

ЭКОСИСТЕМЫ

Определение экосистемы. Экосистема как сложная открытая система. Принципы организации и функционирования экосистемы. Классификации экосистем. Понятие биоценоза, биогеоценоза и его отличие от понятия экосистемы. Биотические связи организмов в биоценозах. Общий характер основных взаимодействий организмов в сообществах. Трофическая структура экосистемы. Закономерности трофических взаимодействий. Продукция и энергия в экосистемах. Экологические пирамиды. Динамика экосистем. Понятие гомеостаза и экологической сукцессии. Виды природных и антропогенных сукцессий. Понятия климакса, устойчивости и изменчивости экосистем. Популяции в экосистеме. Понятие, основные свойства и параметры популяции. Структура популяций. Динамика популяций.

В природе популяции разных видов объединяются в макросистемы более высокого ранга – сообщества или биоценозы.

Биоценоз (греч. *bios* – жизнь, *koinos* – общий) – совокупность популяций растений, животных и микроорганизмов, живущих совместно в определенном пространстве и образующих экологическое единство.

$$\text{Биоценоз} = \Pi_1 + \Pi_2 + \Pi_3 + \dots + \Pi_n$$

Свойства биоценоза:

- Устойчивость к воздействиям внешней среды;
- Продуктивность – способность производить живое вещество (биомассу).

Характеристики биоценоза:

- Состав (видовое разнообразие, структура пищевой цепи);
- Соотношение отдельных групп организмов.

Одна из главных задач экологии – выяснить взаимосвязи между свойствами и составом биоценоза, которые проявляются независимо от того, какие виды входят в него.

Любой биоценоз занимает какое-либо пространство в окружающей среде, т.е. не может не зависеть от условий среды. Так, для жизнедеятельности такого биоценоза как лес, необходим участок суши с более или менее плодородными почвами, необходим солнечный свет, необходима вода (в виде атмосферных осадков, подземных или поверхностных вод), определенный состав атмосферы и т.д. Причем именно условия среды определяют свойства и характеристики биоценоза (его устойчивость, продуктивность, видовое разнообразие, пищевые цепи).

Экотоп (биотоп) – пространство с более или менее однородными условиями среды, заселенное тем или иным биоценозом.

Любой биоценоз образует с экотопом целостность, единство, биологическую систему еще более высокого ранга, т.е. экотоп, заселенный биоценозом, составляет экосистему – любое сообщество организмов вместе с

его физической средой обитания, функционирующее как единое целое.

Экосистема = биоценоз + экотоп.

Экосистема – это функциональная единица живой природы, включающая организмы и абиотическую среду, причем каждая из этих частей влияет на другую и обе необходимы для поддержания жизни в том виде, в каком она существует на Земле.

Термин «экосистема» предложил А. Г. Тенсли в 1935 г.

Взаимодействия внутри экосистемы происходят в результате обмена веществом и энергией. Часто упоминается еще об обмене информацией, под которым понимается воздействие управляющих сигналов (среднесуточное повышение температуры воздуха – сигнал для растения: пора цвести, поэтому, аномально теплые температуры воздуха в конце зимы или в начале весны вызывают появление цветков, которые неминуемо погибнут) и обмен генетической информацией.

Взаимодействия в экосистемах не хаотичны, а определенным образом организованы, подчинены законам.

Таким образом, для естественной экосистемы характерны три признака:

- 1) экосистема обязательно представляет собой совокупность живых и неживых компонентов;
- 2) в рамках экосистемы осуществляется полный цикл, начиная с создания органического вещества и заканчивая его разложением на неорганические составляющие;
- 3) экосистема сохраняет устойчивость в течение некоторого времени, что обеспечивается определенной структурой биотических и абиотических компонентов.

Экосистема – одно из основных понятий экологии, приложимое к объектам разной сложности и размеров.

Примерами природных экосистем являются гниющий пень, особь, заселенная паразитами, озеро, лес, пустыня, тундра, суша, океан, биосфера. Более простые экосистемы входят в более сложно организованные. При этом реализуется иерархия организации экосистем. Таким образом, устройство природы следует рассматривать как системное целое, состоящее из вложенных одна в другую экосистем, высшей из которых является уникальная глобальная экосистема – биосфера. В ее рамках происходит обмен энергией и веществом между всеми живыми и неживыми составляющими в масштабах планеты.

В 1940 году Владимир Иванович Сукачев – известный ботаник, лесовод и географ для обозначения экосистемы самого полного состава, обязательно включающей фитоценоз, предложил термин биогеоценоз.

Биогеоценоз – исторически сложившаяся совокупность живых организмов (биоценоз) и абиотической среды вместе с занимаемым ими участком земной поверхности (экотопом).

Граница биогеоценоза устанавливается по границе растительного сообщества (фитоценоза). Для каждого биогеоценоза характерен свой тип

обмена веществом, энергией и информацией.

Структура биогеоценоза (экосистемы):

1. *Видовая структура* – соотношение видов внутри сообщества. Видовой состав определяется:

- Географическим местоположением, определяющим особенности климата, состав флоры и фауны;
- Типом ландшафта;
- Водным режимом;
- Возрастом сообщества.

В пределах отдельных континентов и климатических зон сходные по видовому составу сообщества формируются в районах, сходных по экологическим условиям. Между лесами на юге и полярными льдами на севере расположена обширная полоса безлесной местности – зона тундры. Факторами, определяющими состав населения тундры, являются: низкие температуры, короткий сезон вегетации, промерзший (за исключением тонкого деятельного слоя) грунт. Растительность здесь представлена злаками, осоками, лишайниками, иногда карликовыми деревьями. Животное население представлено птицами (включая перелетных), крупными (северный олень, овцебык) и мелкими (лемминги, полевки) растительноядными млекопитающими, хищниками (волк, песец). Интересно, что небольшие районы тундры со сходным составом жизненных форм встречаются в высокогорных тундрах умеренной зоны и даже тропиков (альпийская тундра).

Много общего в составе населения северных хвойных лесов, вытянувшихся широким поясом через всю Евразию и Северную Америку, в населении степей, предгорий, пустынь, пойменных участков рек. Иногда такие схожие участки отдалены друг от друга сотнями и даже тысячами километров.

Долевое участие каждого вида в экосистеме различно. Как правило, имеется несколько видов, представленных большим числом особей. Такие виды играют значительную роль в жизни сообщества (виды-средообразователи). В лесных экосистемах – преобладающие древесные виды. От них зависят условия, необходимые для выживания других видов: трав, насекомых, птиц, зверей, мелких беспозвоночных и микроорганизмов лесной подстилки и т.д.

По обилию видов (их общему числу и соотношению) судят о видовом разнообразии, которое является признаком экологического разнообразия: чем выше богатство среды, тем больше экологических ниш, тем выше разнообразие видов. В разновозрастных смешанных лесах, где есть старые дуплистые деревья, подлесок, травяной покров, бурелом, сухостой, животное население более разнообразно и многочисленно по сравнению с молодыми лесами или лесами с преобладанием одной породы деревьев.

При ухудшении условий жизни экосистемы видовое разнообразие падает, хотя численность оставшихся видов может возрасти. На местах рубок, например, исчезают черника, кислица, зеленые мхи, но возрастает

численность кипрея, верейников, других светолюбивых растений. Одновременно возрастает численность насекомых (златки, усачи) и привлекаемых ими дятлов, вертишейек, мухоловок.

При снижении видового разнообразия экосистема теряет устойчивость к внешним воздействиям, уже возможность ее адаптации к постоянно меняющимся условиям жизни.

2. *Морфологическая* (греч. морфе – форма) – набор жизненных форм (определенные типы внешнего строения организмов, возникшие как приспособления к условиям среды), их соотношение. По преобладающим жизненным формам растительности определяется принадлежность сообщества к тому или иному типу (лес, луг, болото).
3. *Пространственная* – горизонтальное и вертикальное расчленение фитоценоза на отдельные элементы. Лесные ярусы (подстилка, мхи-лишайники, травы-кустарнички, кустарники, малые деревья, большие деревья). Подземная ярусность – зеркальное отображение надземной, наибольшая масса корней находится в верхних слоях почвы.
4. *Трофическая*. Жизнь любого организма поддерживается благодаря связям с другими организмами. Животные, грибы, многие бактерии живут за счет вещества, создаваемого растениями, которые, в свою очередь, нуждаются в животных, участвующих в опылении и распространении семян, и в микроорганизмах, возвращающих в почву минеральные соли из мертвого опада. Из разнообразных связей между организмами наиболее важное значение имеют пищевые (трофические) связи, благодаря которым осуществляется непрерывный вещественно-энергетический обмен между живым и неживым веществом природы.

Схему пищевых связей между организмами биогеоценоза можно представить в виде набора маршрутов, по которым вещество и энергия передаются от одного вида организмов к другому. Каждый из этих маршрутов называется пищевой цепью.

Лишь зеленые растения способны фиксировать световую энергию и использовать в питании простые неорганические вещества (автотрофы или продуценты). Они являются важнейшей частью сообщества, т.к. все остальные организмы, входящие в его состав, прямо или косвенно зависят от снабжения веществом и энергией, запасенной растениями.

Все остальные организмы относятся к гетеротрофам, питающимся готовыми органическими веществами. Гетеротрофы разлагают, перестраивают и усваивают сложные органические вещества, созданные первичными продуцентами. Все животные – гетеротрофы. В свою очередь гетеротрофы делятся на потребителей (консументов) и разлагателей (редуцентов).

Автотрофы (от греч. авто – сам, trophe – пища, питание) – организмы, синтезирующие из неорганических веществ (воды, диоксида углерода, неорганических соединений азота) все необходимые для жизни органические вещества, используя энергию фотосинтеза или хемосинтеза. Основные продуценты (производители) органического вещества в биосфере,

обеспечивают существование всех других организмов (большинство растений, некоторые бактерии).

Гетеротрофы (от греч. heteros – другой и trope – пища) – используют для своего питания готовые органические вещества (человек, все животные, некоторые растения, большинство бактерий, грибы).

Консументы (от лат. consumo – потребляю) – организмы-гетеротрофы, потребляющие органические вещества, созданные продуцентами (животные, большинство микроорганизмов, насекомоядные растения).

Редуценты (от лат. reductio – возвращение) – организмы, разлагающие органические вещества и превращающие их в неорганические, усваиваемые другими организмами (бактерии, грибы, сапрофаги, копрофаги, некрофаги). Завершающее звено биологического круговорота веществ.

Пищевую цепь в экосистеме можно представить в следующем виде:

Продуценты → консументы 1 порядка → консументы 2 порядка → редуценты
Растения → травоядные → хищники → микроорганизмы

Трофический уровень – положение организма в пищевой цепи. Характеризуется его удаленностью от основного источника поступающей в сообщество энергии. Автотрофные растения занимают первый трофический уровень, а гетеротрофные организмы – все остальные последующие уровни.

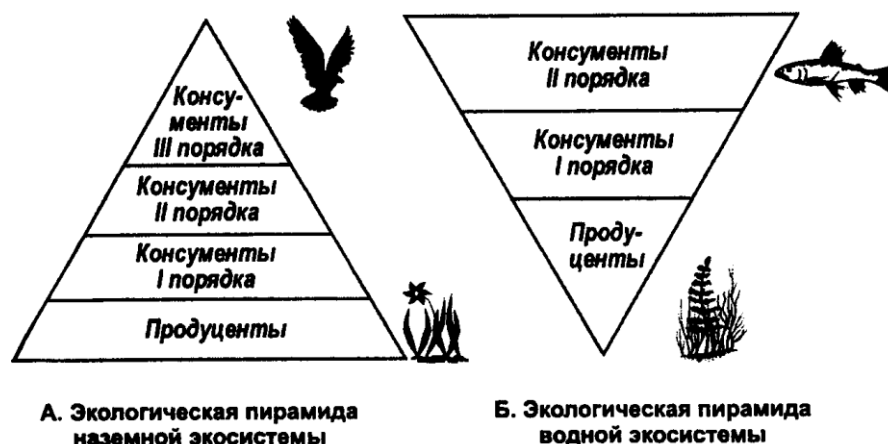
Главный источник энергии в большинстве популяций – Солнце, при переходе энергии с одного трофического уровня на другой (от растений к травоядным животным, от травоядных – к хищникам) количество ее уменьшается и организмам каждого последующего уровня оказывается доступной только малая часть (не более 10%) от той энергии, что была в распоряжении организмов предыдущего уровня.

Солнечная энергия накапливается в экосистеме в форме живого вещества – биомассы – на каждом трофическом уровне. Количество биомассы каждого последующего уровня составляет не более 5-20% предыдущего.

Продуктивность каждого последующего уровня составляет не более 5-20% предыдущего.

Таким образом, соотношение количества накопленного живого вещества на каждом трофическом уровне экосистемы подчиняется следующему правилу: чем выше трофический уровень, тем ниже численность составляющих его организмов и их общая биомасса.

Графически это можно выразить в виде пирамиды, показывающей разное положение организмов в пищевой цепи. Такие пирамиды называют *экологическими пирамидами численности или биомассы*.



Пирамида водной экосистемы может быть перевернута, т.к. скорость воспроизводства популяции продуцентов и консументов 1-го порядка может быть гораздо выше, чем скорость воспроизводства хищников. Такие перевернутые пирамиды характерны для водных экосистем (продуценты – фитопланктон, который живет дни и часы, быстро делится; консументы 1-го порядка – зоопланктон, который также быстро делится, но живет чуть дольше; консументы следующих порядков – рыбы, ракообразные, млекопитающие накапливают биомассу годами и десятилетиями).

Виды любых организмов, живущих на одной территории и контактирующих друг с другом, вступают в различные отношения между собой. Положение вида при разных формах взаимоотношений обозначается условными знаками (0) – безразличные отношения, (-) – неблагоприятные взаимоотношения, (+) - благоприятные.

Условные знаки, обозначающие формы **биотических взаимоотношений**:

- (0) – безразличные отношения, нет влияния на вид;
- (+) – благоприятное влияние, особи вида извлекают пользу;
- (-) – неблагоприятное влияние, особи вида испытывают угнетение.

Таким образом, все биотические связи можно разделить на 6 групп: (00) – популяции не влияют друг на друга, (++) – имеют взаимовыгодные связи, (--) – отношения вредны для обеих популяций, (+-) – один из видов получает выгоду, другой испытывает угнетение, (+0) – один получает пользу, другой не испытывает вреда, (-0) – один вид угнетается, другой не извлекает пользы. Группы, в свою очередь, имеют подразделения на разные типы. Рассмотрим основные типы биотических взаимоотношений.

Типы биотических взаимоотношений

	Тип взаимодействия	Вид		Общий характер взаимодействия
		А	Б	
1	Нейтрализм	0	0	Ни одна из популяций не оказывает на другую влияния; Очень редок, мы можем не знать об опосредованных связях между организмами

2	Конкуренция – борьба за одни и те же ресурсы (свет, пища, вода, жилище, территория)	-	-	Каждый из видов испытывает угнетение, что отрицательно сказывается на росте и выживаемости организмов, на численности их популяций: - рысь и росомаха; - широкопалый и узкопалый раки (обычно побеждает узкопалый как наиболее плодовитый); - лисохвост луговой и типчак (во влажной почве преимущество у теневыносливого и быстрорастущего типчака, в более сухих местах – у лисохвоста).
3	Симбиоз («сим» – общий)	+	+	Взаимовыгодное сожительство разных видов: - лишайники = водоросли + грибы; - рак-отшельник (остатки пищи, средство передвижения для актинии) – актиния (маскировка раковины); - муравьи (защищают тлей от врагов) – тля (вырабатывает сироп – пищу для муравья); - термиты (приют) – жгутиковые (вырабатывают ферменты, гидролизующие целлюлозу)
4	Сотрудничество	+	+	Две популяции образуют сообщество. Оно не обязательно, т.к. каждый вид может существовать отдельно, но жизнь в сообществе приносит пользу обоим: - совместное гнездование крачек и куликов – более успешная защита от хищников; - опыление пчелами луговых растений; - распространение семян животными
5	Комменсализм (фр. commensal – сотрапезник)	+	0	Один вид живет за счет другого, не причиняя ему вреда (рыба-прилипала передвигается вместе с крупной рыбой, поедает остатки ее пищи; кольчатый червь живет в раковине рака-отшельника, поедает остатки пищи, схватывая их непосредственно с ротовых частей хозяина)
6	Аменсализм (лат. mensa – стол, трапеза)	-	0	Для одной популяции – отрицательные условия (угнетение роста, размножения), для другой – нет ни пользы, ни вреда: - дуб выделяет фитонциды, губительные для растений под его кроной; - плесневые грибы вырабатывают антибиотики, которые подавляют жизнедеятельность бактерий.
7	Хищничество	+	-	Одна из популяций отрицательно действует на другую, получая при этом выгоду («хищник»-«жертва»). Хищники-охотники, собиратели: - волк – олень; щука – карп; дрозд – насекомые.
8	Паразитизм	+	-	Один вид живет за счет питательных веществ или тканей другого вида (хозяина). Близок к хищничеству, но в отличие от настоящего хищника паразит изнуряет хозяина, а не убивает его сразу, т.к. хозяин обеспечивает существование паразита: - бычий цепень – человек; гриб-трутовик – дерево

Существуют переходные формы между основными типами

биотических отношений:

- пиявка-хозяин (переходный между хищничеством и паразитизмом);
- некоторые насекомые в личиночном состоянии ведут себя как паразиты, щадя жизненно важные органы хозяина, а под конец развития съедают хозяина и становятся настоящими хищниками.

Рассмотрим основные типы биотических отношений.

Конкуренция – борьба за обладание необходимым ресурсом. Конкуренция происходит там, где экологические ресурсы находятся в недостатке, и между видами неизбежно возникает соперничество. Конкурентная борьба ослабевает в местностях с редким населением, представленным малым количеством видов: например, в арктических или пустынных областях почти нет конкурентной борьбы растений за свет.

Внутривидовая конкуренция – самая жестокая, т.к. это борьба за одни и те же ресурсы между особями одного вида.

У некоторых организмов под влиянием внутривидовой конкуренции за жизненное пространство сформировался интересный тип поведения – *территориальность* (птицы, рыбы, млекопитающие). Птица-самец весной своими громкими криками во многих случаях не привлекает самку, а заявляет свое право собственности на территорию. Яркий пример внутривидовой конкуренции – самоизреживание растений (популяция захватывает территорию – более сильные быстрее растут, заслоняя солнечный свет более слабым – вторые гибнут. Результат: из сотни остается 2-3 елочки).

Формы межвидовой конкуренции разнообразны: от жестокой борьбы до почти мирного существования. Но, как правило, из двух видов с одинаковыми экологическими потребностями один обязательно вытесняет другой. В Европе серая крыса (крупнее, агрессивнее, лучше плавает) вытеснила черную, которая живет теперь в степных и полупустынных районах. В России, наоборот, сравнительно мелкий рыжий таракан-пруссак начисто вытеснил более крупного черного таракана только потому, что сумел лучше приспособиться к специфическим условиям человеческого жилища. В Австралии обыкновенная пчела, завезенная из Европы, вытеснила маленькую туземную пчелу, не имеющую жала.

Межвидовую конкуренцию можно продемонстрировать на простых лабораторных опытах. Так, в исследованиях русского ученого Гаузе культуры двух видов инфузорий-туфелек со сходным характером питания помещали по отдельности и совместно в сосуды с сенным настоем. Каждый вид, помещенный отдельно, успешно размножался, достигая оптимальной численности. Однако при совместной жизни численность одного из видов постепенно уменьшалась и его особи исчезали из настоя, в то время, как инфузории второго вида сохранялись. Был сделан вывод, что длительное совместное существование двух видов с одинаковыми экологическими потребностями невозможно. Этот вывод получил название – правило конкурентного исключения Гаузе: два вида с одинаковыми потребностями не могут существовать вместе; один из них через какое-то время обязательно

вытеснит другой.

Иногда два близких вида, имеющие сходные пищевые потребности, живут на одной территории, не конкурируя друг с другом. Такие, казалось бы, исключения из правила Гаузе можно обнаружить у птиц (большой и хохлатый бакланы в Англии гнездятся на одной территории, кормятся в одних и тех же водах, но они вылавливают разную пищу; большой баклан ныряет глубоко и питается донными животными, хохлатый – охотится в поверхностных водах на сельдевых рыб).

Подобные факты приводят нас к понятию экологической ниши.

Экологическая ниша – совокупность всех факторов и условий среды, в пределах которой вид может существовать в природе. Принцип Гаузе: два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу.

Значение конкуренции:

- формирует облик сообщества (видовой состав, разделение местообитаний);
- способствует расселению видов;
- способствует более эффективному использованию ресурсов;
- порождая и закрепляя разнообразие организмов, способствует повышению устойчивости популяций и в целом экосистем.

Хищничество – способ добывания пищи и питания животных, при котором они ловят, умерщвляют и поедают других животных. Длительная связь между популяциями хищника и жертвы порождает их взаимозависимость, которая действует подобно регулятору, предотвращая слишком резкие колебания численности или препятствуя накоплению в популяциях ослабленных и больных особей. Хищник, убивая более слабых, действует подобно селекционеру, ведущему отбор семян, дающих наилучшие всходы. Конечно, хищники не являются благодетелями для особей, которых они убивают, но они могут приносить пользу всей популяции жертв в целом.

Экологическое равновесие (стабильность экосистем) – способность экосистем сохранять свою структуру и функции при воздействии внешних факторов. Обеспечивается устойчивым круговоротом вещества и энергии.

Следует различать понятия «стабильность» и «устойчивость экосистем».

Устойчивость – способность экосистемы возвращаться в исходное состояние после воздействия факторов, выводящих ее из равновесия.

Более стабильны сложные экосистемы, т.к. они имеют большое видовое разнообразие, сложные цепи и сети питания.

Биоценозы с упрощенной структурой крайне неустойчивы, резкие колебания численности отдельных популяций приводят к развалу экосистемы, т.к. исчезающий вид нечем заменить в пищевой цепи. В сложных системах опустевшее место всегда заменит вид, занимающий схожую экологическую нишу. Более устойчивы естественные, чем агроэкосистемы.

Правило 1%: изменение энергетики природной экосистемы в среднем на (от 0,3 до 1%) выводит систему из состояния равновесия.

Устойчивое существование глобальной экосистемы – биосферы возможно, если относительный уровень потребления ее ресурсов не превосходит 1%. Один процент от современного содержания кислорода в составе атмосфере планеты сделал возможным появление организмов, энергетические процессы в которых основывались на дыхании кислородом (водные организмы). Понадобилось накопление десятой части от современного содержания кислорода в тропосфере, чтобы жизнь смогла выйти на сушу, смогли осуществляться обмен веществ и энергетические процессы у наземных организмов.

Одно из основных свойств экосистем – их **динамика**. Наблюдение над полем, заброшенным на несколько лет, показывает, что его последовательно завоевывают сначала многолетние травы, затем кустарники и, наконец, древесная растительность.

Изменение экосистем может происходить под воздействием разных факторов. В зависимости от вектора действующих сил различают аллогенные и автогенные изменения. Аллогенные изменения обусловлены влиянием геохимических сил, действующих на экосистему извне. В качестве таковых могут выступать климатические и геологические факторы.

Влияние климатических факторов наглядно видно на примере тех изменений, которые имели место в Европе в четвертичное время в течение ледникового и межледникового периодов. При максимальном развитии ледника Средняя Европа представляла собой тундру с карликовыми ивами, дриадами и камнеломками, а вся флора умеренного климата была вытеснена на крайний юг. Ледниковая фауна состояла из мамонтов, волосатых носорогов, мускусных овцебыков и мелких грызунов, таких как лемминги. Потепление, наступавшее в межледниковые периоды, позволяло теплолюбивым растениям, в частности ви-нограду, возвращаться в районы к северу от Альп, а теплолюбивой фауне, в том числе древнему слону и гиппопотаму, обосноваться в Европе.

Такие геологические явления, как эрозия, образование осадочных пород, горообразование и вулканизм, могут настолько изменять физическую среду, что вызывают значительные сдвиги в экосистемах.

В отличие от аллогенных автогенные изменения обусловлены воздействием процессов, протекающих внутри экосистемы. В большинстве случаев, однако, трудно разграничить процессы, находящиеся под влиянием внешних и внутренних факторов. Например, эвтрофикация озер происходит под действием населяющих их сообществ, толчком к изменению которых служит поступление в озеро питательных веществ извне, с водосбора. Тем не менее, степень участия сообщества в преобразовании экосистемы, как правило, устанавливается без особого труда и, кроме того, автогенные изменения характеризуются рядом признаков.

Автогенные изменения называют развитием экосистемы, или **экологической сукцессией**.

Сукцессия происходит под действием сообщества, т. е. биотического компонента экосистемы. Сообщество, в свою очередь, вызывает изменения в физической среде, которая определяет характер сукцессии, ее скорость и устанавливает пределы, до которых может дойти развитие.

Сукцессия — это упорядоченное развитие экосистемы, связанное с изменением видовой структуры и протекающих в сообществе процессов. Сукцессия определенным образом направлена и, следовательно, предсказуема.

Кульминацией сукцессии является возникновение стабилизированной экосистемы, в которой на единицу потока энергии приходится максимальная биомасса и максимальное количество межвидовых взаимодействий.

Скорость изменений и время, необходимое для достижения стабилизированного состояния, варьируют в разных экосистемах и для разных признаков экосистемы. Кривая изменения общей биомассы обычно имеет выпуклую форму, тогда как кривая изменения валовой первичной продукции — вогнутую. Как в лесной экосистеме, так и в условиях лабораторного эксперимента чистая первичная продукция возрастает на ранних стадиях развития сообщества, но убывает — на поздних.

На ранних стадиях экологической сукцессии валовая первичная продуктивность превосходит затраты на дыхание сообщества, в экосистеме накапливается органическое вещество и биомасса. Биомасса, поддерживаемая доступным потоком энергии, достигает максимума в зрелых экосистемах. Как следствие этого, чистая продукция сообщества — урожай за годовой цикл — велика на ранних стадиях развития экосистемы и мала или равна нулю в зрелом ее состоянии.

По мере развития экосистемы следует ожидать тонких изменений в структуре пищевых цепей. При ненарушаемом течении сукцессии имеется достаточно времени для развития более тесных связей и взаимных адаптаций между животными и растениями, что ведет к появлению множества механизмов, уменьшающих выедание растений: образуются плохо перевариваемые опорные ткани, увеличивается давление хищников на фитофагов и т. д. Листва опадает, и переработка органического вещества переходит из зеленого пояса в коричневый.

Важной тенденцией в развитии экосистемы является стремление к замыканию биогеохимических круговоротов основных элементов, таких как азот, фосфор и кальций. Зрелые системы по сравнению с развивающимися обладают большей способностью захватывать вещества и сохранять их в обменном фонде. Они теряют лишь очень небольшие количества веществ по сравнению с незрелыми или нарушенными системами.

В развивающихся системах мало число видов и мала их выравненность, не развиты гетеротипические реакции, а в зрелых — число видов и их выравненность велики, гетеротипические реакции развиты. Особенно примечательны в этом отношении тесные связи между неродственными

видами, например между кораллами (кишечнополостные) и зооксантеллами (одноклеточные жгутиковые) или между микоризой и деревьями. Как следствие усиления гетеротипических реакций происходит специализация по нишам и усиление стратификации.

На начальной стадии сукцессии организмы обычно бывают мелкими, для них характерны простые жизненные циклы и высокие скорости размножения. Изменения размеров особей происходят вследствие перемещения биогенных веществ из неорганической в органическую фазу. Малые размеры дают преимущество, особенно автотрофам, в среде, богатой минеральными веществами, поскольку возрастает отношение площади поверхности тела к его объему. Однако, по мере развития экосистемы, неорганические биогенные вещества становятся все более связанными в биомассе, так что преимущество переходит к организмам с большим объемом, т.е. к более крупным — либо к более крупным особям данного вида, либо к видам с более крупными особями, либо к тем и другим, так или иначе обладающим большими возможностями для накопления веществ и более сложными жизненными циклами.

Характер роста популяции меняется от экспоненциального к логистическому, так как возрастает сопротивление среды. Известно, что в ограничении роста популяции, когда увеличение ее численности происходит по логистическому закону, решающее значение имеет отрицательная обратная связь. Во многих случаях биотическая регуляция выедания растительности, плотности популяции и круговорота веществ служит основным механизмом действия отрицательной обратной связи. В результате расширения поля деятельности для отрицательной обратной связи увеличивается стабильность экосистемы, снижается ее энтропия и в конечном итоге повышается количество содержащейся в ней информации.

При загрязнении или иной форме стресса вектор изменения признаков экосистемы становится противоположным. Происходит обеднение видового состава во всех звеньях пищевых цепей, концентрация доминирования в немногих видах, устойчивых к загрязнению, уменьшение равномерности распределения организмов по микробиотопам, уменьшение суммарной биомассы (либо в результате снижения видового разнообразия, либо в результате того, что особи видов, устойчивых к загрязнению, имеют меньший индивидуальный вес), сужение кормовой базы. Таким образом, знание изменений, которые происходят в процессе экологической сукцессии, во многих случаях открывает возможность для прогноза неблагоприятных последствий антропогенного воздействия на экосистемы.

Основной результат деятельности сообщества состоит в усилении гетеротипических реакций, сохранении минеральных веществ, повышении стабильности и увеличении информации. Этот результат называется **всеобщим гомеостазом**. Стратегия экологической сукцессии направлена на достижение такой обширной и разнообразной органической структуры, какая только возможна в границах, установленных доступным потоком энергии и физическими условиями существования.

Экологическая сукцессия протекает через ряд этапов, при этом биотические сообщества сменяют друг друга. Замещение видов в сукцессии вызвано тем, что популяции, стремясь модифицировать окружающую среду, создают условия, благоприятные для других популяций. Это продолжается до тех пор, пока не будет достигнуто равновесие между биотическими и абиотическими компонентами. Последовательность сообществ, сменяющих друг друга в конкретном районе, называется серией, причем лишь немногие виды сохраняются от начальных этапов сукцессии до зрелого состояния экосистемы.

Если развитие экосистемы начинается на участке, который перед этим не был занят каким-либо сообществом (недавно вышедшая на поверхность скала, песок или лавовый поток), процесс называется первичной сукцессией. Если развитие экосистемы происходит на площади, с которой удалено предыдущее сообщество (например, заброшенное поле или вырубка), то это будет вторичная сукцессия. Она протекает обычно быстрее первичной, поскольку на территории, которая ранее была занята, уже имеются некоторые организмы, необходимые для обмена веществ со средой, более благоприятной для развития сообщества, чем «стерильная» зона.

Каждый последующий этап сукцессии длится дольше предыдущего, характеризуется более высоким значением отношения биомассы к единице потока энергии и своими видами-доминантами.

Терминальным, или стабильным, сообществом развивающейся серии является **климаксное сообщество**. В климаксном сообществе, в отличие от сообществ развивающихся и других нестабильных стадий, минимальна или полностью отсутствует годовая чистая продукция органического вещества. Для каждой климатической зоны удобно различать единственный климатический климакс и различное число эдафических климаксов.

Климатический климакс — это теоретическое сообщество, к достижению которого направлено все развитие экосистемы в данном районе, находящееся в равновесии с общими климатическими условиями. Теоретическое сообщество реализуется там, где физические условия среды не столь экстремальны, чтобы изменять воздействие преобладающего климата.

Там, где рельеф местности, почва, водоемы, пожары, заболачивание и другие факторы препятствуют развитию климатического климакса, сукцессия заканчивается формированием эдафического климакса. Так, в зависимости от рельефа и особенностей почвы на примыкающих друг к другу морских террасах с одинаковой материнской породой развиваются различные сообщества. Поскольку основным модифицирующим фактором экосистемы является биотическое сообщество, то чем более экстремальны физические условия среды, тем больше вероятность того, что развитие экосистемы прекратится, не достигнув равновесия с общими климатическими условиями.

Существует еще такое понятие, как катастрофический (или

циклический) климакс. Катастрофический климакс—терминальное состояние экосистемы, возникающее благодаря периодически появляющимся катастрофам, таким как пожары, вредители и т. д. Природные катастрофы уничтожают климаксное сообщество и способствуют тем самым повторению сукцессии, длящейся до климаксного состояния, при котором экосистема особенно подвержена воздействию катастрофического фактора. Подобный процесс повторяется неоднократно, и со временем возникает естественная самоподдерживающаяся система, для существования которой необходимы регулярно возникающие катастрофы. Иногда сообщества катастрофического климакса занимают большие территории. Примером могут служить заросли чапарраля в Калифорнии, покрывающие площади до 2-3 млн га. В данном случае результатом сукцессии является кустарниковое сообщество, особенно подверженное пожарам.

Человек часто влияет на развитие экосистемы, препятствуя достижению ею климаксного состояния. Когда сообщество, не представляющее собой климатический или эдафический климакс для данной местности, поддерживается человеком или домашними животными, то его называют дисклимаксом или антропогенным субклимаксом. Например, чрезмерный выпас может породить пустынное сообщество там, где по условиям регионального климата могла бы сохраняться степь.

Итак, сукцессия — направленное развитие экосистемы, результатом которого является установление равновесия между биотическим сообществом и физической средой. В процессе сукцессии видовые популяции организмов и типы функциональных связей между ними закономерно, периодически и обратимо сменяют друг друга. В отличие от сукцессии эволюция экосистем представляет собой длительный процесс их исторического развития. Эволюционные процессы принципиально отличаются от описанных выше тем, что они необратимы, а следовательно, и ациклически.

Каждый вид занимает более или менее обширный ареал. Иногда он сравнительно невелик (байкальская нерпа, живородящая рыба голомянка обитают только в озере Байкал). В других случаях он охватывает огромные территории (черная ворона — Западная Европа, серая ворона — Восточная Европа и Западная Сибирь). Существование определенных границ распространения вида не означает, что особи свободно перемещаются внутри ареала. Степень подвижности особи выражается расстоянием, на которое может перемещаться животное или распространяться пыльца и семена растений — радиус индивидуальной активности (виноградная улитка — несколько десятков метров, северный олень — более ста километров, полярная крачка — около 15 000 км).

Природные условия на всей площади распространения вида неоднородны: лес сменяется полем или лугом, течет река, поднимаются горы. Поэтому и особи любого вида распределены внутри видového ареала неравномерно. Участки с высокой плотностью населения чередуются со

слабозаселенными или с теми, где представители вида вообще отсутствуют.

Особи любого вида распределены внутри видового ареала неравномерно, поэтому вид – это совокупность отдельных групп организмов – популяций.

Популяция (от лат. *populus* – народ, население) – совокупность особей одного вида, длительно занимающая определенное пространство и воспроизводящая себя в течение большого числа поколений (все сосны в лесном массиве, все тюлени на пляже, все окуни небольшого озера, в большом озере – 2 популяции окуней: прибрежной зоны (питаются мелкими животными, растут медленно), на большой глубине (питаются рыбой, растут быстро), муравейник).

Основное свойство популяции – способность к самовоспроизводству.

Объединяющий фактор: высокая вероятность встречи и свободного скрещивания особей одной популяции.

Смешиванию популяций препятствуют:

- географические барьеры (горы, реки, моря, почвы);
- биологические (сроки спаривания, поведение, способы строительства гнезд и нор, сроки прорастания пыльцы и др.)

В популяции постоянно возникают наследственные изменения, действуют борьба за существование и естественный отбор, т.о. популяция – единица эволюции.

Внутренние взаимоотношения в популяциях очень сложны. Поэтому реакции отдельной особи и реакция популяции в целом на изменение условий среды могут не совпадать. Так, гибель отдельных организмов может улучшить качественный состав популяции (гибнут слабые, остаются сильные).

Экологические характеристики популяции

1. Пространственная структура:

- Равномерное распределение – самое редкое. Чаще связано с острой конкуренцией между особями. Характерен для хищных рыб с их территориальным инстинктом (хищные рыбы и колюшки, пластинчатожаберный моллюск на пляжах Ла-Манша). Зрелые сосновые, дубовые леса.
- Случайное распределение встречается только в однородной среде у видов, не склонных к скоплению (мучной хрущак в муке).
- Групповое распределение – самое распространенное. Группы в свою очередь могут распространяться случайно или образовывать скопления.

2. Половая структура отражает соотношение полов в популяции.

Возраст и наступление половой зрелости самцов и самок оказывает существенное влияние на поддержание численности популяции. Иногда питание, ритмы жизни, поведение самцов и самок отличаются (самки комаров, клещей, мошек – кровососущие, самцы питаются нектаром; самка куницы более всеядна из-за своих более мелких размеров).

3. *Возрастная структура* отражает соотношение возрастных групп в популяции. Возрастные группы: молодые; взрослые; старые.

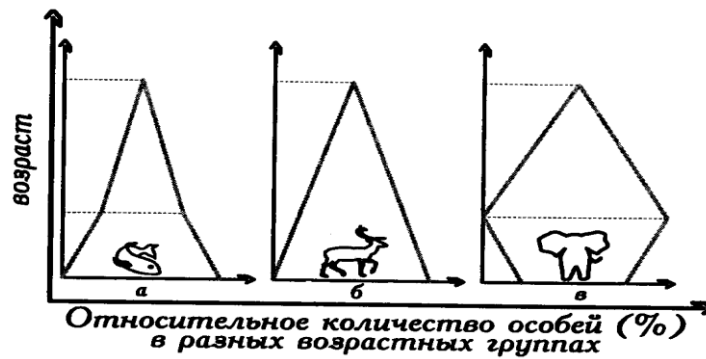


Рис. 1. Основные типы возрастных пирамид: а – большая численность молодых особей (слабо выражена забота о потомстве); б – умеренная численность молодых особей; в – малая численность молодых особей (очень хорошо выражена забота о потомстве).

Число особей, входящих в популяцию, широко варьируя не только у разных видов, но и в пределах одного вида, всегда достаточно велико (обычно не менее нескольких сотен, однако у ряда видов может достигать сотен, тысяч, а может быть, и миллионов особей). Внутри популяции организмы могут образовывать малоустойчивые группировки: стада, прайды, семьи, колонии и др.

Демографические характеристики популяции.

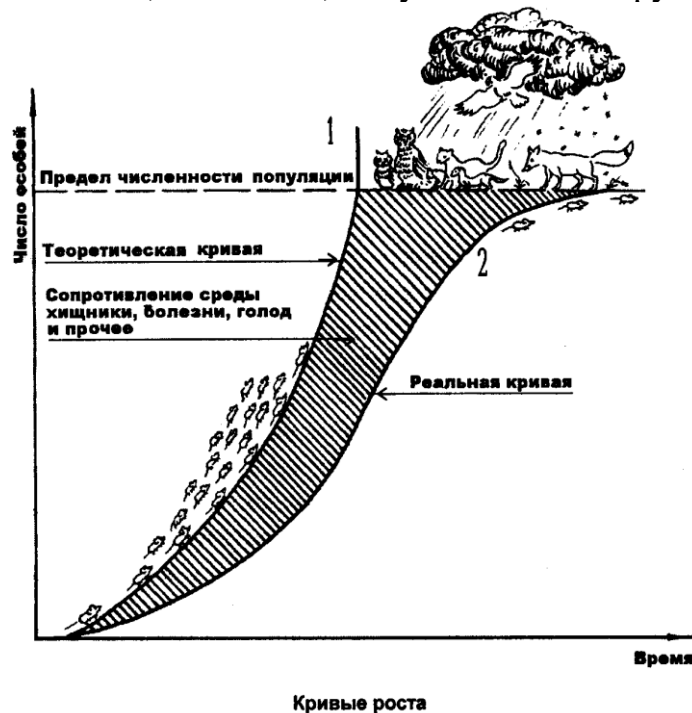
1. *Численность популяции* – общее количество особей на данной территории или в единице объема. Никогда не бывает постоянно и зависит от соотношения рождаемости и смертности.
2. *Плотность популяции* – количество или биомасса особей на единице площади или в единице объема.
3. *Рождаемость* – число особей, родившихся за определенный промежуток времени. Бактерия делится каждые 20 минут. Одна бактерия за 36 часов может дать потомство, которое покроев всю Землю. Один одуванчик – за 10 лет. Рождаемость у разных видов очень разная, число родившихся у одной самки или число семян от одного растения напрямую связаны с заботой о потомстве (самка трески выметывает миллионы икринок, до взрослого состояния доживает 2 особи). Когда жизнь популяции протекает в благоприятных условиях, и отсутствуют лимитирующие факторы, рождаемость повышается. Следствием этого является кратковременное увеличение численности популяции. Например, мелкие грызуны быстро заселяют чердаки, подвалы, зернохранилища. При дальнейшем увеличении популяции условия жизни мышей начинают ухудшаться: истощается пищевая база, увеличивается скученность, накапливаются вредные отходы, зверьки становятся беспокойными, агрессивными. Т.е. численность популяции достигла своего максимума, дальнейшее ее увеличение уже не будет обеспечено экологическими ресурсами. И тогда рождаемость снижается, она обеспечивает теперь лишь поддержание численности популяции.

4. *Смертность* – количество особей, погибших за определенный период. Существует 3 типа смертности. Форма кривой выживаемости связана с заботой о потомстве: повышенная гибель на ранних стадиях развития – сильно вогнутая; смертность одинакова во всех возрастах – промежуточный волнообразный тип; повышенная гибель старых особей – сильно выпуклая.

5. *Прирост популяции* – разница между рождаемостью и смертностью.

Рождаемость, смертность, прирост измеряются в абсолютных показателях (число особей) или в относительных (%).

Динамика популяций – изменение основных характеристик популяции во времени (численности, биомассы, популяционной структуры).



Кривые роста
Колебания численности популяций

В процессе размножения число особей в популяции возрастает, теоретически популяция способна к неограниченному росту численности (кривая 1), однако лимитирующие факторы среды ограничивают этот рост, и реальная кривая (кривая 2) не совпадает с теоретической. Расстояние между ними характеризует сопротивление среды.

Предположим, что условия среды благоприятны, и популяция полевых достигла своей максимальной численности. Вслед за этим выросла и численность популяции лис, которые питаются полевыми, что в следующем году уменьшило число полевых. Следующий год выдался дождливым, полевки не смогли запасти на зиму зерно в нужном количестве, и зиму пережила небольшая часть популяции. За лето численность популяции несколько выросла и т.д. Таким образом, мы видим циклические колебания численности, которые присущи всем популяциям. Колебания численности могут быть сезонными, многолетними, а также хаотическими (вспышка размножения насекомых-вредителей).

Регуляция численности – способность популяции к самовосстановлению числа ее особей до обычной величины, определяемой условиями и ресурсами ее экологической ниши.

Такая способность живой системы к самовосстановлению называется гомеостазом (греч. *homois* – одинаковый, похожий и *statis* – неподвижность, стояние). Механизм гомеостаза:

1. Рост плотности популяции сопровождается уменьшением размеров особей, снижением плодовитости, ростом смертности, изменением половозрастной структуры.

2. Падение плотности популяции ниже оптимального уровня вызывает повышение плодовитости, стимулирует раннее половое созревание.