населения, урбанизация). Обе группы факторов взаимообусловлены. С одной стороны, достижение НТР в ходе производственной деятельности реализуются людьми, одновременно выступающими и творцами научно-технического прогресса (НТП). С другой стороны, достижения НТР объективно влияют на увеличение численности народонаселения благодаря росту производства продуктов питания и снижения смертности.

Принципиальная схема взаимодействия основных факторов в системе «общество — окружающая среда» по В.Ф. Протасову, А.В. Молчанову (1995) состоит из двух подсистем (рис. 13.19).

В социально-экономической подсистеме анализируется влияние *научно-технической революции* на развитие и территориальное размещение производительных сил с учетом демографических факторов, в том числе и урбанизации.

В *природно-ресурсной подсистеме* определяется влияние развития производительных сил на количественное и тесно связанное с ним качественное истощение природных ресурсов различных видов. Количественное истощение природных ресурсов связано с уменьшением их общих запасов из-за высоких темпов расходования, а качественное истощение — с поступлением в окружающую среду (атмосфера, вода, почвенный и растительный покровы) веществ — загрязнителей биосферы. Для минерально-сырьевых ресурсов качественное истощение связывается со снижением их промышленных кондиций.

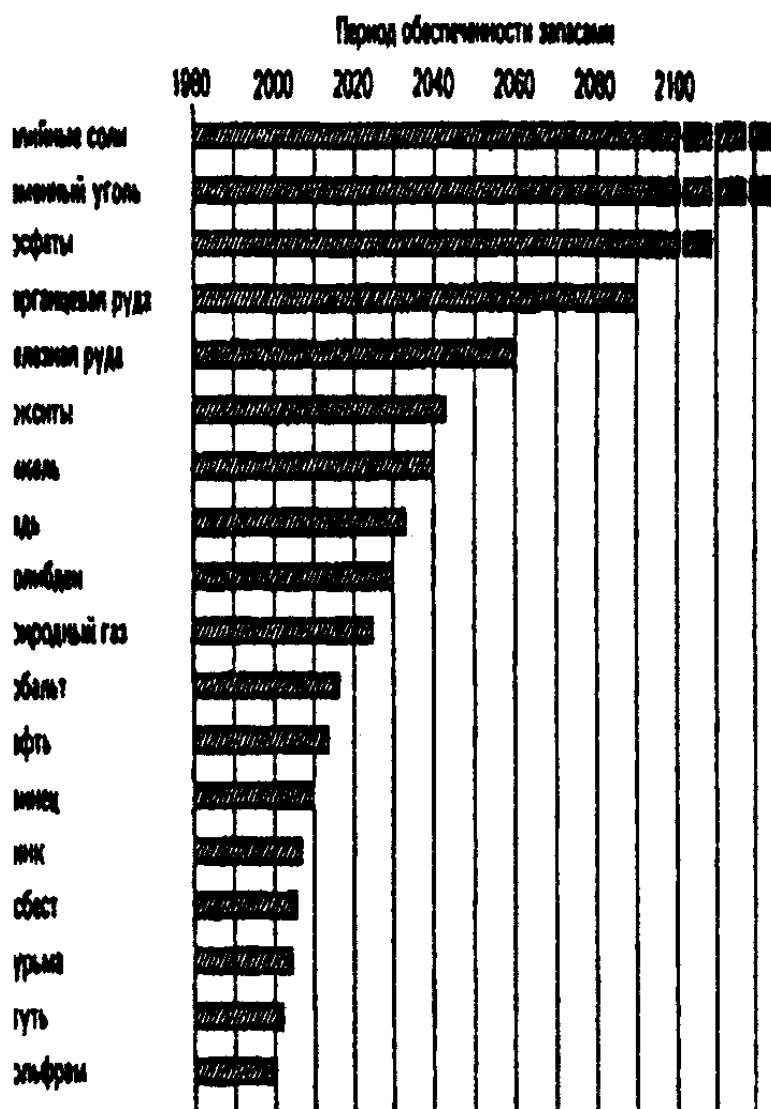


Рис. 13.19. Взаимодействие основных факторов в системе «общество — окружающая среда» (по В. Ф. Протасову, Д. В. Молчанову, 1995)

Антропогенные воздействия на экосферу и среду обитания людей Т. А. Акимовой, В. В. Хаскиным (1994) подразделены по следующим категориям.

1. *Общий характер процессов* антропогенного воздействия, предопределяемый формами человеческой деятельности: 1) изменение ландшафтов и целостности природных комплексов; 2) изъятие природных ресурсов; 3) загрязнение окружающей среды.

2. *Материально-энергетическая природа* воздействий: механические, физические (тепловые, электромагнитные, радиационные, радиоактивные, акустические), физико-химические, химические, биологические, факторы и агенты, их различные сочетания.

3. *Категории объектов воздействия*: природные ландшафтные комплексы, поверхность земли, почва, недра, растительность, животный мир, водные объекты атмосферы, микросреда и микроклимат обитания, люди и другие реципиенты.

4. *Количественные характеристики воздействия*: пространственные масштабы (глобальные, региональные, локальные), единичность и множественность, сила воздействий и степень их опасности (интенсивность факторов и эффектов, характеристики типа «доза— эффект», пороговость, допустимость по нормативным экологическим и санитарно-гигиеническим критериям, степень риска и т. п.).

5. *Временные параметры и различия воздействий по характеру наступающих изменений*: кратковременные и длительные, стойкие и нестойкие, прямые и опосредованные, обладающие выраженными или скрытыми следовыми эффектами, вызывающие цепные реакции, обратимые и необратимые и т. д.

С последними категориями классификации связано еще деление всех антропогенных изменений на преднамеренные и непреднамеренные, попутные, побочные.

Преднамеренные преобразования: освоение земель под посевы или многолетние насаждения, сооружение водохранилищ, каналов и оросительных систем, строительство городов, промышленных предприятий и путей сообщения, рытье котлованов, разрезов, шахт и бурение скважин для добычи полезных ископаемых, осушение болот и т. д. *К непреднамеренным изменениям* относят: загрязнение окружающей среды, изменения газового состава атмосферы, изменения климата, кислотные дожди, ускорение коррозии металлов, образование фотохимических туманов (смогов), нарушение озонового слоя, развитие эрозионных процессов, наступление пустыни, экологические катастрофы в результате крупных аварий, обеднение видового состава биоценозов, развитие экологической патологии у населения и т. п. На первый план выступают непреднамеренные экологические изменения не только по той причине, что многие из них очень значительны и важны, а также и потому, что они хуже контролируются и чреваты непредвиденными эффектами.

13.6. Экологические кризисы и экологические катастрофы

Нерациональное природопользование является причиной экологических кризисов и экологических катастроф. *Экологический кризис* — это обратимое изменение равновесного состояния природных комплексов. Он характеризуется не столько усилением воздействия человека на природу, сколько резким увеличением влияния измененной людьми природы на общественное развитие. Проявление экологического кризиса нередко называют «эффектом бумеранга». Известен ряд экологических кризисов: относительного обеднения доступных примитивному человеку ресурсов промысла и собирательства, обусловивший стихийные биотехнические мероприятия типа выжигания растительности для ее лучшего и более раннего роста (с наступлением весны, влажного периода года); перепромысла крупных позвоночных животных (50—10 тыс. лет назад); современный кризис глобального загрязнения, которому, по мнению ученых, соответствует высший этап научно-технической революции. Человек выступает

при экологическом кризисе активно действующей стороной. История цивилизации доказывает, что вслед за экологическим кризисом следует революционное изменение во взаимоотношениях общества и природы.

В предистории и истории человечества выделяют ряд экологических кризисов и революций (рис. 13.20).



Рис. 13.20. Экологические кризисы и революции (масштаб условный), по Н. Ф. Реймерсу, 1990

1. Изменение среды обитания живых существ, вызвавшее возникновение прямоходящих антропоидов — непосредственных предков человека.

2. Кризис относительного обеднения доступных примитивному человеку ресурсов промысла и собирательства, обусловившего стихийные биотехнические мероприятия типа выжигания растительности для лучшего и более раннего роста.

3. Первый антропогенный экологический кризис — массовое уничтожение (перепромысел) крупных животных («кризис консументов»), связанный с последовавшей за ним сельскохозяйственной экологической революцией (рис. 13.21).

4. Экологический кризис засоления почв и деградация примитивного поливного земледелия, недостаточность его для растущего народонаселения Земли, что привело к преимущественному развитию неполивного земледелия.

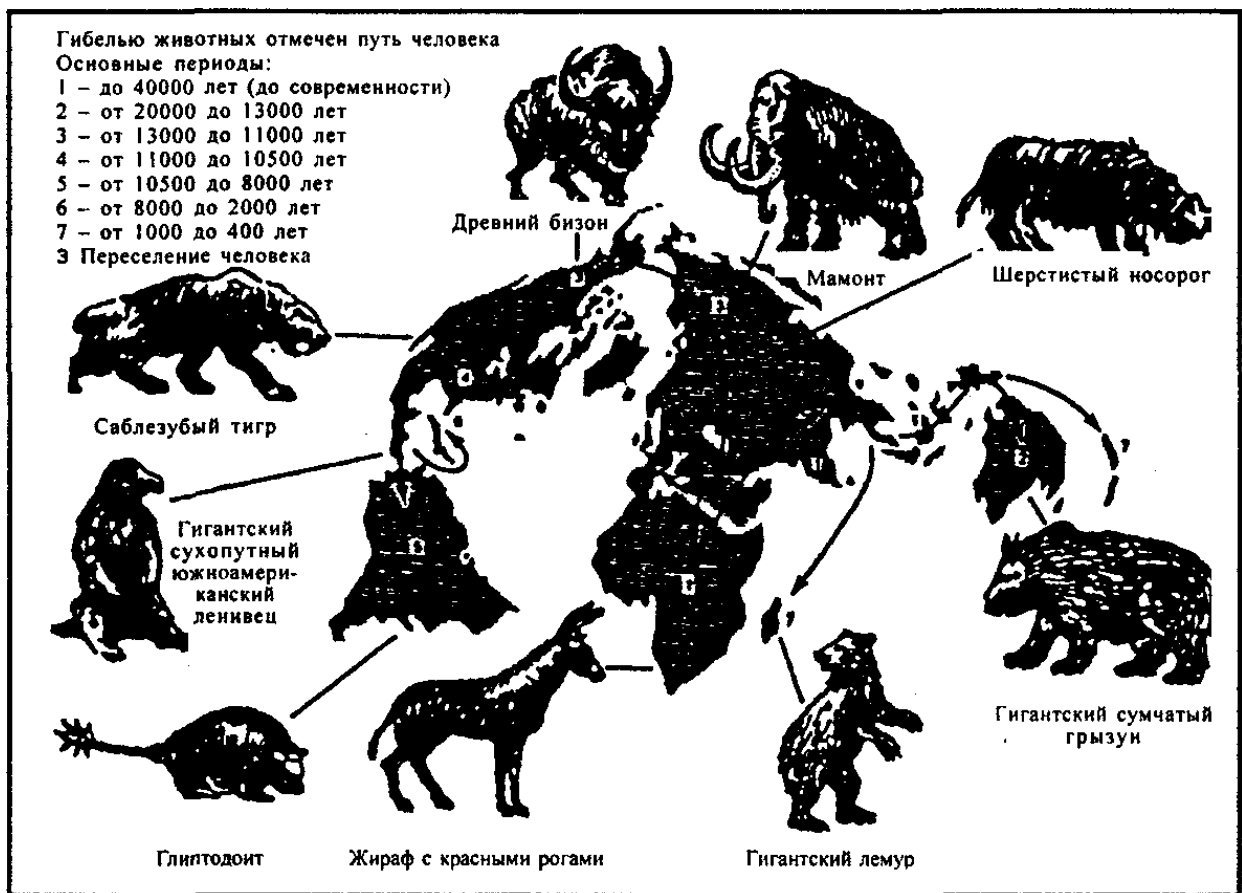


Рис. 13.21. Схема, иллюстрирующая совпадение по времени исчезновения некоторых крупнейших представителей животного мира плейстоцена и заселения мест их обитания охотниками палеолита, т.е. палеолитический перепромысел (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)

5. Экологический кризис массового уничтожения и нехватки растительных ресурсов, или «кризис продуцентов», связанный с общим бурным развитием производительных сил общества, вызвавший широкое применение минеральных ресурсов, промышленную, а в дальнейшем и научно-техническую революцию.

6. Современный кризис угрозы недопустимого глобального загрязнения. Здесь редуценты не успевают очищать биосферу от антропогенных продуктов или потенциально не способны это сделать в силу неприродного характера выбрасываемых синтетических веществ. Этот кризис называют «кризисом редуцентов», которому соответствует высший этап научно-технической революции — реутилизация продуктов и условное замыкание технологических циклов.

С «кризисом редуцентов» почти одновременно наступают два других экологических напряжения: термодинамическое (тепловое) и снижение надежности экосистем. Они связаны с экологическими ограничениями производства энергии в нижней тропосфере и нарушением природного экологического равновесия. Данные экологические кризисы ближайшего будущего будут разрешены на основе энергетической и эколого-плановой экологических революций. Первая будет заключаться в максимальной

экономии энергии и переходе к ее источникам, практически не добавляющим тепло в приземный слой тропосферы (главным образом солнечным), вторая — в регулируемой *коэволюции* в системе «общество — природа».

Экологическая катастрофа — это *природная аномалия* (длительная засуха, массовый мор, например, скота и т. д.), зачастую возникающая на основе прямого или косвенного воздействия человеческой деятельности на природные процессы и ведущая к остронеблагоприятным экономическим последствиям или массовой гибели населения определенного региона; *авария технического устройства* (атомной электростанции, танкера и т. п.), приведшая к остронеблагоприятным изменениям в среде и повлекшей за собой массовую гибель живых организмов и экономический ущерб; одно из *состояний природы*. Экологическая катастрофа отличается от экологического кризиса тем, что кризис — это обратимое состояние, где человек выступает активно действующей стороной, а катастрофа — необратимое явление, человек здесь вынужденно пассивная, страдающая сторона. В более широком понимании экологические катастрофы — это фазы развития биосферы, где происходит качественное обновление живого вещества, например вымирание одних видов и возникновение других.

13.7. Понятие загрязнения окружающей среды. Виды загрязнителей

Под загрязнением окружающей среды понимают любое внесение в ту или иную экологическую систему не свойственных ей живых или неживых компонентов, физических или структурных изменений, прерывающих или нарушающих процессы круговорота и обмена веществ, потоки энергии со снижением продуктивности или разрушением данной экосистемы.

Различают *природные загрязнения*, вызванные природными, нередко катастрофическими, причинами, например извержение вулкана, и *антропогенные*, возникающие в результате деятельности человека (рис. 13.22).

Антропогенные загрязнители делятся на *материальные* (пыль, газы, зола, шлаки и др.) и *физические*, или *энергетические* (тепловая энергия, электрические и электромагнитные поля, шум, вибрация и т. д.). Материальные загрязнители подразделяются на *механические*, *химические* и *биологические*. К *механическим* загрязнителям относятся пыль и аэрозоли атмосферного воздуха, твердые частицы в воде и почве. *Химическими* (ингредиентами) загрязнителями являются различные газообразные, жидкие и твердые химические соединения и элементы, попадающие в атмосферу, гидросферу и вступающие во взаимодействие с окружающей средой — кислоты, щелочи, диоксид серы, эмульсии и другие.

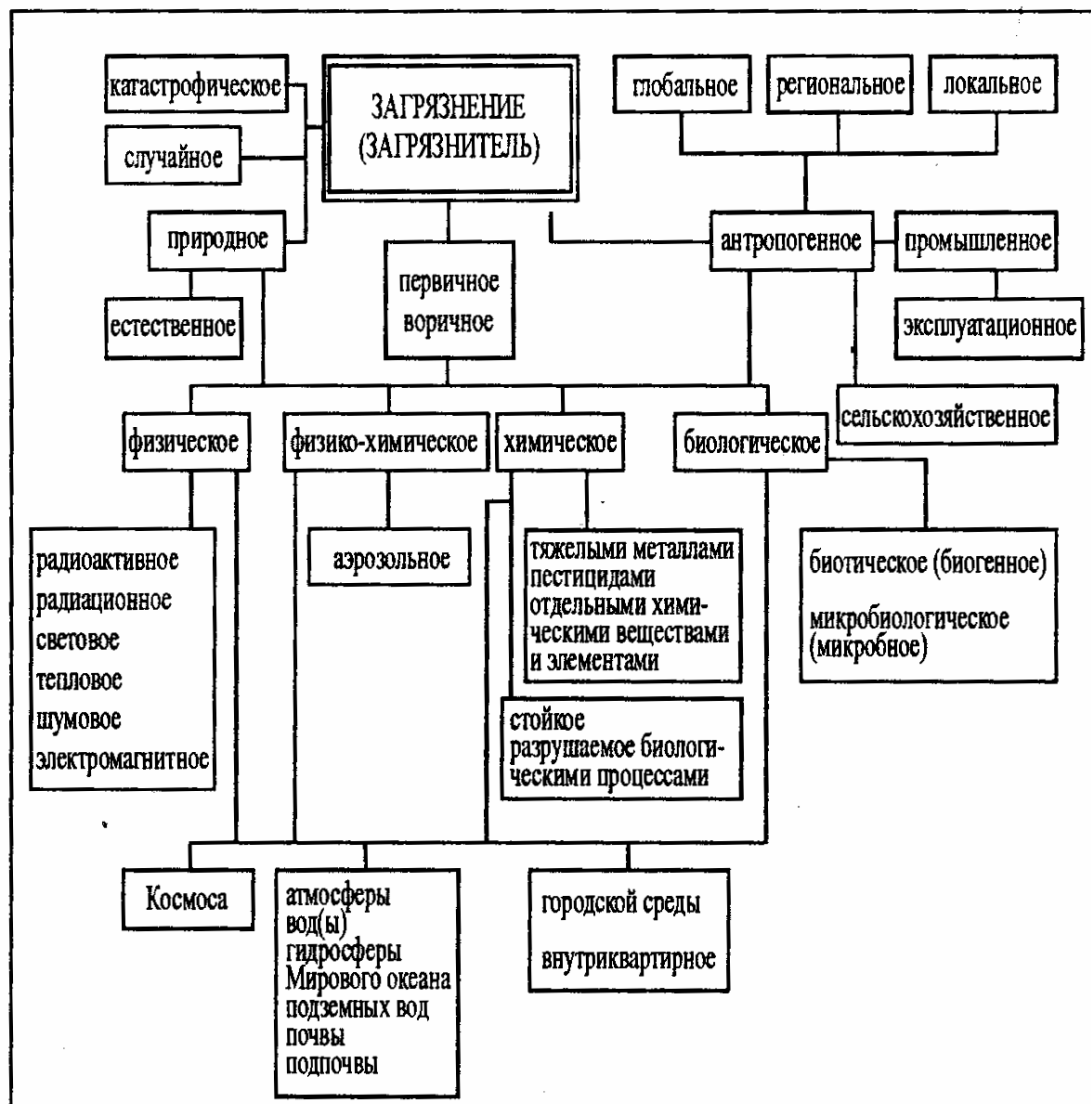


Рис. 13.22. Схема форм загрязнителей (загрязнения), по Н. Ф. Реймерсу, 1990

Биологические загрязнители — все виды организмов, появляющиеся при участии человека и наносящие ему вред — грибы, бактерии, сине-зеленые водоросли и т. д.

Последствия загрязнения окружающей среды представлены на рис. 13.23 и кратко сформулированы следующим образом.

1. Ухудшение качества окружающей среды.
2. Образование нежелательных потерь вещества, энергии, труда и средств при добыче и заготовке человеком сырья и материалов, которые превращаются в безвозвратные отходы, рассеиваемые в биосфере.
3. Необратимое разрушение не только отдельных экологических систем, но и биосферы в целом, в том числе воздействие на глобальные физико-химические параметры окружающей среды.

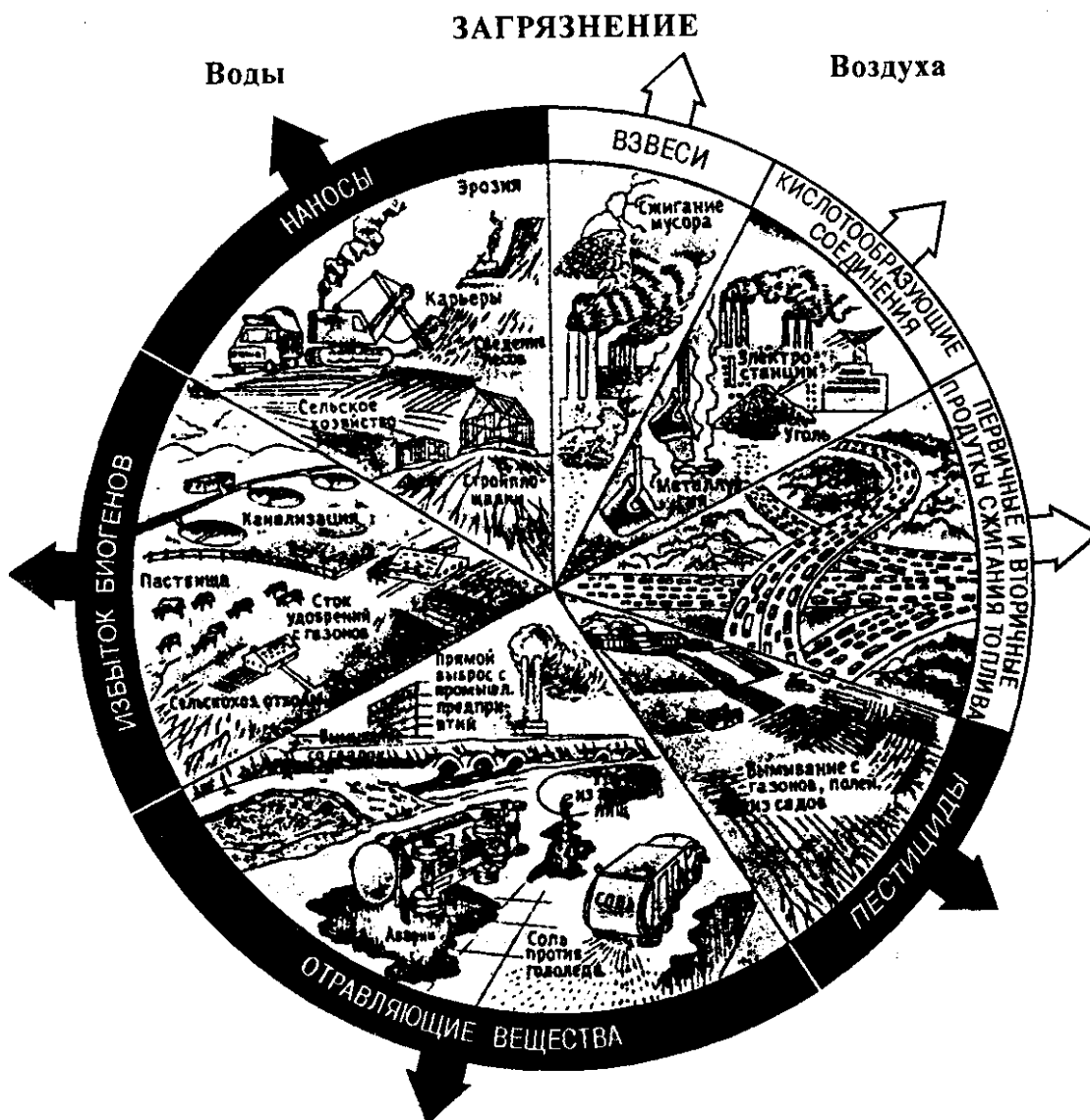


Рис. 13.23. Загрязнение окружающей среды (по Б. Небелу, 1993)

4. Потери плодородных земель, снижение продуктивности экологических систем и в целом биосферы.

5. Прямое или косвенное ухудшение физического и морального состояния человека — главной производительной силы общества.