



# **БИОЭКОЛОГИЯ**

учебное пособие  
по УД «Общая экология»

**для студентов специальности 20.02.01**  
*Рациональное использование  
природохозяйственных комплексов*

# СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

## Понятие о популяции

В природе каждый существующий вид представляет сложный комплекс или даже систему внутривидовых групп, которые охватывают в своем составе особей со специфическими чертами строения, физиологии и поведения. Таким внутривидовым объединением особей и является популяция. Термин «популяция» был впервые введен в 1903 г. датским ученым Иогансеном для обозначения «естественной смеси особей одного и того же вида, неоднородной в генетическом отношении». В дальнейшем этот термин приобрел экологическое значение, и им стали обозначать население вида, занимающего определенную территорию.

По определению С. С. Шварца (1980), **популяция — это элементарная группировка организмов определенного вида, обладающая всеми необходимыми условиями для поддержания своей численности необозримо длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды.**

Термин «популяция» в настоящее время используют в узком смысле слова, когда говорят о конкретной внутривидовой группировке, населяющей определенный биогеоценоз, и широком, общем смысле, для обозначения обособленных групп вида независимо от того, какую территорию она занимает и какую генетическую информацию несет.

Популяция является генетической единицей вида, изменения которой осуществляет эволюция вида. Как группа совместно обитающих особей одного вида, *популяция выступает первой надорганизменной биологической макросистемой.* У популяции приспособительные возможности значительно выше, чем у слагающих ее индивидов. Популяция как биологическая единица обладает определенной структурой и функцией. Структура популяции характеризуется составляющими ее особями и их распределением в пространстве. Функции популяции аналогичны функциям других биологических систем. Им свойствен рост, развитие, способность поддерживать существование в постоянно меняющихся условиях, т. е. популяции обладают конкретными генетическими и экологическими характеристиками (табл.1).

Таблица 1

### Морфологические и экологические особенности в популяции

Популяции	Морфологические особенности	Экологические особенности
Камчатская	Особенно крупные зверьки, пышный, длинный шерстяной покров	Леса каменной березы, кедровый стланик
Амурская	Средний и мелкий размер, низкий волосной покров	Смешанные хвойные леса
Енисейская	Размер крупный и средний, грубый шерстяной покров красноватого цвета	Горные хвойные, кедровые, сосновые леса

## Пространственные подразделения популяций

Пространство или ареал, занимаемое популяцией, может быть различным как для разных видов, так и в пределах одного вида. Величина ареала популяции определяется в значительной мере подвижностью особей или *радиусом индивидуальной активности.* Если радиус индивидуальной активности невелик, величина популяционного ареала обычно также невелика (табл. 2).

Таблица 2. Величина радиуса индивидуальной активности животных и растений (по А. В. Яблокову, А. Г. Юсуфову, 1976)

Вид	Радиус активности
Виноградная улитка ( <i>Helix pomacea</i> )	Несколько десятков метров
Сельдь ( <i>Clupea pareticus</i> )	Несколько сот километров
Песец ( <i>Lepus lagopus</i> )	Несколько сот километров
Северный олень ( <i>Rangifer tarandus</i> )	Более ста километров
Ондатра ( <i>Ondatra zibetika</i> )	Несколько сот метров
Усатые киты ( <i>Mysticeti</i> )	Несколько тысяч километров
Дуб (пыльца) ( <i>Quercus petraea</i> )	Несколько сот метров

У растений радиус индивидуальной активности определяется расстоянием, на которое могут распространяться пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению. Во многих других случаях *трофический ареал* не совпадает с *репродукционным*. Так, несмотря на огромный трофический ареал белого аиста (*Ciconia alba*), обитающего в Европе, а зимой — в Африке, каждая пара птиц возвращается обычно в район своего старого гнезда, и популяции аистов, хотя и смешиваются на местах зимовок, но во время размножения занимают относительно небольшую территорию.

В зависимости от размеров занимаемой территории Н. П. Наумов (1963) выделяет три типа популяций: элементарные, экологические и географические (рис. 1).

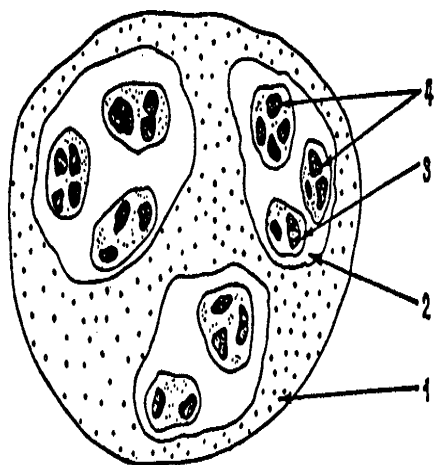


Рис. 1. Пространственное подразделение популяций (по Н. П. Наумову, 1963):

- 1 - ареал вида;
- 2 - географическая;
- 3 - экологическая;
- 4 - элементарная популяции.

*Элементарная*, или микропопуляция, — это совокупность особей вида, занимающих какой-то небольшой участок однородной площади. В состав их обычно входят генетически однородные особи. Количество элементарных популяций, на которые распадается вид, зависит от разнородности условий среды обитания: чем они однообразнее, тем меньше элементарных популяций, и наоборот. Между элементарными популяциями всегда имеются некоторые отличия, проявляющиеся в генетическом своеобразии, фенологических особенностях, способности к накоплению питательных веществ, интенсивности обмена, в характере поведения, или каждая элементарная популяция морфофизиологически и этологически (поведенчески) специфична, различия между ними определяются их генетическим своеобразием и средой обитания. Однако нередко смешение особей элементарных популяций, происходящее в природе, стирает границы между ними.

*Экологическая популяция* формируется как совокупность элементарных популяций. В основном это внутривидовые группировки, слабо изолированные от других экологических популяций вида, поэтому обмен генетической информацией между ними происходит сравнительно часто, но реже, чем между элементарными популяциями. Экологическая популяция имеет свои особые черты, отличающие ее в чем-то от другой соседней популяции. Так, белки (*Sciurus vulgaris*) заселяют различные типы леса, и могут быть четко выделены «сосновые», «еловые», «пихтовые», «елово-пихтовые» и другие их экологические популяции. Выявление свойств отдельных экологических популяций является важной задачей в познании свойств вида и в определении его роли в том или ином местообитании.

*Географическая популяция* охватывает группу особей, населяющих территорию с географически однородными условиями существования. Географические популяции занимают сравнительно большую территорию, довольно основательно разграничены и относительно изолированы. Они различаются плодовитостью, размерами особей, рядом экологических, физиологических, поведенческих и других особенностей. Для географической популяции характерен генетический обмен, и хотя он может быть редким, но все же возможен. При перекрестном скрещивании особи каждой популяции приобретают общий морфологический тип, в чем-то несколько отличающийся от соседней географической популяции, с которой регулярного контакта нет. Например, узкочерепная полевка занимает большой ареал. Она встречается в степных районах нашей страны и далеко на севере в зоне тундры. Географические популяции из тех и других районов имеют существенные отличия между собой по физиологии и размерам животных. Тундровые в отличие от степных более крупные, значительно раньше начинают размножаться, обладают более высокой плодовитостью и больше накапливают жира. Отличия настолько четко выражены, что длительное время считали эти группы разными видами. Однако эксперименты показали, что обе формы полевок легко скрещиваются и дают плодовитое потомство, следовательно, принадлежат к одному виду.



С. С. Четвериков

Границы и размеры популяций в природе определяются особенностями не только заселяемой территории, но в первую очередь свойствами самой популяции. Здесь всегда лежит степень ее генетического и экологического единства. Раздробление вида на множество мелких территориальных группировок носит приспособительный характер к большому разнообразию местных условий, что увеличивает генетическое многообразие вида и обогащает его генофонд. Таким образом, наиболее общим правилом является то, что **индивиды любого живого вида всегда представлены не изолированными отдельностями, а их определенным образом организованными совокупностями.** Это правило было сформулировано в 1903 г. С. С. Четвериковым (1880—1959) и получило название **правила объединения в популяции.**

## Ареал вида

Адаптированность вида к условиям среды отражается закономерностями его географического распространения и занятой им территорией, которая называется **географическим ареалом**.

При установлении ареалов следует учитывать, что далеко не все виды являются «хорошими», то есть четко различающимися. Часто формируются межвидовые гибриды, т.к. одни исследователи понимают вид более крупно (в этом случае внутри вида выделяются более мелкие таксономические категории – подвиды, варианты, формы и др.), другие – более мелко. В зависимости от понимания объема вида меняется и его ареал. Ареалы разных видов различаются по ряду параметров:

- **ПО РАЗМЕРУ.** Ареалы могут быть *большими* (космополитными, например у видов, связанных с водной средой) и *маленькими* – у видов-эндемиков. Классические примеры эндемиков - *Ginkgo biloba*, естественно произрастающий в одном районе Юго-Восточного Китая, и *Welwitschia mirabilis*, которую можно встретить только в пустынной области Юго-Западной Африки. Космополитным ареалом обладает как сам человек (*Homo sapiens*), так и его многочисленные спутники из числа культурных растений (картофель, пшеница, ячмень и др.) и сельскохозяйственных животных (корова, свинья, курица и др.), сорных растений и рудералов, связанных с нарушенными человеком местообитаниями (пастушья сумка, одуванчик, подорожник и мн. др.). Благодаря человеку космополитные ареалы имеют многие вредители сельскохозяйственных растений (трипсы, тли, паутиные клещи, мухи-галлицы и мн. др.);
- **ПО ХАРАКТЕРУ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДА в пределах ареала.** Ареалы могут быть *сплошными* или *разорванными* (дизъюнктивными). В бореальной зоне сплошные ареалы имеют пихта сибирская, береза бородавчатая, сосна обыкновенная, бурый медведь, соболь, белка обыкновенная и др. В аридной зоне сплошное распространение характерно для многих видов ковыля, типчака, жуков-чернотелок, бабочек (включая махаона) и др. Разорванные ареалы часто отражают историю регионов планеты: при изменении климата и усилении влияния человека некоторые виды с прежде сплошным ареалом сохраняются только в отдельных, благоприятных для него, убежищах. Например, многие виды растений зоны тундры (куропаточья трава, водяника, виды рода кобрезия и др.) встречаются в высокогорьях разных горных хребтов. Стал разорванным после похолодания климата прежде сплошной ареал липы – кроме сплошного пятна в Европе, сохранились крошечные пятнышки на юге Западной и Средней Сибири. Виды в таких останках сплошного ареала называются *реликтами*;
- **ПО ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЕ.** В разных частях ареала вид может формировать популяции с разной степенью процветания: популяции могут быть *большими* и *устойчивыми* в центре ареала, но *ослабленными* по его периферии. В разных частях ареала, кроме того, виды могут занимать разные местообитания. Так, степные виды растений у северной границы ареала занимают южные склоны, а лесные виды растений у южной границы распространения встречаются только по северным склонам («правило предварения» Вальтера – Алекина);
- **ПО ИСТОРИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ.** Различают *естественно-исторические* и *приобретенные* ареалы. Второй тип ареалов характерен для видов, которые расселились, как правило, благодаря человеку. Так, виды ондатры, естественные ареалы которых ограничены Северной Америкой, расселились в Европе и Сибири. По всей территории Европы, вплоть до России расселилась занесенная в Ирландию злодея канадская. Приобретенные ареалы имеет большинство видов сорных растений, которые являются спутниками культурных растений и расселяются вместе с ними по мере расширения ареала земледелия.

Как подчеркивает В.Г. Мордкович (2005), каждый вид стремится расширить свой ареал за счет «неумолимого стремления осваивать географическое пространство». Расселение видов возможно за счет факторов как абиотической среды (анемохория, гидрохория и др.), так и биотической (зоохория). В литературе описаны удивительные примеры расселения видов путем анемохории. «Сильные ветры переносят на десятки километров мелких, и потому легких на подъем, насекомых. Иногда пассивному переносу подвергаются и более крупные существа. Мощные ураганы вызывают знаменитые своей экзотичностью «лягушачьи и рыбные дожди». Например, в 1949 г. в Моррисвилле (США) ураган унес с собой воду из озера, лежавшего на его дороге, и вывалил все это вместе с рыбой, лягушками, водорослями, моллюсками за десять километров от места захвата. Благодаря подобным явлениям возможно заселение изолированных или вновь возникающих водоемов на суше или островов в океане.

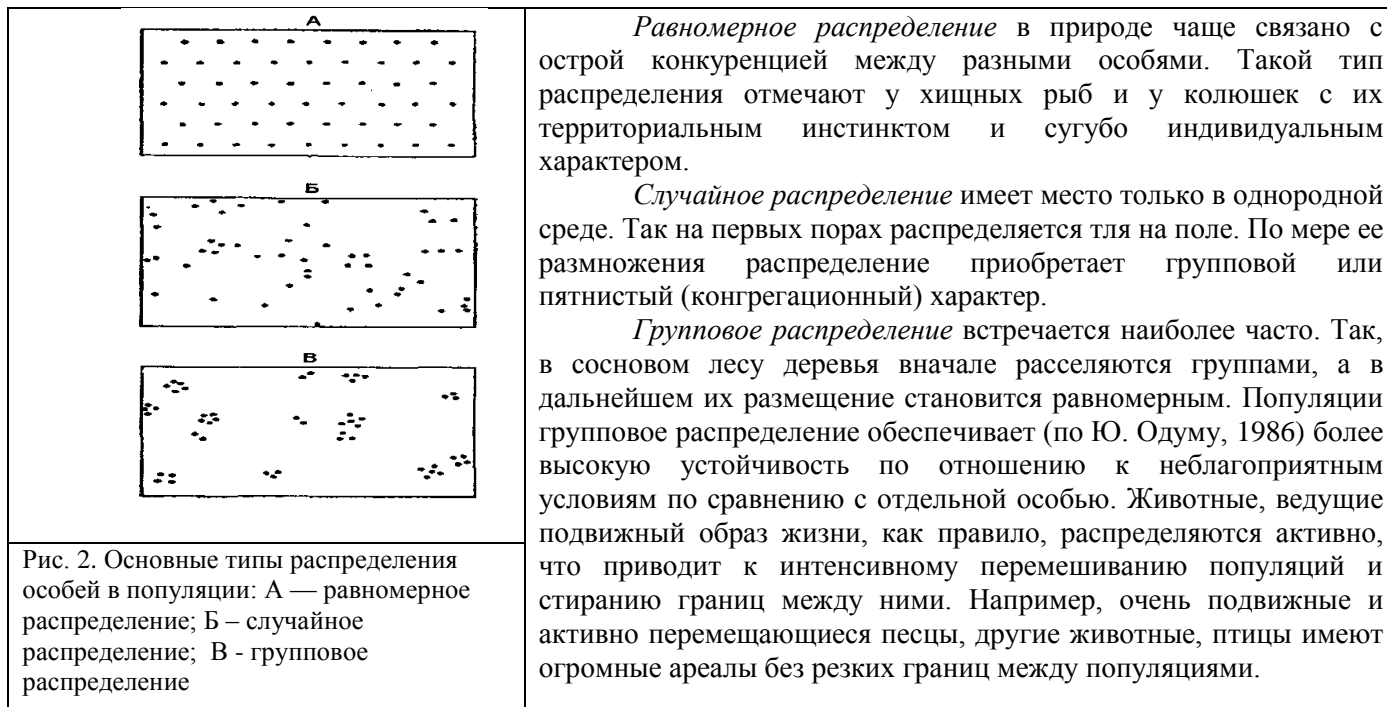
## Численность и плотность популяций

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

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

*Плотность популяции определяется количеством особей или биомассой на единицу площади либо объема*, например: 400 деревьев на 1 га, 0,5 г циклопов в 1 м<sup>3</sup> воды. Нередко важно различать *среднюю плотность*, т. е. численность или биомассу на единицу всего пространства, *кудельную или экологическую плотность* — численность или биомассу на единицу обитаемого пространства, доступной площади объема, которые фактически могут быть заняты популяцией.

Плотность популяции отличается изменчивостью и зависит от ее численности. При возрастании численности не наблюдается увеличение плотности лишь в том случае, когда возможно распределение популяции, расширение ее ареала. Особи, составляющие популяции, имеют различные типы пространственного распределения, выражающие их реакции на различные влияния, например, добычу и благоприятные физические условия или конкурентные реакции. Различают три типа распределения или расселения особей внутри популяции: равномерное, случайное и групповое (рис.2).



У пассивно передвигающихся и малоподвижных организмов, наоборот, популяции четко разграничены даже на относительно небольшой территории. Таковы популяции наземных моллюсков, многих земноводных. Размеры ареала популяции зависят от величины особей, составляющей ее. Мелкие особи занимают сравнительно небольшие ареалы, тогда как у видов с крупными особями они обширны. Вместе с тем это правило имеет много исключений. Так, территория, занимаемая популяцией прыткой ящерицы *Lacerta agilis*, может колебаться от 0,1 до нескольких гектаров.

Знание типа распределения организмов имеет большое значение при оценке плотности популяции методом выборки (в случае группового размещения площадь выборки должна быть большая). Возьмем  $n$  выборок. Среднее число особей в каждой выборке обозначим через  $m$  и получим рассеяние или дисперсию

$$S^2 \text{ по формуле: } S^2 = \frac{\sum (x - m)^2}{n - 1}. \quad (1)$$

При равномерном распределении дисперсия  $S^2$  равна нулю, так как число особей в каждой выборке постоянно и равно среднему. В случае случайного распределения среднее  $m$  и дисперсия  $S^2$  равны. При групповом распределении рассеяние  $S^2$  выше среднего и разница между ними тем больше, чем сильнее тенденция животных к образованию скоплений.

## Рождаемость и смертность в популяции

Динамика численности и плотности популяций находится в тесной зависимости от рождаемости или плодовитости и смертности. **Рождаемость** — это способность популяции к увеличению численности. Характеризует частоту появления новых особей в популяции.

Различают рождаемость абсолютную и удельную. <b>Абсолютная</b> (общая) рождаемость — число новых особей ( $\Delta N_n$ ), появившихся за единицу времени ( $\Delta t$ ).	Удельная рождаемость выражается в числе особей на особь в единицу времени: $b = \frac{\Delta N_n}{\Delta t N} \quad (2).$
--	--

Так, для популяций человека как показатель удельной рождаемости используют число детей, родившихся в год на 1000 человек. В живых организмах заложена огромная возможность к размножению и подтверждается **правилом максимальной рождаемости (воспроизводства): в популяции имеется тенденция к образованию теоретически максимально возможного количества новых особей.** Оно достигается в идеальных условиях, когда отсутствуют лимитирующие экологические факторы и размножение ограничено лишь физиологическими особенностями вида.

Например, один одуванчик менее чем за 10 лет способен заселить своими потомками земной шар, если все семена прорастут. Другой пример. Бактерии делятся каждые 20 мин. При таком темпе одна клетка за 36 ч может дать потомство, которое покроет сплошным слоем всю нашу планету.

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

Среди насекомых самая высокая плодовитость у растительноядных форм, а низкая — у хищников и паразитов. В благоприятных условиях плодовитость, как правило, низкая. Характер плодовитости зависит и от скорости полового созревания, числа генераций в течение сезона, от состояния в популяции самок и самцов. Если вид размножается с большой скоростью и чутко реагирует на изменения условий среды, то численность популяций его быстро и существенно изменяется. Это относится к многим насекомым и мышевидным грызунам.

Таким образом, максимальная рождаемость или плодовитость является константой, определяемой расчетным путем, например, умножением среднего числа гнезд, которое способна построить самка птицы за год, на такое же число яиц, которые она может отложить в наиболее благоприятную часть сезона года. Максимальная рождаемость — тот предел, который характерен для скоростей увеличения числа особей в популяции. Правило максимальной рождаемости (воспроизводства) есть частный случай закона максимума биогенной энергии (энтропии) В. И. Вернадского — Э. С. Бауэра.

Численность и плотность популяции зависит и от ее смертности. <b>Смертность популяции</b> — это количество особей, погибших за определенный период. Абсолютная (общая) смертность — это число особей, погибших в единицу времени ( $\Delta N_m$ ).	Удельная смертность ( $d$ ) выражается отношением абсолютной смертности к численности популяции: $d = \frac{\Delta N_m}{\Delta t N} \quad (3)$
--	--

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

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

**Второй тип смертности** характеризуется повышенной гибелью особей на ранних стадиях развития и свойствен большинству растений и животных. Максимальная гибель животных происходит в личиночной фазе или в молодом возрасте, у многих растений — в стадии произрастания семян и всходов. У насекомых до взрослых особей доживает 0,3—0,5% отложенных яиц, у многих рыб — 1—2% количества выметанной икры.

**Третий тип смертности** отличается повышенной гибелью взрослых, в первую очередь старых, особей. Отличается он у насекомых, личинки которых обитают в почве, воде, древесине, а также в других местах с благоприятными условиями. В экологии широкое распространение получило графическое построение «кривых выживания» (рис. 3).

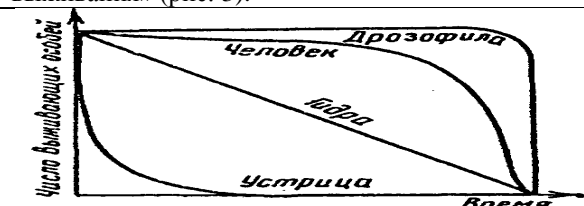


Рис. 3. Различные типы кривых выживания

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

## Возрастная структура популяции

Рождаемость и смертность, динамика численности напрямую связаны с возрастной структурой популяции. Популяция состоит из разных по возрасту и полу особей. Для каждого вида, а иногда и для каждой популяции внутри вида характерны свои соотношения возрастных групп. На эти соотношения влияют общая продолжительность жизни, время достижения половой зрелости, интенсивность размножения — особенности, вырабатываемые в процессе эволюции как приспособления к определенным условиям. По отношению к популяции обычно выделяют три экологических возраста: *предрепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный*.

Большой жизненный цикл растений включает все этапы развития особи — от возникновения зародыша до ее смерти или до полного отмирания всех поколений ее вегетативно возникшего потомства. В жизненном цикле растений выделяют периоды и возрастные состояния (табл. 3, рис. 4).

**Таблица 3. Периоды и возрастные состояния в жизненном цикле растений (по Н. М. Черновой, А. М. Быловой, 1988)**

Периоды	Возрастные состояния особей	Принятое
I.Первичного покоя (латентный)	Покоящиеся семена	
II.Предгенеративный (виргинальный)	Проростки (всходы)	p
	Ювенильные	j
	Имматурные	im
	Виргинальные (молодые вегетативные, взрослые)	v
III. Генеративный	Молодые генеративные	g <sub>1</sub>
	Средневозрастные генеративные	g <sub>2</sub>
	Старые генеративные	g <sub>3</sub>
IV.Постгенеративный (старческий, сенильный)	Субсенильные (старые вегетативные)	ss
	Сенильные	s

*НАПРИМЕР*, возрастные группы овсяницы луговой:

К периоду *первичного покоя* относятся покоящиеся семена; к *предгенеративному* — проростки (всходы), ювенильные, имматурные, виргинальные; к *генеративному* — молодые генеративные, средневозрастные генеративные, старые генеративные; к *постгенеративному* — субсенильные (старые вегетативные), сенильные.

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

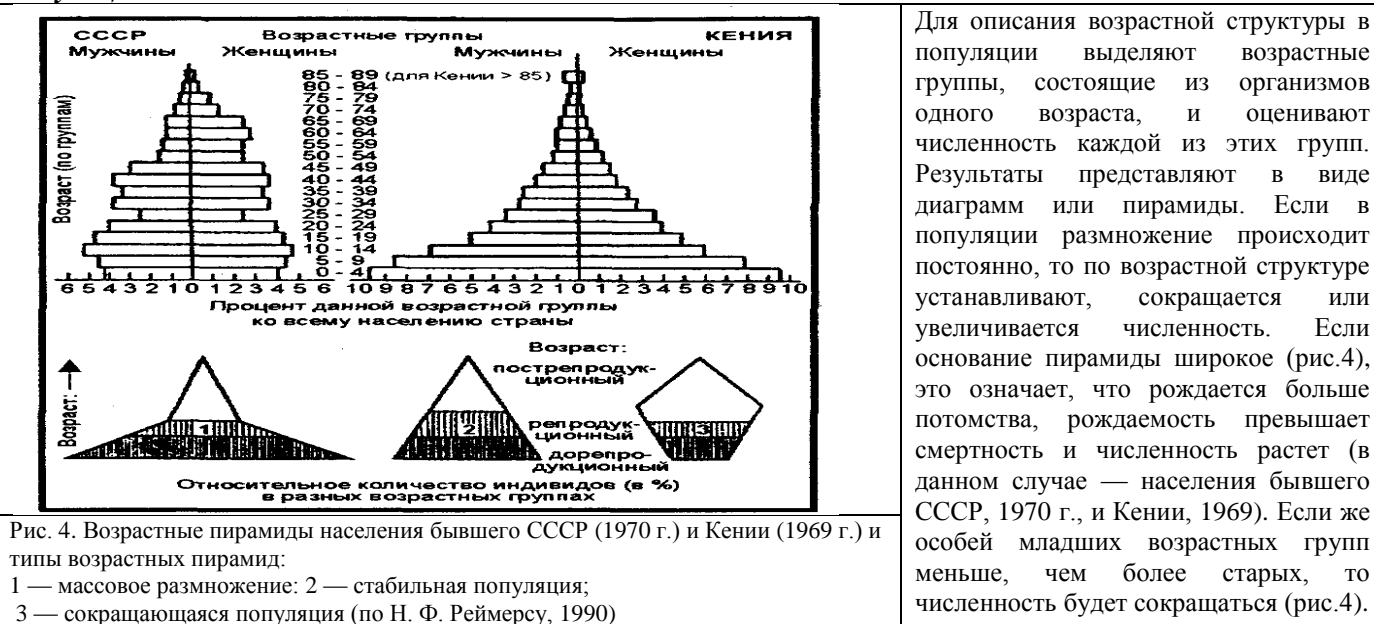
У многих животных, так же как и у растений, более длительным является *предрепродуктивный* период. Так, у поденок (Ephemeridae, крылатое насекомое) он продолжается несколько лет из-за длительного развития личинок. Репродуктивный же их возраст не превышает нескольких дней — время размножения взрослых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

В сокращающихся популяциях преобладают старые особи, которые уже не способны интенсивно размножаться. Данная возрастная структура свидетельствует о неблагоприятных условиях. В быстро растущих популяциях преобладают интенсивно размножающиеся молодые особи. В стабильных популяциях это соотношение, как правило, составляет 1:1. При благоприятных условиях в популяции имеются все возрастные группы и поддерживается сравнительно стабильный уровень численности. На возрастной состав популяции помимо общей продолжительности жизни влияют длительность периода размножения, число генераций в сезон, плодовитость и смертность разных возрастных групп. Так, у полевок (Clethrionomys) взрослые особи могут давать потомство 3 раза в год и более, а молодые особи способны размножаться через два—три месяца. Популяция лосей в любое время года состоит из 10—11 возрастных групп, однако размножаться особи начинают только с пятой возрастной группы.

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

Таким образом, следствием правила максимальной рождаемости (плодовитости, воспроизводства) популяции служит **правило стабильности ее возрастной структуры**: **любая естественная популяция стремится к стабильной возрастной структуре, четкому количественному распределению особей по возрастам**. Это правило сформулировано А. Лоткой в 1925 г.

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



Для описания возрастной структуры в популяции выделяют возрастные группы, состоящие из организмов одного возраста, и оценивают численность каждой из этих групп. Результаты представляют в виде диаграмм или пирамид. Если в популяции размножение происходит постоянно, то по возрастной структуре устанавливают, сокращается или увеличивается численность. Если основание пирамиды широкое (рис.4), это означает, что рождается больше потомства, рождаемость превышает смертность и численность растет (в данном случае — населения бывшего СССР, 1970 г., и Кении, 1969). Если же особей младших возрастных групп меньше, чем более старых, то численность будет сокращаться (рис.4).

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

### Половой состав популяции

Генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по полу в отношении 1:1, так называемое соотношение полов. Но из этого не следует, что такое же соотношение характерно для популяции в целом. Сцепленные с полом признаки часто определяют значительные различия в физиологии, экологии и поведении самок и самцов. В силу разной жизнеспособности мужского и женского организмов это первичное соотношение нередко отличается от вторичного и особенно от третичного — характерного для взрослых особей. Так, у человека вторичное соотношение полов составляет 100 девочек на 106 мальчиков, к 16—18 годам это соотношение из-за повышенной мужской смертности выравнивается и к 50 годам составляет 85 мужчин на 100 женщин, а к 80 годам — 50 мужчин на 100 женщин (см. рис. 4).

Экологическое и поведенческое различия между особями мужского пола могут быть сильно выражены. Так, самцы комаров семейства *Culicidae* в отличие от кровососущих самок в имагинальный период или не питаются совсем, или ограничиваются слизыванием росы, или потребляют нектар растений. Если даже образ жизни самцов и самок сходен, то они различаются по многим физиологическим признакам: темпам роста, срокам полового созревания, устойчивости к изменениям температуры, голоданию и т. д.

Вторичное и третичное соотношение полов у животных и растений может колебаться и в очень незначительных пределах у разных видов. Существуют популяции, например у некоторых мух, состоящие исключительно из самок. Из самок состоят популяции ряда партеногенетических видов насекомых и ряда других животных. При этом доля партеногенетических самок в разных популяциях может значительно варьировать. У некоторых видов пол изначально определяется не генетическими, а экологическими факторами. У корнеплода *Arisaema japonica* решающим фактором во вторичном определении пола является масса клубней: самые крупные и хорошо развитые клубни дают растения с женскими цветами, а мелкие и слабые — с мужскими цветами.

Наглядно прослеживается влияние условий среды на половую структуру популяций у видов с чередованием половых и партеногенетических поколений. При оптимальной температуре дафнии (*Daphnia magna*) размножаются партеногенетически, а при повышенной или пониженной температуре в популяциях появляются самцы. Появление обоеполого поколения у тли может происходить из-за длины светового дня, температуры, увеличения плотности населения и других факторов.



## СИНЭКОЛОГИЯ - ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ

Популяции разных видов в природных условиях объединяются в системы более высокого ранга - **сообщества и биоценоз**. Термин «**биоценоз**» был предложен немецким зоологом К. Мебиусом и обозначает *организованную группу популяций растений, животных и микроорганизмов, приспособленных к совместному обитанию в пределах определенного объема пространства*.

Любой биоценоз занимает определенный участок абиотической среды. *Биотоп – пространство с более или менее однородными условиями, заселенное тем или иным сообществом организмов*.

Размеры биоценологических группировок организмов чрезвычайно разнообразны – от сообществ на стволе дерева или на болотной моховой кочке до биоценоза ковыльной степи. Биоценоз (сообщество) – не просто сумма образующих его видов, но и совокупность взаимодействий между ними. Экология сообществ (синэкология) – занимается преимущественно биотическими экологическими факторами среды. В пределах биоценоза различают *фитоценоз* - устойчивое сообщество растительных организмов, *зооценоз* - совокупность взаимосвязанных видов животных и *микробиоценоз* - сообщество микроорганизмов:

### ФИТОЦЕНОЗ + ЗООЦЕНОЗ + МИКРОБИОЦЕНОЗ = БИОЦЕНОЗ

Биоценоз формируют межвидовые связи, обеспечивающие структуру биоценоза - численность особей, распределение их в пространстве, видовой состав и тому подобное, а также структуру пищевой сети, продуктивность и биомассу. Для оценки роли отдельного вида в видовой структуре биоценоза используют обилие вида - показатель, равный числу особей на единицу площади или объема занимаемого пространства.

### Трофическая структура биоценозов

Важнейший вид взаимоотношений между организмами в биоценозе, фактически формирующими его структуру, – это пищевые связи хищника и жертвы: одни – поедающие, другие – поедаемые. При этом все организмы, живые и мертвые, являются пищей для других организмов: заяц ест траву, лиса и волк охотятся на зайцев, хищные птицы (ястребы, орлы и т. п.) способны утащить и съесть как лисенка, так и волчонка. Погибшие растения, зайцы, лисы, волки, птицы становятся пищей для детритофагов (редуцентов или иначе деструкторов).

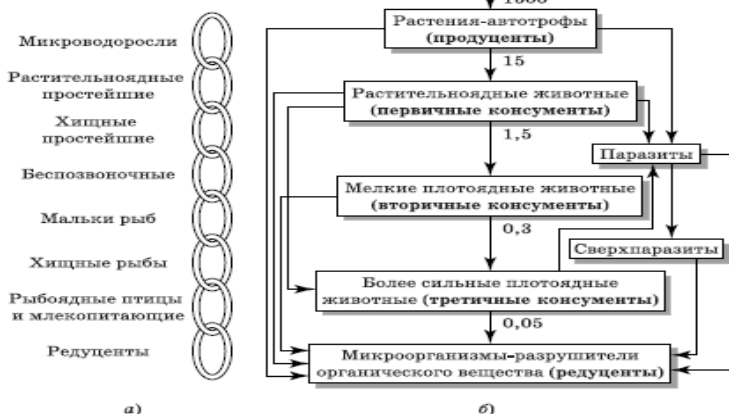


Рис. 1. Пищевые цепи биоценоза по Н. Ф. Реймерсу: обобщенная (а) и реальная (б). Стрелками показано направление перемещения энергии, а цифрами – относительное количество энергии, приходящей на трофический уровень.

*Пищевая цепь* – это последовательность организмов, в которой каждый из них съедает или разлагает другой. Она представляет собой путь движущегося через живые организмы одностороннего потока поглощенной при фотосинтезе малой части высокоэффективной солнечной энергии, поступившей на Землю. В конечном итоге эта цепь возвращается в окружающую природную среду в виде низкоэффективной тепловой энергии. По ней также движутся питательные вещества от продуцентов к консументам и далее к редуцентам, а затем обратно к продуцентам.

Каждое звено пищевой цепи называют *трофическим уровнем*. Первый трофический уровень занимают автотрофы - первичные продуценты. Организмы второго трофического уровня называют первичными консументами, третьего – вторичными консументами и т. д. Обычно бывают четыре или пять трофических уровней и редко более шести (рис. 1).

Существуют два главных типа пищевых цепей – пастбищные (или «выедания») и детритные (или «разложения»).



Рис. 2. Схема пастбищной и детритной пищевых цепей (по Ю. Одуму)

Концепция пищевых цепей позволяет в дальнейшем проследить круговорот химических элементов в природе, хотя простые пищевые цепи, подобные изображенным ранее, где каждый организм представлен как питающийся организмами только какого-то одного типа, в природе встречаются редко. Реальные пищевые связи намного сложнее, т.к. животное может питаться организмами разных типов, входящих в одну и ту же пищевую цепь или в различные цепи, что особенно характерно для хищников (консументов) высших трофических уровней. Связь между пастбищной и детритной пищевыми цепями иллюстрирует предложенная Ю. Одумом модель потока энергии (рис.2). Всеядные животные (в т.ч. человек) питаются и консументами, и продуцентами. Таким образом, в природе пищевые цепи переплетаются, образуют пищевые (трофические) сети.

## Пищевые цепи и сети

Жизнь любого организма поддерживается благодаря связям с другими живыми существами. Наиболее важное значение имеют *пищевые* или *трофические* (трофо – питание) связи, благодаря которым осуществляется непрерывный вещественно-энергетический обмен между живым и неживым веществом природы.

По *способу питания* все организмы подразделяются:

- *Автотрофы* (сам) – осуществляют превращение неорганических веществ в органические (зелёные растения и микроорганизмы).
- *Гетеротрофы* (разный) – используют для питания готовые органические вещества (растения паразиты, грибы, микроорганизмы, животные, человек).
- Существуют организмы со смешанным типом питания – *миксотрофы* (смешивать).

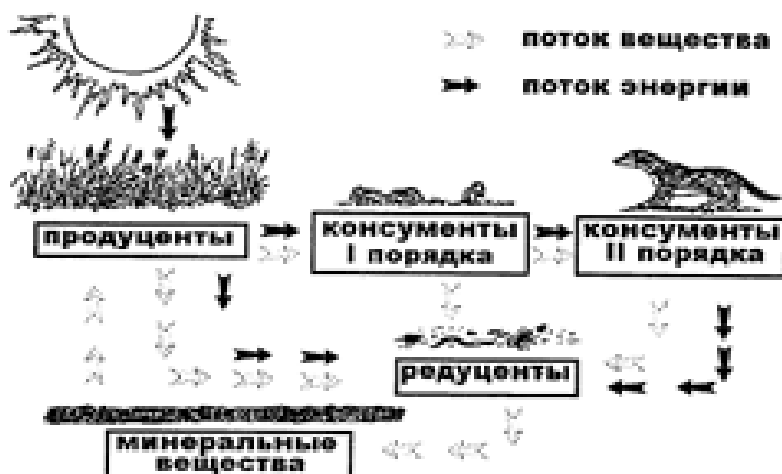
По *механизму превращения* неорганических веществ в органические выделяют:

- *Фототрофы* (фотосинтез) – зелёные растения, сине-зелёные водоросли и др.
- *Хемотрофы* (хемосинтез) – серные бактерии и др.

Среди **гетеротрофов** выделяют три категории организмов:

- *Нектогитрофы* (мёртвый) убивают объект питания (человек, хищники).
- *Биотрофы* (живой) – питаются за счёт других животных организмов (паразиты, кровососы и др.).
- *Сапротрофы* (гниль) – питаются отмершей органикой.

Первые организмы на Земле были гетеротрофами. Они быстро исчерпали бы себя, если бы не появились автотрофы.



**Автотрофы** синтезируют органические вещества, а гетеротрофы их потребляют. При этом происходит расщепление органических веществ. Если продукты расщепления вновь используются автотрофами, возникает круговорот веществ и энергии между организмами.

Используя солнечную энергию и вещества из атмосферы, воды и почвы, растения синтезируют органические соединения. Эти соединения служат растениям строительным материалом, из которого они образуют свои ткани, и источником энергии, необходимой для поддержания своих функций. Для высвобождения запасенной ими химической энергии **гетеротрофы** разлагают органические соединения на исходные неорганические компоненты: оксид углерода, воду, нитраты, фосфаты и др., завершая тем самым круговорот веществ.

По отношению к трофическим (пищевым) связям организмы подразделяют:

1. **Продуценты** (производители первичной продукции) – организмы-автотрофы – представляют комплекс зелёных растений, обеспечивающих органическим веществом всё живое население нашей планеты.
2. **Консументы** (потребляю) – организмы-гетеротрофы, потребляющие органические вещества, созданные продуцентами (животные, микроорганизмы, насекомоядные растения).
3. **Редуценты** – (восстановители) – организмы, разлагающие органические вещества и превращающие их в неорганические вещества, усваиваемые другими организмами (бактерии, грибы, сапрофаги, копрофаги, некрофаги – питаются органическими остатками и др.). Они являются завершающим звеном биологического кругооборота веществ.

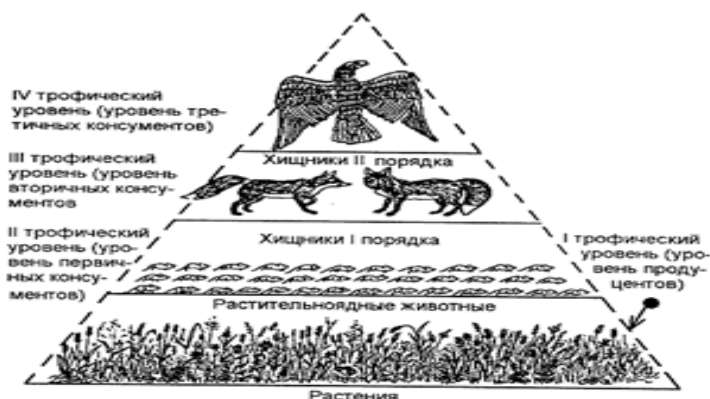
Поток энергии в сообществе – это её переход от организмов одного уровня к другому в форме химических связей органических соединений (пищи). Поток вещества – перемещение вещества в форме химических элементов и их соединений от продуцентов к редуцентам и далее через химические реакции, происходящие без участия живых организмов, вновь к продуцентам.

Поток вещества происходит по замкнутому циклу, поэтому его называют круговоротом.

Энергия передаётся от организма к организму, создающих пищевую или трофическую цепь.

Пищевая цепь – перенос энергии, заключённой в растительной пище - поскольку лишь растения создают органическое вещество из неорганического – через ряд организмов в процессе их поедания друг другом.

Например, *растение → растительноядное насекомое → хищное насекомое → насекомоядная птица → хищная птица.*



**Трофический уровень** – это место каждого звена в пищевой цепи. Положение организма в пищевой цепи характеризуется его удалённостью от основного источника поступающей в сообщество энергии.

*Первый* трофический уровень – продуценты.

*Второй* – растительноядные консументы.

*Третий* – плотоядные консументы, питающиеся растительноядными формами.

*Четвёртый* – консументы, потребляющие других плотоядных и т.д.

### Различают два типа пищевых цепей:

1. В *пастбищных пищевых цепях* первый трофический уровень занимают зеленые растения, второй – пастбищные животные (термин «пастбищные» охватывает все организмы, питающиеся растениями), а третий – хищники. Так, пастбищными пищевыми цепями являются:

РАСТИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ (например, нектар) → МУХА → ПАУК → ЗНАМЕРОЙКА → СОВА;  
СОК РОЗОВОГО КУСТА → ТЛЯ → БОЖЬЯ КОРОВКА → ПАУК → КУРОПАТКА → ОРЕЛ.

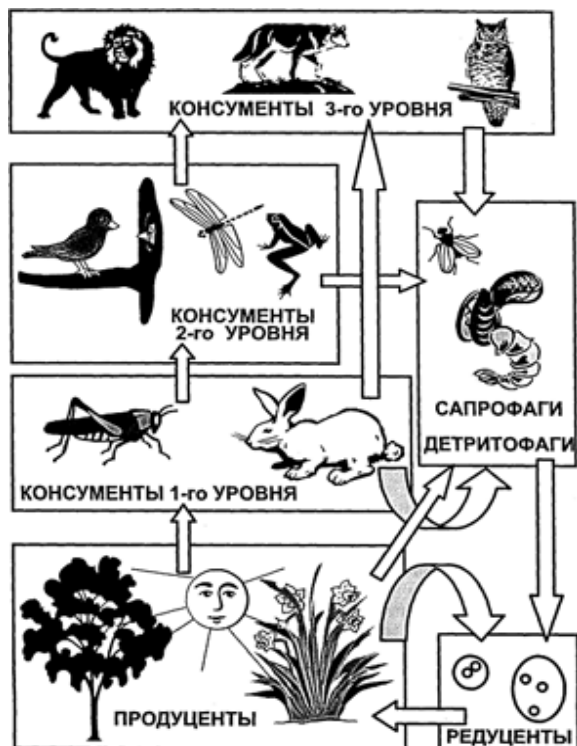
2. *Детритная пищевая цепь* начинается с детрита по схеме:

ДЕТРИТ → ДЕТРИТОФАГ → ХИЩНИК

Характерными детритными пищевыми цепями являются:

ЛИСТОВАЯ ПОДСТИЛКА ЛЕСА → ДОЖДЕВОЙ ЧЕРВЬ → ЧЕРНЫЙ ДРОЗД → ЯСТРЕБ;

МЕРТВОЕ ЖИВОТНОЕ → ЛИЧИНКА ПАДАЛЬНОЙ МУХИ → ТРАВЯНАЯ ЛЯГУШКА → УЖ.



*Пищевая сеть*

Пищевые цепи не изолированы друг от друга, а тесно переплетены. Они составляют так называемые **пищевые сети**. Принцип образования пищевых сетей состоит в следующем. Каждый продуцент использует не одного, а несколько консументов. В свою очередь, консументы, среди которых преобладают полифаги (много), пользуются не одним, несколькими источниками питания.

Пищевая цепь является основным каналом переноса энергии в сообществе. По мере удаления от первичного продуцента поток энергии резко ослабевает – количество энергии уменьшается. Это объясняется рядом причин:

1. Перенос энергии с одного уровня на другой никогда не бывает полным, так как не вся энергия, содержащаяся в пище, бывает доступна хищнику. Часть энергии теряется в процессе преобразования тканей жертвы в ткани хищника (при поедании её хищником), а часть вообще не усваивается организмом хищника и выводится из него с экскрементами.

2. Устойчивые взаимосвязи между хищниками и жертвами не позволяют первым полностью выесть популяцию, за счёт которых они существуют. Эффективность переноса энергии от жертвы к хищнику ослаблена выработанной тактикой избегания хищника.

3. Много энергии, полученной с пищей, тратится на работу которую выполняет животное, перемещаясь, охотясь, строя гнездо, в результате которых происходит выделение тепла. Падение количества энергии при переходе с одного трофического уровня на другой определяет число этих уровней и соотношение хищников и жертв, поэтому число трофических уровней редко превышает три-четыре.

## Экологические пирамиды

В результате взаимодействия в пищевых цепях при переносе энергии каждое сообщество приобретает определённую трофическую структуру – определяется количеством энергии, фиксируемой на единицу площади в единицу времени на последовательных уровнях. Изображается графически в виде **экологических пирамид**, основанием которых служит первый уровень, а последующие уровни образуют этажи и вершину пирамиды. Данное явление было изучено Ч. Элтаном в 1927 г. различают **три типа пирамид**.

**Пирамида чисел** (число особей на  $m^2$ ) отражает численность организмов на разных трофических уровнях.

Для построения пирамиды численности подсчитывают число организмов на некоторой территории, группируя их по трофическим уровням:

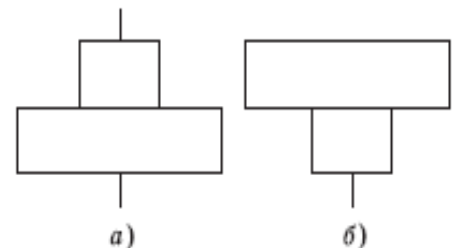
- I. продуценты – зеленые растения;
- II. первичные консументы – травоядные животные;
- III. вторичные консументы – плотоядные животные;
- IV. третичные консументы – плотоядные животные;
- V.  $n$ -е консументы («конечные хищники») – плотоядные животные;
- VI. редуценты – деструкторы.

Консументы второго, третьего и более высоких порядков могут быть хищниками (охотиться, схватывая и убивая жертву), могут питаться падалью или быть паразитами. В последнем случае они по величине меньше своих хозяев, в результате чего пищевые цепи паразитов необычны по ряду параметров. В типичных пищевых цепях хищников плотоядные животные становятся крупнее на каждом трофическом уровне. В случае пастбищных пищевых цепей леса, когда продуцентом служит дерево, а первичными консументами – насекомые, уровень первичных консументов численно богаче особями уровня продуцентов в этом случае пирамиду чисел называют *обращённой*.

Каждый уровень изображается условно в виде прямоугольника, длина или площадь которого соответствуют численному значению количества особей. Расположив эти прямоугольники в соподчиненной последовательности, получают экологическую пирамиду численности – основной принцип построения которой впервые сформулировал американский эколог Ч. Элтон.



Экологическая пирамида численности для луга, поросшего злаками: цифры - число особей



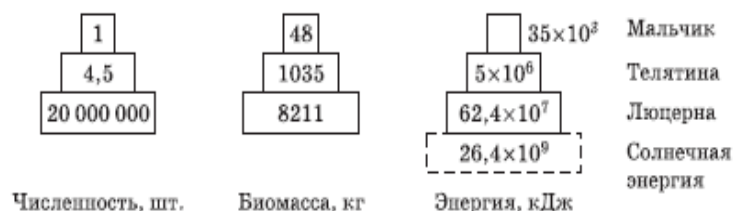
Нарушенная (а) и перевернутая (б) пирамиды численности

**Пирамида биомасс** – характеризует общую сухую массу живого вещества на разных трофических уровнях (сухая масса органических веществ  $г/мм^2$ ).

В экосистемах с очень мелкими продуцентами и крупными консументами общая масса последних может быть в любой момент выше общей массы продуцентов т.е. пирамида биомасс тоже может быть *обращённой*.



**Пирамида энергий** ( $Дж/м^2 \cdot год$ ) показывает величину энергетического потока или «продуктивность» на последовательных трофических уровнях. Энергетическая пирамида всегда сужается кверху при условии, что учтены все источники энергий поступающей в систему с пищей.



Р.Линдеман (1942) сформулировал **закон пирамиды энергии** – правило 10 % - с одного трофического уровня экологической пирамиды переходит на другой, более высокий уровень в среднем около 10 % энергии, поступившей на предыдущий уровень экологической пирамиды.

Из трёх типов экологических пирамид, *пирамида энергий* даёт нам наиболее полное представление о функциональной организации сообщества. Число и масса организмов, которых может поддерживать какой-либо трофический уровень в тех или иных условиях, зависит не от количества фиксированной энергии, имеющейся в данное время на предыдущем уровне, а от скорости продуцирования пищи.

В противоположность *пирамидам чисел и биомасс*, отражающим статистику системы, *пирамида энергий* отражает картину скоростей прохождения массы пищи через пищевую цепь. На форму этой пирамиды не влияют изменения размеров и интенсивности метаболизма особей, и, если учтены все источники энергии, пирамида всегда имеет правильную форму в соответствии со вторым законом термодинамики.

Построение *пирамиды чисел и пирамиды биомасс* без *пирамиды энергий* может привести к неверной оценке функциональной роли популяций, сильно различающихся интенсивностью метаболизма, т.е. размерами особей. Данные по численности приводят к переоценке значения мелких организмов, а данные по биомассе – к переоценке роли крупных организмов.

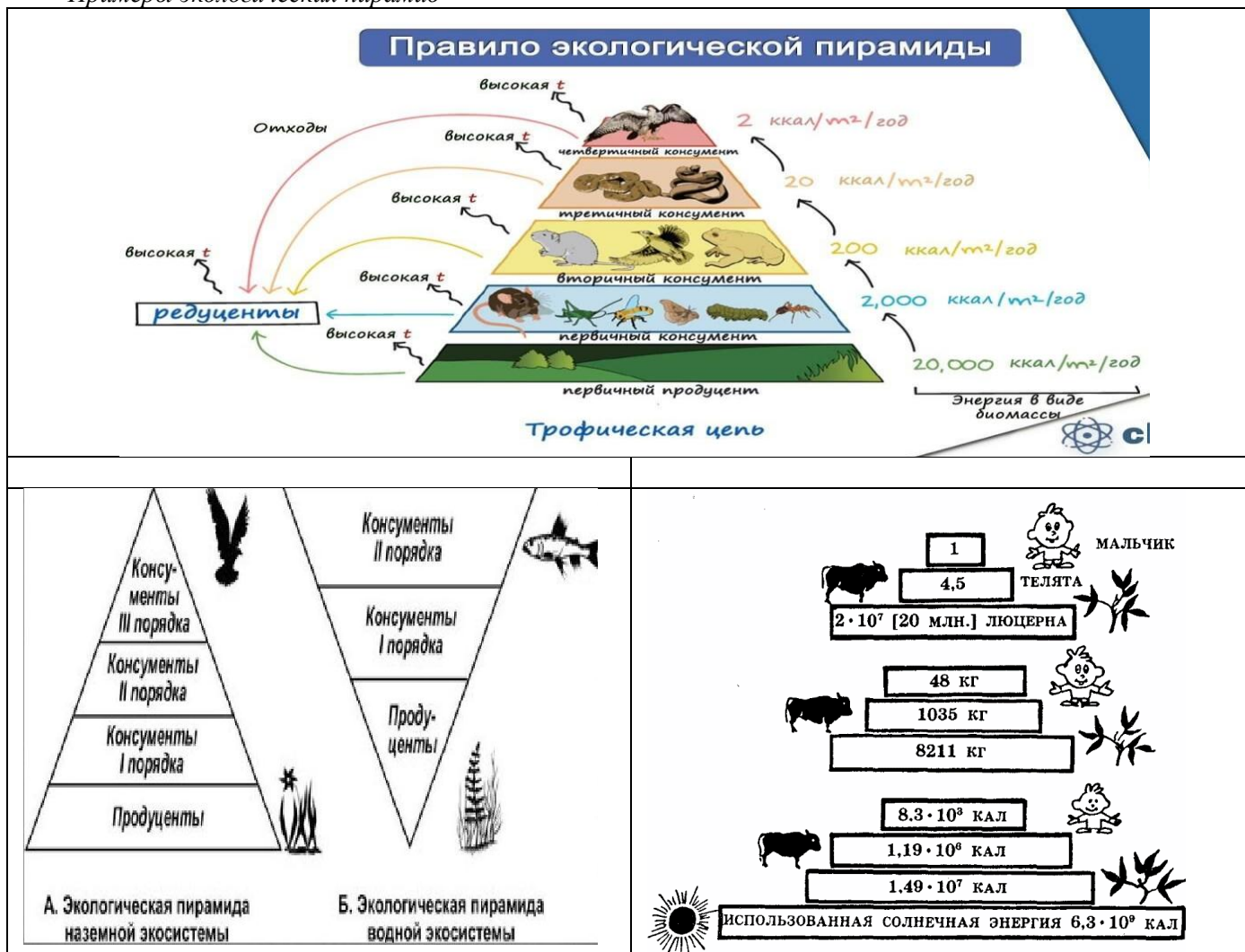
Размеры и сложность системы лимитируются затратами энергий на самоподдержание. Рост систем прекращается если расход энергии на самоподдержание становится равным её поступлению. Количество биомассы, которое может поддерживаться в условиях такого равновесия, называется максимальной поддерживающей ёмкостью среды. Считается, что оптимально поддерживающая ёмкость, способная противостоять изменениям окружающей среды, ниже теоретически максимальной в 2 раза.

Например, оптимально поддерживающая ёмкость Земли находится в пределах 8,5 – 13,5 млрд. человек.

Возвращаясь к пирамиде энергии, можно дать определение очень важному *закону пирамиды энергий*, согласно которому с одного трофического уровня экологической пирамиды на другой переходит не более 10% энергии. Этот закон сформулирован в 1942 г. Р. Линдеманом. Его следствием является ограниченная длина пищевых цепей. Из закона вытекает, что максимальный переход с одного трофического уровня на другой порядка 10% энергии не ведёт к пагубным для экосистемы последствиям.

Исследование правила 10% позволяет определять возможный и безопасный объём промысла особей.

#### Примеры экологических пирамид





## Отношения организмов в биоценозах

Основу возникновения и существования биоценозов представляют отношения организмов, их связи, в которые они вступают друг с другом, населяя один и тот же биотоп. Эти связи определяют основные условия жизни видов в сообществе, возможности добывания пищи и завоевания нового пространства.

Классификации биоценологических отношений могут строиться с использованием разных принципов. Один из популярных подходов – оценка возможного результата контактов двух особей. Для каждой из них результат принимается как положительный, отрицательный или нейтральный.

**Отношения хищник-жертва, паразит-хозяин** – это прямые пищевые связи, которые для одного из партнеров имеют отрицательные, а для другого – положительные последствия. По существу, к этому типу экологических взаимодействий можно отнести все варианты пищевых связей. Хотя пасущуюся на лугу корову и дятла, добывающего личинок из-под коры дерева, обычно не называют хищниками, тот тип взаимоотношений, в которые они вступают с организмами, служащими им пищей, имеет много общего с отношениями хищника и его жертв. Поэтому в связь хищник– жертва понимается обычно в широком смысле, включая все формы добывания пищи. Они, в свою очередь, подразделяются на несколько категорий:

- 1) *истинное хищничество, или хищничество в узком смысле слова;*
- 2) *паразитизм;*
- 3) *собирательство;*
- 4) *пастьба.*

**Хищниками** обычно называют животных, питающихся другими животными, которых они ловят и умерщвляют. Для хищников характерно специальное охотничье поведение. Добыча жертвы требует от них значительных затрат энергии на поиск, погоню, захват, преодоление сопротивления жертв.

Если размеры жертв намного меньше размеров питающихся ими животных, численность объектов питания высока и сами они легкодоступны – в этом случае деятельность плотоядного вида превращается в поиск и простой сбор добычи и называется **собирательство**.

Собирательство требует затрат энергии в основном на поиск, а не на захват пищи. Такое «собрание» характерно, например, для ряда насекомоядных птиц – куликов-зуйков, ржанок, зябликов, коньков и др. Однако между типичным хищничеством и типичным собирательством у плотоядных существует множество промежуточных способов добывания пищи. Например, ряд насекомоядных птиц характеризуется охотничьим поведением при поимке насекомых (стрижи, ласточки). Сорокопуды, мухоловки подстерегают и затем нагоняют жертву как типичные хищники. С другой стороны, способ питания плотоядных собирателей очень похож на собирание неподвижной пищи растительноядными животными, например семеноядными птицами или грызунами (горлица, сизый голубь, чечевица, лесная мышь, хомяки и др.), для которых также характерны специализированные поисковые формы поведения.

К собирательству можно отнести *фильтрационное питание водных животных, седиментацию, или осаждение водной взвеси*, сбор пищи илоедом или дождевыми червями. К нему же примыкает так называемое хищничество растений. У многих растений при недостатке азота в питании развиты способы улавливания и фиксации прилетающих к ним насекомых и переваривание белков их тел протеолитическими ферментами (пузырчатка, росянка, непентеса, венерина мухоловка и др.).

По способу овладения пищевыми объектами собирательство приближается к типичной **пастьбе** фитофагов. Специфика пастьбы заключается в поедании неподвижного корма, находящегося в относительном изобилии, на поиски которого не приходится тратить много усилий. С экологической точки зрения такой способ питания характерен как для стада копытных на лугу, так и для листогрызущих гусениц в кроне дерева или личинок божьих коровок в колониях тлей.

**Паразитизм** такая форма связей между видами, при которой организм-потребитель использует живого хозяина не только как источник пищи, но и как место постоянного или временного обитания. По существу, типичный паразитический характер имеют связи насекомых-вредителей с растениями. Паразиты обычно намного мельче своего хозяина.

Среди многообразных форм паразитических отношений есть и такие, при которых гибель хозяина – обязательное следствие пребывания в нем паразита. Этот тип связей особенно распространен у насекомых, откладывающих свои яйца в яйца или личинки других. Такие насекомые получили название **паразитоидов**. Гибель хозяина обусловлена малым запасом в нем пищи, которой едва хватает на развитие одной или немногих личинок вида-потребителя.

Паразитизм, таким образом, связан всевозможными переходами с другими типами взаимоотношений.

**Комменсализм** – это такая форма взаимоотношений между двумя видами, когда деятельность одного из них доставляет пищу или убежище другому (**комменсалу**). Иными словами, комменсализм – одностороннее использование одного вида другим без принесения ему вреда. Комменсализм, основанный на потреблении остатков пищи хозяев, называют еще **нахлебничеством**. Таковы, например, взаимоотношения львов и гиен, подбирающих остатки недоеденной львами добычи. Комменсалами крупных акул являются сопровождающие их рыбы-прилипалы и т. д. Отношение нахлебничества устанавливается даже между насекомыми и некоторыми растениями. В жидкости кувшинов насекомоядных непентесов обитают личинки стрекоз, защищенные от переваривающего действия ферментов растения. Они питаются насекомыми, которые попадают в ловчие кувшины. Потребители экскрементов также комменсалы других видов.

Особенно развито использование убежищ либо в постройках, либо в телах других видов. Такой комменсализм называется **квартирантством**. Рыбки *Fieraster* прячутся в водяных легких голотурий, молодь других рыб – под зонтиками защищенных стрекательными нитями медуз. Комменсализмом является поселение растений-эпифитов на коре деревьев. В гнездах птиц, норах грызунов обитает огромное количество видов членистоногих, использующих микроклимат убежищ и находящих там пищу за счет разлагающихся органических остатков или других видов сожителей. Многие виды специализированы на таком образе жизни и вне нор не встречаются совсем. Постоянные норовые или гнездовые сожители получили название **нидиолов**.

Отношения типа комменсализма очень важны в природе, так как способствуют более тесному сожительству видов, более полному освоению среды и использованию пищевых ресурсов.

В природе широко распространены взаимовыгодные отношения видов, называемые **мутуализм**. **Мутуалистические** связи могут возникать на основе предшествующего паразитизма или комменсализма. Степень развития взаимовыгодного сожительства может быть самой различной – от временных, необязательных контактов до такого состояния, когда присутствие партнера становится обязательным условием жизни каждого из них. Такие неразделимые полезные связи двух видов получили название **симбиоза**. Классический пример симбиотических отношений – лишайники, представляющие тесное сожительство гриба и водоросли. Типичный симбиоз представляют отношения термитов и их кишечных сожителей – жгутиковых отряда *Hypermastigina*. Кишечные симбионты, участвующие в переработке грубых растительных кормов, обнаружены у многих животных: жвачных, грызунов, жуков-точильщиков, личинок майских жуков и др. Виды, питающиеся кровью высших животных (клещи, пиявки и др.), как правило, имеют симбионтов, помогающих переваривать ее.

У многоклеточных животных и растений симбиоз с микроорганизмами распространен очень широко. Известно сожительство многих видов деревьев с микоризными грибами, бобовых растений – с клубеньковыми бактериями *Rhizobium*, фиксирующими молекулярный азот воздуха. Грань между симбиозом и иными типами отношений иногда весьма условна. Интересно использование своей кишечной микрофлоры зайцеобразными и некоторыми грызунами. Менее обязательны, но чрезвычайно существенны мутуалистические отношения между сибирской кедровой сосной и гнездящимися в кедровниках птицами – кедровкой, поползнем и кукушкой. Эти птицы, питаясь семенами сосны, обладают инстинктами запасаania кормов. Они прячут мелкие порции «орешков» под слой мха и лесного опада. Значительную часть запасов птицы не находят, и семена прорастают. Деятельность этих птиц способствует, таким образом, самовозобновлению кедровников, так как семена не могут прорасти на толстом слое лесной подстилки, преграждающей им доступ к почве.

Взаимовыгодны отношения растений, имеющих сочные плоды, и птиц, питающихся этими плодами и распространяющих семена, которые обычно не поддаются перевариванию. Мутуалистические отношения с муравьями складываются у многих растений: известно около 3000 видов, обладающих приспособлениями для привлечения муравьев.

*Чем разнообразнее и прочнее связи, поддерживающие совместное обитание видов, тем устойчивее их сожительство.* Сообщества, имеющие длительную историю развития, поэтому прочнее, чем те, которые возникают после резких нарушений природной обстановки или создаются искусственно (поля, сады, огороды, оранжереи, теплицы, аквариумы и т. п.).

**Нейтрализм** – это такая форма биотических отношений, при которой сожительство двух видов на одной территории не влечет для них ни положительных, ни отрицательных последствий. При нейтрализме виды не связаны друг с другом непосредственно, но зависят от состояния сообщества в целом. Например, белки и лоси, обитая в одном лесу, практически не контактируют друг с другом. Однако угнетение леса длительной засухой либо оголение его при массовом размножении вредителей сказывается на каждом из этих видов, хотя и в неодинаковой степени. Отношения типа нейтрализма особенно развиты в насыщенных видами сообществах, включающих разных по экологии сочленов.

При **амменсализме** для одного из двух взаимодействующих видов последствия совместного обитания отрицательны, тогда как другой не получает от них ни вреда, ни пользы. Такая форма взаимодействия чаще встречается у растений. Например, светолюбивые травянистые виды, растущие под елью, испытывают угнетение в результате сильного затенения ее кроной, тогда как для самого дерева их соседство может быть безразличным. Взаимосвязи этого типа также ведут к регуляции численности организмов, влияют на распределение и взаимный подбор видов.

**Конкуренция** – это взаимоотношения видов со сходными экологическими требованиями существующих за счет общих ресурсов, имеющих в недостатке. Когда такие виды обитают совместно, каждый из них находится в невыгодном положении, так как присутствие другого уменьшает возможности в овладении пищей, убежищами и прочими средствами к существованию, которыми располагает местообитание. Конкуренция – единственная форма экологических отношений, отрицательно сказывающаяся на обоих взаимодействующих партнерах.

Формы конкурентного взаимодействия могут быть самыми различными: от прямой физической борьбы до мирного совместного существования. Тем не менее, *если два вида с одинаковыми экологическими потребностями оказываются в одном сообществе, рано или поздно один конкурент вытесняет другого*. Это одно из наиболее общих экологических правил, которое получило название **закона конкурентного исключения** и было сформулировано **Г. Ф. Гаузе**.

**В упрощенной форме оно звучит как «два конкурирующих вида вместе не уживаются».**

Победителем в конкурентной борьбе оказывается, как правило, тот вид, который в данной экологической обстановке имеет хотя бы небольшие преимущества перед другим, т. е. больше приспособлен к условиям окружающей среды, поскольку даже близкие виды никогда не совпадают по всему экологическому спектру.

У растений подавление конкурентов происходит в результате перехвата минеральных питательных веществ и почвенной влаги корневой системой и солнечного света – листовым аппаратом, а также в результате выделения токсичных соединений.

Химические взаимодействия растений через продукты их обмена веществ получили название **аллелопатии**. Подобные способы влияния друг на друга свойственны и животным. Рогоз в зарастающих водоемах аллелопатически активен по отношению к другим водным растениям, что позволяет ему, избегая конкурентов, расти практически в чистых зарослях.

У животных могут встречаться случаи прямого нападения одного вида на другой в конкурентной борьбе. Например, личинки яйцеедов *Diachasma tryoni* и *Opius humilis*, оказавшиеся в одном яйце хозяина, вступают друг с другом в схватку и убивают соперника, прежде чем приступить к питанию.

Конкурирующие виды могут уживаться в сообществе и в том случае, если повышение численности более сильного конкурента не допускается хищником. В этом случае деятельность хищника приводит к повышению видового разнообразия сообщества.

**Каннибализм**, т. е. поедание себе подобных, наиболее развит у хищных рыб – щук, окуней, корюшки, трески, наваги и др. В условиях обостренной конкуренции за пищу или воду каннибализм проявляется иногда и у нехищных животных. Например, личинки майского жука, помещенные в сухую почву, могут поедать друг друга. Паразитирование на себе подобных встречается еще реже и характеризует в основном отношения полов. У сидячих боннелий, относящихся к родственной кольцедам группе эхиурид, карликовый самец паразитирует на относительно крупной, самостоятельно питающейся самке. Подобные отношения характерны и для некоторых глубоководных рыб-удильщиков. Самки носят на себе значительно более мелких самцов, которые прирастают к их телу и питаются как паразиты. Такой внутривидовой паразитизм имеет приспособительное значение: наличие «карманных» самцов снимает необходимость затраты энергии на встречу полов, а при малой величине самца снижает конкуренцию из-за пищи в условиях общего недостатка кормов на больших глубинах.

Тип взаимодействия	Общий характер взаимодействия
1. нейтрализм	А. ни один организм не влияет на другой
2. аменсализм	Б. взаимное подавление обоих видов
3. комменсализм	В. вид 1 подавляет вид 2, но сам не испытывает отрицательного воздействия
4. паразитизм	Г. популяция паразита 1 состоит из меньших по величине особей, чем популяция хозяина 2
5. конкуренция	Д. особи хищников 1 обычно крупнее особей жертвы 2
6. мутуализм	Е. вид 1 получает пользу от объединения, виду 2 это объединение безразлично
7. протокооперация	Ж. взаимодействие благоприятно для обоих видов, но не обязательно
8. хищничество	З. взаимодействие благоприятно для обоих видов и обязательно

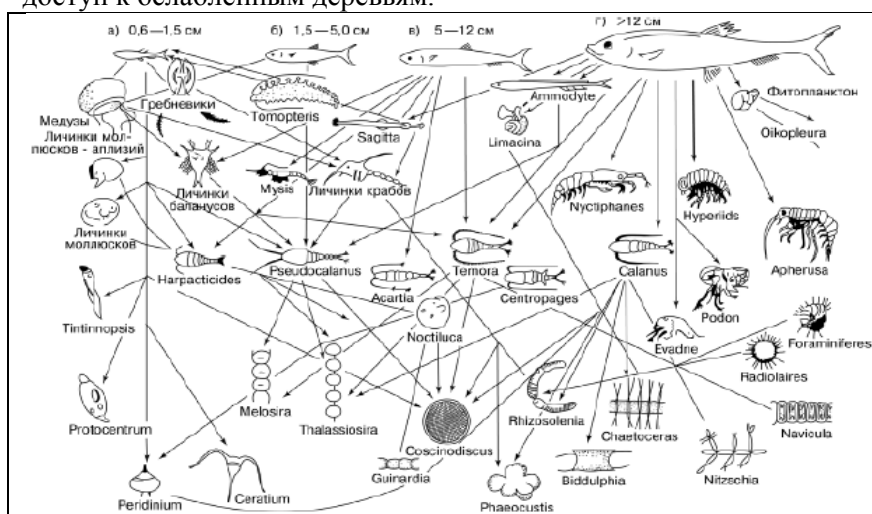


## Типы межвидовых отношений в сообществах (биоценозах)

Разнообразные формы биотических отношений, в которые вступают те или иные виды в биоценозе (конкуренция, комменсализм, мутуализм, хищник-жертва и др.), определяют основные условия их жизни в сообществе, возможности добывания пищи и завоевания нового пространства.

**Прямые связи** возникают при непосредственном контакте организмов. **Косвенные связи** представляют собой влияние видов друг на друга через среду обитания или путем воздействия на третьи виды. По классификации В. Н. Беклемишева, прямые и косвенные межвидовые отношения по тому значению, которое они могут иметь в биоценозе, подразделяются на четыре типа: **трофические, топические, форические, фабрические**.

**Трофические связи** возникают, когда один вид питается другим – либо живыми особями, либо их мертвыми остатками, либо продуктами жизнедеятельности. И стрекозы, ловящие на лету других насекомых, и жуки-навозники, питающиеся пометом крупных копытных, и пчелы, собирающие нектар растений, вступают в прямую трофическую связь с видами, предоставляющими им пищу. В случае конкуренции двух видов из-за объектов питания между ними возникает косвенная трофическая связь, так как деятельность одного отражается на снабжении кормом другого. Любое воздействие одного вида на поедаемость другого или доступность для него пищи следует расценивать как косвенную трофическую связь между ними. Например, гусеницы бабочек-монашенков, объедая хвою сосен, облегчают короедам доступ к ослабленным деревьям.



Трофические связи являются главными в сообществах. Именно они объединяют живущие вместе виды, поскольку каждый из них может обитать лишь там, где имеются необходимые ему пищевые ресурсы. Любой вид не только приспособлен к определенным источникам питания, но и сам служит пищевым ресурсом для других. Пищевые взаимосвязи создают в природе трофическую сеть, распространяющуюся в конечном счете на все виды в биосфере.

**Рис. 1.** Пищевые связи сельди – часть трофической сети океана

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

**Топические связи** характеризуют любое, физическое или химическое, изменение условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности другого. Эти связи крайне разнообразны. Они заключаются в создании одним видом среды для другого (например, внутренний паразитизм или норковый комменсализм), в формировании субстрата, на котором поселяются или, наоборот, избегают селиться представители других видов, во влиянии на движение воды, воздуха, изменение температуры, освещенности окружающего пространства, в насыщении среды продуктами выделения и т. п. Морские желуди, поселяющиеся на коже китов, личинки мух, обитающие в лепешках коровьего навоза, лишайники на стволах деревьев связаны прямой топической связью с теми организмами, которые предоставляют им субстрат или среду обитания. Особенно большая роль в создании или изменении среды для других организмов принадлежит растениям. Растительность из-за особенностей энергообмена является мощным фактором перераспределения тепла у поверхности Земли и создания мезо- и микроклимата. Под пологом леса подлесок, напочвенный покров, а также все животное население находятся в условиях более выровненных температур, более высокой влажности воздуха и т. д. Травянистая растительность, хотя и в меньшей степени, также изменяет режим окружающего пространства. В степях около дерновин ковыля перистого и овсяницы Беккера температура поверхности почвы с теневой стороны может быть на 8-12 °C ниже, чем на незаросших участках. Здесь концентрируются многие мелкие насекомые. В результате отрицательных или положительных топических взаимоотношений одни виды определяют или исключают возможность существования в биоценозе других видов.

На основе топических связей в биоценозе формируются **консорции** (сочетания) – группы разнородных организмов, поселяющихся на теле или в теле особи какого-либо определенного вида – центрального члена консорции. В большинстве случаев члены одной консорции связаны также разнообразными трофическими отношениями.

Топические и трофические связи имеют наибольшее значение в биоценозе, составляют основу его существования. Именно эти типы отношений удерживают друг возле друга организмы разных видов, объединяя их в достаточно стабильные сообщества разных масштабов.

**Форические связи** – это участие одного вида в распространении другого. В роли транспортировщиков выступают животные. Перенос животными семян, спор, пыльцы растений называют **зоохорией**, перенос других, более мелких животных – **форезией** (от лат. *форас* – наружу, вон). Перенос осуществляется обычно с помощью специальных и разнообразных приспособлений. Животные могут захватывать семена растений двумя способами: пассивным и активным. Пассивный захват происходит при случайном соприкосновении тела животного с растением, семена или соплодия которого обладают специальными зацепками, крючками, выростами (череда, лопух). Распространителями их обычно служат млекопитающие, которые на шерсти переносят такие плоды иногда на довольно значительные расстояния. Активный способ захвата – поедание плодов и ягод. Не поддающиеся перевариванию семена животные выделяют вместе с пометом. В переносе грибных спор большую роль играют насекомые.

Форезия животных распространена преимущественно среди мелких членистоногих, особенно у разнообразных групп клещей. Она представляет собой один из способов пассивного расселения и свойственна видам, для которых перенос из одного биотопа в другой жизненно необходим для сохранения или процветания. Например, многие летающие насекомые – посетители скоплений быстро разлагающихся растительных остатков (трупов животных, помета копытных, куч гниющих растений и т. п.) несут на себе гамазовых, уроподовых или тироглифоидных клещей, переселяющихся таким образом от одного скопления пищевых материалов к другому. Собственные расселительные возможности не позволяют этим видам преодолевать значительные для них расстояния. Жуки-навозники иногда ползают с поднятыми надкрыльями, которые не в состоянии сложить из-за густо усеявших тело клещей. Посредством форезии на насекомых распространяются некоторые виды нематод. Ноги навозных мух часто имеют вид ламповых щеток из-за обилия прикрепившихся к ним нематодрабдитид. Среди крупных животных форезия почти не встречается.

**Фабрические связи** – это такой тип биоценологических отношений, в которые вступает вид, использующий для своих сооружений (фабрикаций) продукты выделения, либо мертвые остатки, либо даже живых особей другого вида. Так, птицы употребляют для постройки гнезд ветви деревьев, шерсть млекопитающих, траву, листья, пух и перья других видов птиц и т. п. Личинки ручейников строят домики из кусочков веток, коры или листьев растений, из раковин мелких видов катушек, захватывая даже раковинки с живыми моллюсками. Пчела-мегахила помещает яйца и запасы в стаканчики, сооружаемые из мягких листьев различных кустарников (шиповника, сирени, акации и т. п.).

Из-за сложности межвидовых отношений каждый конкретный вид может преуспевать далеко не везде, где складываются подходящие для него условия физической среды. Различают физиологический и синэкологический оптимумы вида. **Физиологический оптимум** – это благоприятное для вида сочетание всех абиотических факторов, при котором возможны наиболее быстрые темпы роста и размножения. **Синэкологический оптимум** – это такое биотическое окружение, при котором вид испытывает наименьшее давление со стороны врагов и конкурентов, что позволяет ему успешно размножаться. Синэкологический и физиологический оптимумы далеко не всегда совпадают. Если в подходящем биотопе экологическая ниша занята более сильным конкурентом или чересчур велико влияние хищников и паразитов, вид в нем не приживается. Пример несовпадения физиологического и синэкологического оптимумов – массовое размножение вредителя зерновых культур, гессенского комарика, после особенно суровых зим, которые, казалось бы, должны неблагоприятно сказываться на численности этого насекомого. В нормальные по условиям годы гессенского комарика сильно истребляют несколько видов его естественных врагов – паразитических перепончатокрылых наездников. В суровые зимы из-за очень слабой морозостойчивости враги гессенского комарика вымерзают почти полностью. Это дает возможность вредителю быстро восстановить собственную численность, сокращенную морозами, и беспрепятственно размножаться в угрожающем для урожая количестве.

Тип	Характеристика	Примеры
<b>По природе взаимодействия</b>		
Трофические	Один вид питается другим: живыми особями, мёртвыми остатками, продуктами жизнедеятельности	Питание львов живыми антилопами, гиен трупами зебр, жуков-навозников пометом крупных копытных
Топические	Изменение одним видом условий обитания другого вида	Под хвойным лесом, как правило, отсутствует травянистый покров
Форические	Один вид участвует в распространении другого вида	Перенос животными семян, спор, пыльцы растений (зоохория) или мелких особей (форезия)
Фабрические	Один вид использует для своих сооружений продукты выделения, мёртвые остатки или даже живых особей другого вида	Птицы при постройке гнезд используют ветки деревьев, траву, пух и перья других птиц

**Экологической нишей** называют положение вида, которое он занимает в общей системе биоценоза, комплекс его биоценологических связей и требований к абиотическим факторам среды. Экологическая ниша отображает участие вида в биоценозе. При этом имеется в виду не территориальное его размещение, а функциональное проявление организма в сообществе. По выражению Ч. Элтона (1934), *экологическая ниша* – «это место в живом, окружении, отношение вида к пище и к врагам».

Существование вида в сообществе определяется сочетанием и действием многих факторов, но в определении принадлежности организмов к той или иной нише исходят из характера питания этих организмов, из их способности добывать или поставлять пищу. Так, зеленое растение, принимая участие в сложении биоценоза, обеспечивает существование целому ряду экологических ниш. Это могут быть ниши, охватывающие организмы, питающиеся тканями корней или тканями листьев, цветками, плодами, выделениями корней и т. д.

Специализация видов в отношении пищевых ресурсов уменьшает конкуренцию, увеличивает стабильность структуры сообщества. *Существуют различные типы разделения ресурсов.*

- ❖ Специализация морфологии и поведения в соответствии с родом пищи: например, клюв у птиц может быть приспособлен для ловли насекомых, долбления отверстий, раскалывания орехов, разрывания мяса и др.
- ❖ Вертикальное разделение, например, между обитателями полога и лесной подстилки.
- ❖ Горизонтальное разделение, например, между обитателями различных микроместообитаний.

Каждый из этих типов или их комбинация приводит к разделению организмов на группы, менее конкурирующих между собой, так как каждая из них занимает свою нишу. Например, существует разделение птиц на экологические группы, основанное на месте их питания: воздух, листва, ствол, почва.

Специализация вида по питанию, использованию пространства, времени активности и другим условиям характеризуется как сужение его экологической ниши, а обратные процессы - как его расширение.

На сужение или расширение экологической ниши вида в сообществе большое влияние оказывают конкуренты. Сформулированное Г. Ф. Гаузе *правило конкурентного исключения* для близких по экологии видов может быть выражено таким образом, что *два вида не уживаются в одной экологической нише*. Выход из конкуренции достигается расхождением требований к среде, изменению образа жизни или, другими словами, является разграничением экологических ниш видов. В этом случае они приобретают способность сосуществовать в одном биоценозе. Так, в мангровых зарослях побережья Южной Флориды обитают самые разные цапли и нередко на одной и той же отмели кормятся рыбой до девяти разных видов. При этом они практически не мешают друг другу, так как в их поведении - в том, какие охотничьи участки они предпочитают и как ловят рыбу, - выработались приспособления, позволяющие им занимать различные ниши в пределах одной и той же отмели. Насекомоядные птицы в зимних лесах России, кормящиеся на деревьях, за счет разного характера поиска пищи также избегают конкуренции друг с другом. Поползни и пищухи собирают пищу на стволах. Поползни стремительно обследуют деревья, быстро схватывая насекомых, семена, оказавшиеся в крупных трещинах коры, а мелкие пищухи тщательно обшаривают на поверхности ствола малейшие щелки, в которые проникает их тонкий шиловидный клюв.

Многочисленные отряды животных, питающихся травой, имеют в своем составе степные биоценозы. Среди них много крупных и мелких млекопитающих, таких, как копытные (лошади, овцы, козы, сайгаки) и грызуны (суслики, сурки, мышевидные). Все они составляют одну большую функциональную группу биоценоза (экосистемы) - травоядных животных. Вместе с тем исследования показывают, что роль этих животных в потреблении растительной массы не одинакова, так как они используют в своем питании разные составные части травяного покрова.

Так, крупные копытные лишь частично, выборочно выедают корм, главным образом высокие, наиболее питательные травы, откусывая их на значительной высоте (4 - 7 см) от поверхности почвы. Сурки, живущие здесь же, выбирают корм среди травостоя, изреженного и измененного копытными, поедая его, что было им недоступно. Сурки поселяются и кормятся только там, где нет высокотравья. Более мелкие животные - суслики - предпочитают собирать корм там, где еще сильнее нарушен травостой. Здесь они собирают то, что осталось от кормления копытных и сурков. Между этими тремя группами травоядных животных, образующих зооценоз, наблюдается разделение функций в использовании биомассы травянистого покрова. Отношения, сложившиеся между этими группами животных, не носят конкурентного характера. Все эти виды животных используют разные составные части растительного покрова, «доедая» то, что не является доступным другим травоядным. Разнокачественное участие в поедании травостоя или размещение организмов по разным экологическим нишам обеспечивает более сложную структуру биоценоза на данной территории, обеспечивая более полное использование условий жизни в природных экосистемах и максимальное потребление ее продукции. Совместное существование



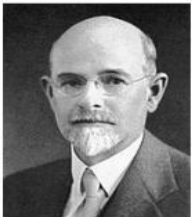
этих животных характеризуется не только отсутствием конкурентных связей, а наоборот, обеспечивает высокую их численность.

Экологические ниши видов изменчивы в пространстве и во времени. Нередко в биоценозе один и тот же вид в разные периоды развития может занимать различные экологические ниши. Так, головастик питается растительной пищей, а взрослая лягушка - типичное плотоядное животное, и им свойственны различные экологические ниши и специфические трофические уровни. Разными экологическими нишами зимой и летом в связи с миграциями характеризуются и перелетные птицы. В разные экологические ниши входят личинки оводов, паразитирующие на крупных млекопитающих, и их взрослые особи, не принимающие совсем пищу, или некоторые бабочки, у которых чрезвычайно активными являются гусеницы, пожирающие листья, хвою, а взрослые потребляют нектар или вообще не питаются. Среди водорослей имеются виды, которые функционируют то как автотрофы, то как гетеротрофы, тем самым занимая в определенные периоды жизни те или иные экологические ниши.

У растений, живущих в одном ярусе, экологические ниши сходны, что способствует ослаблению конкуренции между растениями разных ярусов и обуславливает освоение ими различных экологических ниш. В биоценозе разные виды растений занимают разные экологические ниши, что ослабляет межвидовую конкурентную напряженность. Один и тот же вид растений в различных природных зонах может занимать разные экологические ниши. Так, сосна и черника в бору-черничнике, водные растения (рдесты, кубышка, водокрас, ряски) поселяются вместе, но распределяются по различным нишам. На экологическую нишу вида оказывают влияние межвидовая и внутривидовая конкуренции.


### Экологическая ниша

Место вида в сообществе, включающее положение вида в пространстве, его функциональную роль в сообществе, а также его положение относительно абиотических условий существования.




Джозеф Гриннелл, 1917

Пространственная



Чарльз Элтон, 1927

Трофическая



Джордж Хатчинсон, 1957

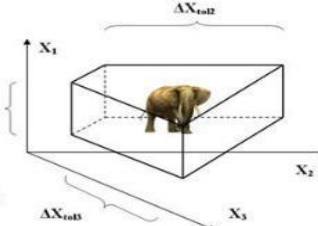
Многомерная


**Фундаментальная ниша**

**Реализованная ниша** ← сопротивление среды


**Правила экологических ниш**

- правило обязательного заполнения
- гипотеза экологического дублирования
- принцип «плотной упаковки» и дифференциации

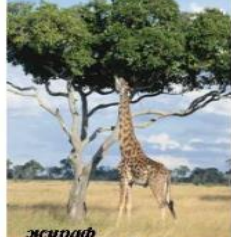




имела



геренук



жираф

Автор: доц. каф. Геоэкологии Горного университета Д.С. Петров

### Обитатели экосистемы леса





Травоядные африканских саванн поедая траву разной высоты занимают разные экологические ниши

## Понятие об экосистемах

Живые организмы и их неживое (абиотическое) окружение неразделимо связаны друг с другом, находятся в постоянном взаимодействии. 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).

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: Экосистема = Биотоп + Биоценоз

В отечественной литературе широко применяется термин «*биогеоценоз*», предложенный в 1940 г. В. Н. Сукачевым. По его определению, *биогеоценоз* — «это совокупность на известном 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».

## 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.

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

- I. *Наземные биомы:*
  1. Вечнозеленый тропический дождевой лес;
  2. Полувечнозеленый тропический лес: выраженный влажный и сухой сезоны;
  3. Пустыня: травянистая и кустарниковая;
  4. Чапараль — районы с дождливой зимой и засушливым летом;
  5. Тропические грасленц и саванна;
  6. Степь умеренной зоны;
  7. Листопадный лес умеренной зоны;
  8. Бореальные хвойные леса;
  9. Тундра: арктическая и альпийская.
- II. *Типы пресноводных экосистем:*
  1. Ленточные (стоячие воды): озера, пруды и т. д.
  2. Логические (текущие воды): реки, ручьи и т. д.
  3. Заболоченные угодья: болота и болотистые леса.
- III. *Типы морских экосистем:*
  1. Открытый океан (пелагическая область);
  2. Воды континентального шельфа (прибрежные воды);
  3. Районы апвеллинга (плодородные районы с продуктивным рыболовством);
  4. Эстуарии (прибрежные бухты, проливы, устья рек, соленые марши и т.д.).

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.

## Зональность макроэкосистем

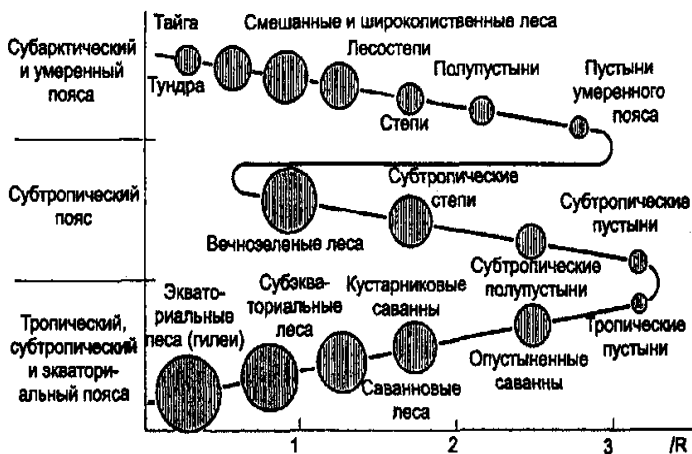


Рис.1. Периодический закон географической зональности А. А. Григорьева — М. И. Будыко (по Н. Ф. Реймерсу, 1994) *Примечание:* 1 — радиационный индекс сухости (отношение радиационного баланса к количеству тепла, необходимому для испарения годовой суммы осадков). Диаметры кружков пропорциональны биологической продуктивности ландшафтов.

Специфика климатических условий в свою очередь определяет развитие того или иного биома.

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 биомов 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, трубочзуб.

Изучение географического распределения экосистем может быть предпринято только на уровне крупных экологических единиц — макроэкосистем, которые рассматриваются в континентальном масштабе. Экосистемы 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. 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. 1).

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 (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 биоме 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 биоме? 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)).

## Структура экосистем

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 - *гетеротрофный* (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. 1).

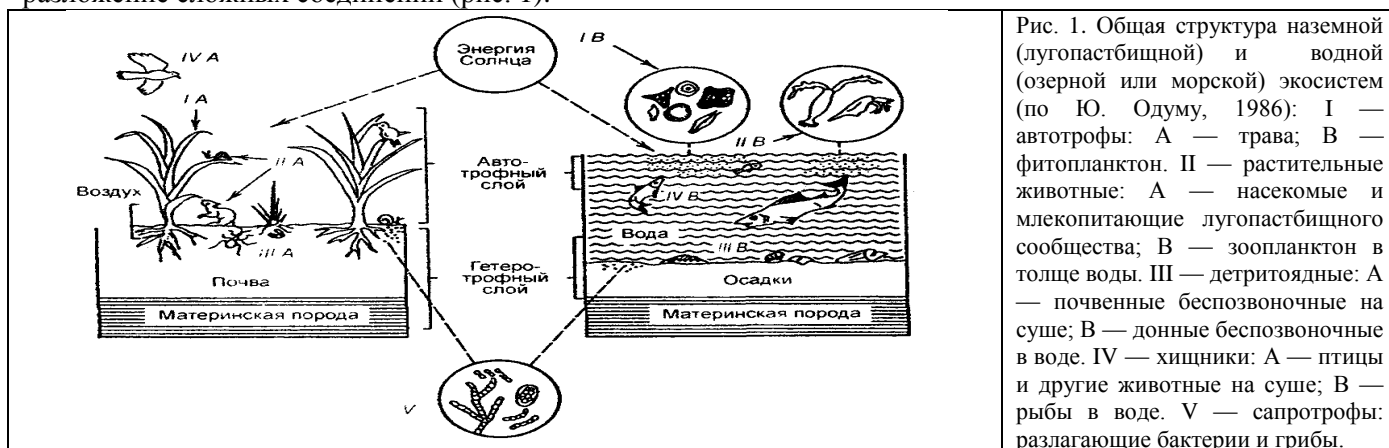


Рис. 1. Общая структура наземной (лугопастбищной) и водной (озерной или морской) экосистем (по Ю. Одуму, 1986): I — автотрофы: А — трава; В — фитопланктон. II — растительные животные: А — насекомые и млекопитающие лугопастбищного сообщества; В — зоопланктон в толще воды. III — детритоядные: А — почвенные 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* (C, N, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O 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;
- 5) *консументов*, или фаготрофов (от греч. *phagos* — пожиратель), — гетеротрофных организмов, главным образом животных, питающихся другими организмами или частицами органического вещества;
- 6) *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 сапротитами из растений и других организмов.

Консументы питаются живым (*биофаги*) или мертвым (*сапрофаги*) органическим материалом. Среди биофагов могут быть выделены *растительоядные* 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).

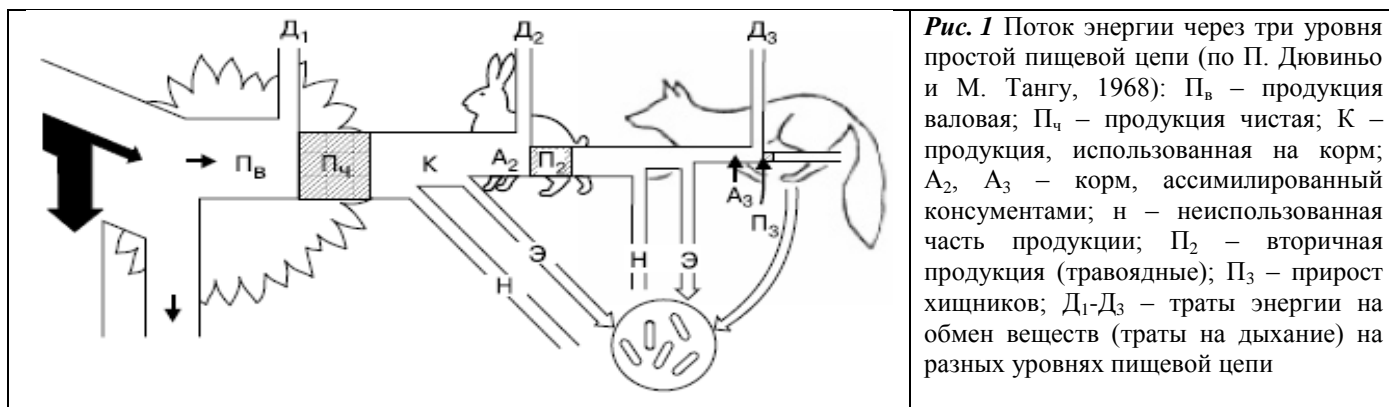
Организмы, участвующие в различных процессах круговорота, частично разделены в пространстве. Автотрофные процессы наиболее активно протекают в верхнем ярусе («зеленом поясе»), где доступен солнечный свет. Гетеротрофные процессы наиболее интенсивно протекают в нижнем ярусе («коричневом поясе»), где в почвах и осадках накапливаются органические вещества. Основные функции компонентов экосистемы отчасти разделены и во времени, так как возможен значительный разрыв во времени между продуцированным органическим веществом автотроф-ными организмами и его потреблением 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.



## Поток энергии в экосистемах

Поддержание жизнедеятельности организмов и круговорот вещества в экосистемах возможны только за счет постоянного притока энергии. В конечном счете вся жизнь на Земле существует за счет энергии солнечного излучения, которая переводится фотосинтезирующими организмами в химические связи органических соединений. Гетеротрофы получают энергию с пищей. Все живые существа являются объектами питания других, т. е. связаны между собой энергетическими отношениями. Пищевые связи в сообществах – это механизмы передачи энергии от одного организма к другому. В каждом сообществе трофические связи переплетены в сложную сеть. Организмы любого вида являются потенциальной пищей многих других видов. Врагами тлей, например, служат личинки и жуки божьих коровок, личинки мух-сирфид, пауки, насекомоядные птицы и многие другие. За счет дубов в широколиственных лесах могут жить несколько сотен форм различных членистоногих, фитонематод, паразитических грибов и т. п. Хищники обычно легко переключаются с одного вида жертв на другой, а многие, кроме животной пищи, способны потреблять в некотором количестве и растительную. Таким образом, трофические сети в биоценозах очень сложные и создается впечатление, что энергия, поступившая в них, может долго мигрировать от одного организма к другому.

На самом деле путь каждой конкретной порции энергии, накопленной зелеными растениями, короток. Она может передаваться не более чем через 4–6 звеньев ряда, состоящего из последовательно питающихся друг другом организмов. Такие ряды, в которых можно проследить пути расходования изначальной дозы энергии, называют **цепями питания** (рис. 1).



**Рис. 1** Поток энергии через три уровня простой пищевой цепи (по П. Дювиньо и М. Тангу, 1968):  $P_v$  – продукция валовая;  $P_ч$  – продукция чистая;  $K$  – продукция, использованная на корм;  $A_2, A_3$  – корм, ассимилированный консументами;  $n$  – неиспользованная часть продукции;  $P_2$  – вторичная продукция (травоядные);  $P_3$  – прирост хищников;  $D_1-D_3$  – траты энергии на обмен веществ (траты на дыхание) на разных уровнях пищевой цепи

Место каждого звена в цепи питания называют **трофическим уровнем**. Первый трофический уровень – это всегда *продуценты*, создатели органической массы; *растительоядные консументы* относятся ко второму трофическому уровню; *плотоядные*, живущие за счет растительоядных форм, – к третьему; потребляющие *других плотоядных* – соответственно к четвертому и т. д. Таким образом, различают консументов первого, второго и третьего порядков, занимающих разные уровни в цепях питания. Естественно, что основную роль при этом играет пищевая специализация консументов. Виды с широким спектром питания могут включаться в пищевые цепи на разных трофических уровнях. Так, например, человек, в рацион которого входит как растительная пища, так и мясо травоядных и плотоядных животных, выступает в разных пищевых цепях в качестве консумента первого, второго и третьего порядков. Виды, специализированные на растительной пище, например тли, зайцеобразные, копытные, всегда являются вторым звеном в цепях питания.

Энергетический баланс консументов складывается следующим образом. Поглощенная пища обычно усваивается не полностью. Неусвоенная часть вновь возвращается во внешнюю среду (в виде экскрементов) и в дальнейшем может быть вовлечена в другие цепи питания. Процент усвояемости зависит от состава пищи и набора пищеварительных ферментов организма. У животных усвояемость пищевых материалов варьирует от 12–20 % (некоторые сапрофаги) до 75 % и более (плотоядные виды). Ассимилированная организмом пища вместе с запасом в ней энергии расходуется двояким образом. Большая часть энергии используется на поддержание рабочих процессов в клетках, а продукты расщепления подлежат удалению из организма в составе

экскретов (мочи, пота, выделений различных желез) и углекислого газа, образующегося при дыхании. Энергетические затраты на поддержание всех метаболических процессов условно называют **тратой на дыхание**, так как общие их масштабы можно оценить, учитывая выделение  $\text{CO}_2$  организмом. Меньшая часть усвоенной пищи трансформируется в ткани самого организма, т. е. идет на рост или откладывание запасных питательных веществ, увеличение массы тела. Эти отношения сокращенно можно выразить формулой:

$$P = \Pi + D + H,$$

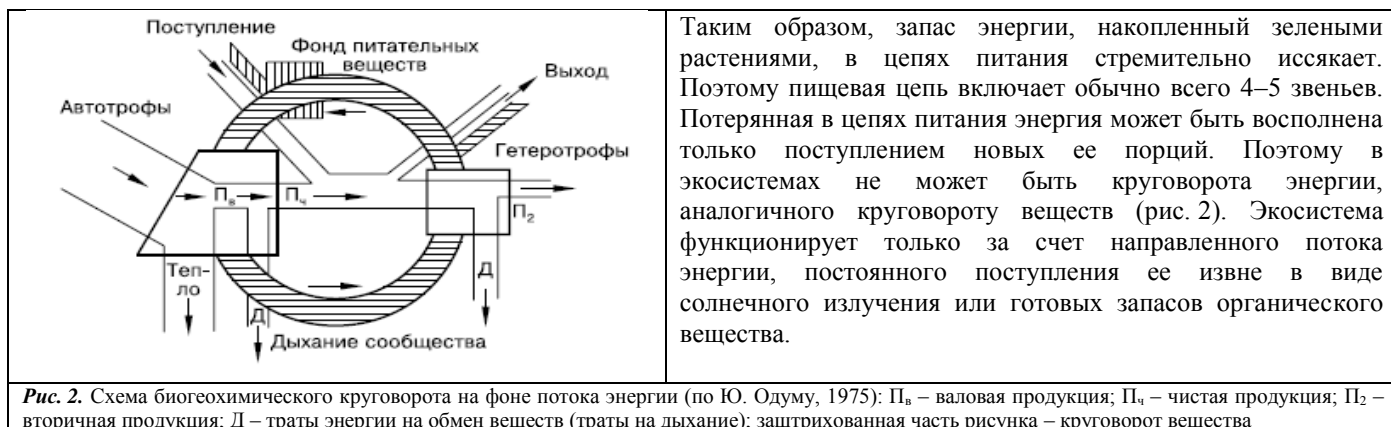
где  $P$  – рацион консумента, т. е. количество пищи, съедаемой им за определенный период времени;  $\Pi$  – продукция, т. е. траты на рост;  $D$  – траты на дыхание, т. е. поддержание обмена веществ за тот же период;  $H$  – энергия неусвоенной пищи, выделенной в виде экскрементов.

Передача энергии в химических реакциях в организме происходит, согласно второму закону термодинамики, с потерей части ее в виде тепла. Особенно велики эти потери при работе мышечных клеток животных, КПД которых очень низок. В конечном счете вся энергия, использованная на метаболизм, переходит в тепловую и рассеивается в окружающем пространстве.

Траты на дыхание во много раз больше энергетических затрат на увеличение массы самого организма. Конкретные соотношения зависят от стадии развития и физиологического состояния особей. У молодых траты на рост могут достигать значительных величин, тогда как взрослые используют энергию пищи почти исключительно на поддержание обмена веществ и созревание половых продуктов. Интенсивность питания снижается с возрастом. Так, ежесуточный рацион карпов массой от 5 до 15 г составляет почти  $\frac{1}{4}$  от массы их тела, у более крупных особей – от 150 до 450 г – всего  $\frac{1}{10}$ , а у рыб массой 500–800 г –  $\frac{1}{16}$ . Коэффициент использования потребленной пищи на рост ( $K$ ) рассчитывают как отношение продукции к рациону:  $K = \frac{\Pi}{P}$ , где  $\Pi$  – траты на рост,  $P$  – количество пищи, съеденной за тот же период.

У такого гетеротермного животного, как малый суслик, который активен всего 2–2,5 месяца в году, это соотношение всего около 150: 1. Средний рацион суслика 30 г сухой массы растений (или в среднем 100 г сырой) при массе зверька 200 г и продолжительности жизни 4 года. Постоянно активным в течение года рыжим полевым мышам нужно гораздо больше энергии для поддержания жизнедеятельности. Взрослые зверьки массой 20 г съедают в среднем до 4 г сухого корма в день. При продолжительности жизни примерно в 24 месяца затрата кормов на жизнь одной особи составляет примерно 30 кг в сырой массе, что приблизительно в 1500 раз больше массы взрослого животного.

Таким образом, основная часть потребляемой с пищей энергии идет у животных на поддержание их жизнедеятельности и лишь сравнительно небольшая – на построение тела, рост и размножение. Иными словами, большая часть энергии при переходе из одного звена пищевой цепи в другое теряется, так как к следующему потребителю может поступить лишь та энергия, которая заключается в массе поедаемого организма. По грубым подсчетам, эти потери составляют около 90 % при каждом акте передачи энергии через трофическую цепь. Следовательно, если калорийность растительного организма 1000 Дж, при полном поедании его травоядным животным в теле последнего останется из этой порции всего 100, в теле хищника – лишь 10 Дж, а если этот хищник будет съеден другим, то на его долю придется только 1 Дж, т. е. 0,1 %.



Трофические цепи, которые начинаются с фотосинтезирующих организмов, называют **цепями выедания** (или **пастбищными**, или **цепями потребления**), а цепи, которые начинаются с отмерших остатков растений, трупов и экскрементов животных, – **детритными цепями разложения**. Таким образом, поток энергии, входящий в экосистему, разбивается далее как бы на два основных русла, поступая к консументам через живые ткани растений или запасы мертвого органического вещества, источником которого также является фотосинтез.

В разных типах экосистем мощность потоков энергии через цепи выедания и разложения различна: в водных сообществах большая часть энергии, фиксированной одноклеточными водорослями, поступает к питающимся фитопланктоном животным и далее – к хищникам и значительно меньшая включается в цепи разложения. В большинстве экосистем суши противоположное соотношение: в лесах, например, более 90 % ежегодного прироста растительной массы поступает через опад в детритные цепи.

### Гомеостаз экосистемы

**Гомеостаз** - способность биологических систем (организма, популяции и экосистем) противостоять изменениям и сохранять равновесие. Исходя из кибернетической природы систем, **гомеостатический механизм** - это **обратная связь**. Например, у пойкилотермных животных изменение температуры тела регулируется специальным мозговым центром, куда постоянно поступает сигнал обратной связи, содержащий данные об отклонении от нормы, а от центра поступает сигнал, возвращающий температуру к норме.

Для управления экосистемами не требуется регуляция извне - это **саморегулирующаяся система**. Гомеостаз на экосистемном уровне обеспечен множеством управляющих механизмов, например, субсистема «хищник - жертва». Если рассматривать хищника и жертву как условно выделенные блоки - кибернетические системы, то управление между ними должно осуществляться посредством положительных и отрицательных связей. **Положительная обратная связь** «усиливает отклонение», например, увеличивает чрезмерно популяцию жертвы. **Отрицательная обратная связь** «уменьшает отклонение», например, ограничивает рост популяции жертвы за счет увеличения численности популяции хищников. Эта кибернетическая схема отлично иллюстрирует процесс коэволюции в системе «хищник - жертва», так как в этой «связке» развиваются и взаимные адаптационные процессы. Если в эту саморегулирующуюся систему не вмешиваются другие факторы (например, человек уничтожил хищника), то отрицательные и положительные связи будут сами уравниваться, в противном случае система погибнет. Иными словами, для существования экосистемы ее параметры не должны выходить за те пределы, когда уже невозможно восстановить равновесие между положительными и отрицательными связями.

### Биологическая продуктивность экосистем

#### Первичная и вторичная продукция

Скорость, с которой продуценты экосистемы фиксируют солнечную энергию в химических связях синтезируемого органического вещества, определяет продуктивность сообществ. Органическую массу, создаваемую растениями за единицу времени, называют **первичной продукцией** сообщества. Продукцию выражают количественно в сырой или сухой массе растений либо в энергетических единицах – эквивалентном числе джоулей.

**Валовая первичная продукция** – количество вещества, создаваемого растениями за единицу времени при данной скорости фотосинтеза. Часть этой продукции идет на поддержание жизнедеятельности самих растений (траты на дыхание). Эта часть может быть достаточно большой. В тропических лесах и зрелых лесах умеренного пояса она составляет от 40 до 70 % валовой продукции. Планктонные водоросли используют на метаболизм около 40 % фиксируемой энергии. Такого же порядка траты на дыхание у большинства сельскохозяйственных культур. Оставшаяся часть созданной органической массы характеризует **чистую первичную продукцию**, которая представляет собой величину прироста растений. Чистая первичная продукция – это энергетический резерв для консументов и редуцентов. Перерабатываясь в цепях питания, она идет на пополнение массы гетеротрофных организмов.

Прирост за единицу времени массы консументов – это **вторичная продукция** сообщества. Вторичную продукцию вычисляют отдельно для каждого трофического уровня, так как прирост массы на каждом из них происходит за счет энергии, поступающей с предыдущего.

Гетеротрофы, включаясь в трофические цепи, живут в конечном счете за счет чистой первичной продукции сообщества. В разных экосистемах они расходуют ее с разной полнотой. Если скорость изъятия первичной продукции в цепях питания отстает от темпов прироста растений, то это ведет к постепенному увеличению общей биомассы продуцентов. Под **биомассой** понимают суммарную массу организмов данной группы или всего сообщества в целом. Часто биомассу выражают в эквивалентных энергетических единицах.

Недостаточная утилизация продуктов опада в цепях разложения имеет следствием накопление в системе мертвого органического вещества, что происходит, например, при заторфовывании болот, зарастании мелководных водоемов, создании больших запасов подстилки в таежных лесах и т. п. Биомасса сообщества с уравновешенным круговоротом веществ остается относительно постоянной, так как практически вся первичная продукция тратится в цепях питания и разложения.

### Правило пирамид

Экосистемы очень разнообразны по относительной скорости создания и расходования как первичной продукции, так и вторичной продукции на каждом трофическом уровне. Однако всем без исключения экосистемам свойственны определенные количественные соотношения первичной и вторичной продукции, получившие название **правила пирамиды продукции**: на каждом предыдущем трофическом уровне количество биомассы, создаваемой за единицу времени, больше, чем на последующем. Графически это правило выражают в виде пирамид, суживающихся кверху и образованных поставленными друг на друга прямоугольниками равной высоты, длина которых соответствует масштабам продукции на соответствующих трофических уровнях. Пирамида продукции отражает законы расходования энергии в пищевых цепях.

Скорость создания органического вещества не определяет его суммарные запасы, т. е. общую биомассу всех организмов каждого трофического уровня. Наличная биомасса продуцентов или консументов в конкретных экосистемах зависит от того, как соотносятся между собой темпы накопления органического вещества на определенном трофическом уровне и передачи его на вышестоящий, т. е. насколько сильно выедание образовавшихся запасов.



Отношение первичной продукции к биомассе растений определяет те масштабы выедания растительной массы, которые возможны в сообществе без подрыва его продуктивности. Относительная доля потребляемой животными первичной продукции в травянистых сообществах выше, чем в лесах. Копытные, грызуны, насекомые-фитофаги в степях используют до 70 % годового прироста растений, тогда как в лесах в среднем не более 10 %. Однако возможные пределы отчуждения растительной массы животными в наземных сообществах не реализуются полностью и значительная часть ежегодной продукции поступает в опад.

В пелагиали океанов, где основными продуцентами являются одноклеточные водоросли с высокой скоростью оборота генераций, их годовая продукция в десятки и даже сотни раз может превышать запас биомассы. Вся чистая первичная продукция так быстро вовлекается в цепи питания, что накопление биомассы водорослей очень мало, но вследствие высоких темпов размножения небольшой их запас оказывается достаточным для поддержания скорости воссоздания органического вещества.

Для океана правило пирамиды биомасс недействительно (пирамида имеет перевернутый вид). На высших трофических уровнях преобладает тенденция к накоплению биомассы, так как длительность жизни крупных хищников велика, скорость оборота их поколений, наоборот, мала и в их телах задерживается значительная часть вещества, поступающего по цепям питания.

В тех трофических цепях, где передача энергии происходит в основном через связи хищник – жертва, часто выдерживается **правило пирамиды чисел**: общее число особей, участвующих в цепях питания, с каждым звеном уменьшается. Это связано с тем, что хищники, как правило, крупнее объектов своего питания и для поддержания биомассы одного хищника нужно несколько или много жертв. Из этого правила могут быть и исключения – те редкие случаи, когда более мелкие хищники живут за счет групповой охоты на крупных животных. Правило пирамиды чисел было подмечено еще в 1927 г. Ч. Элтоном, который отметил также, что оно неприменимо к цепям питания паразитов, размеры которых с каждым звеном уменьшаются, а число особей возрастает.

Все три правила пирамид – продукции, биомассы и чисел – выражают в конечном счете энергетические отношения в экосистемах, и если два последних проявляются в сообществах с определенной трофической структурой, то первое (пирамида продукции) имеет универсальный характер.

Знание законов продуктивности экосистем, возможность количественного учета потока энергии имеют чрезвычайное практическое значение. Первичная продукция агроценозов и эксплуатации человеком природных сообществ – основной источник запасов пищи для человечества. Не менее важна и вторичная продукция, получаемая за счет сельскохозяйственных и промысловых животных, так как животные белки включают целый ряд незаменимых для людей аминокислот, которых нет в растительной пище. Точные расчеты потока энергии и масштабов продуктивности экосистем позволяют регулировать в них круговорот веществ таким образом, чтобы добиваться наибольшего выхода выгодной для человека продукции. Кроме того, необходимо хорошо представлять допустимые пределы изъятия растительной и животной биомассы из природных систем, чтобы не подорвать их продуктивность. Подобные расчеты обычно очень сложны из-за методических трудностей и точнее всего выполнены для более простых водных экосистем.



## Распределение биологической продукции

Мировое распределение первичной биологической продукции крайне неравномерно (рис. 4). Самый большой абсолютный прирост растительной массы достигает в среднем  $25 \text{ г/м}^2$  в день в очень благоприятных условиях, например в эстуариях рек и в лиманах аридных районов, при высокой обеспеченности растений водой, светом и минеральным питанием. На больших площадях продуктивность автотрофов не превышает  $0,1 \text{ г/м}^2$ . Таковы жаркие пустыни, где жизнь лимитируется недостатком воды, полярные пустыни, где не хватает тепла, и обширные внутренние пространства океанов с крайним дефицитом питательных веществ для водорослей. Общая годовая продукция сухого органического вещества на Земле составляет 150–200 млрд т. Более трети его образуется в океанах, около двух третей – на суше. Почти вся чистая первичная продукция Земли служит для поддержания жизни всех гетеротрофных организмов. Энергия, недоиспользованная консументами, запасается в их телах, органических осадках водоемов и гумусе почв.



Рис. 4. Распределение первичной продукции по земному шару

Для пяти континентов мира средняя продуктивность различается сравнительно мало. Исключением является Южная Америка, на большей части которой условия для развития растительности очень благоприятны (табл. 1).

Части света	Средняя продуктивность, ц/га в год	КПД ФАР	Питание людей обеспечивается в основном сельскохозяйственными культурами, занимающими примерно 10 % площади суши (около 1,4 млрд га). Общий годовой прирост культурных растений составляет около 16 % от всей продуктивности суши, большая часть которой приходится на леса. Примерно половина урожая идет непосредственно на питание людей, остальная часть – на корм домашним животным, используется в промышленности и теряется в отбросах.
Европа	85	1,26	
Азия	98	0,88	
Африка	103	0,59	
Северная Америка	82	0,94	
Южная Америка	209	1,13	
Австралия и Океания	86	0,44	

Таблица 1. Продуктивность естественного растительного покрова (по Н. А. Ефимовой)

Растительная пища обходится для людей энергетически дешевле, чем животная. Сельскохозяйственные площади при рациональном использовании и распределении продукции могли бы обеспечить растительной пищей примерно вдвое большее население Земли, чем существующее. Однако сельскохозяйственное производство нуждается в большой затрате труда и капиталовложениях. Особенно трудно обеспечить население вторичной продукцией. В рацион человека должно входить не менее 30 г белков в день. Имеющиеся на Земле ресурсы, включая продукцию животноводства и результаты промысла на суше и в океане, могут обеспечить ежегодно менее 50 % потребностей современного населения Земли.

Существующие ограничения, накладываемые масштабами вторичной продуктивности, усиливаются несовершенством социальных систем распределения. Большая часть населения Земли находится, таким образом, в состоянии хронического белкового голодания, а значительная часть людей страдает также и от общего недоедания.

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



## Динамика экосистем

Любой биоценоз динамичен, в нем постоянно происходит изменение в состоянии и жизнедеятельности его членов и соотношении популяций. Все многообразные изменения, происходящие в любом сообществе, можно отнести к двум основным типам: циклические и поступательные.

### Циклические изменения

Циклические изменения сообществ отражают суточную, сезонную и многолетнюю периодичность внешних условий и проявления эндогенных ритмов организмов.

**Суточные преобразования** в биоценозах обычно выражены тем сильнее, чем значительнее разница температур, влажности и других факторов среды днем и ночью. Так, в песчаных пустынях Средней Азии жизнь летом в полуденные часы замирает. Даже виды с дневной активностью прячутся от жары в норах, в тени саксаула либо на его ветвях (агамы, ящерики). Ночью пустыня оживает. Ночных и сумеречных животных здесь больше, чем дневных. Многие дневные виды летом переходят к ночному образу жизни (большинство змей, пауки, чернотелки). Активно действуют жуки-копрофаги, вылетают козодои, домовые сычи, кормятся тушканчики, гекконы, хищничают фаланги, скорпионы, лисицы, корсаки, змеи. Суточные ритмы прослеживаются в сообществах всех зон, от тропиков до тундр. Даже при непрерывном освещении летом в тундре отмечаются суточные ритмы в распускании цветков у растений, питании птиц, в лёте и распределении насекомых и т. п.

**Сезонная изменчивость** биоценозов выражается в изменении не только состояния и активности, но и количественного соотношения отдельных видов в зависимости от циклов их размножения, сезонных миграций, отмирания отдельных генераций в течение года и т. п. На определенное время года многие виды практически полностью выключаются из жизни сообщества, переходя в состояние глубокого покоя (оцепенения, спячки, диапаузы), переживая неблагоприятный период на стадии яиц и семян, перекочевывая или улета в другие биотопы или географические районы.

Сезонной изменчивости подвержена зачастую и ярусная структура биоценоза: отдельные ярусы растений могут полностью исчезать в соответствующие сезоны года, например, травянистый ярус, состоящий из однолетников. Сезонные ритмы сообществ наиболее отчетливо выражены в климатических зонах и областях с контрастными условиями лета и зимы. В слабой форме они, однако, прослеживаются даже в тропических дождевых лесах, где длительность дня, температура и режим влажности очень мало меняются в течение года.

**Многолетняя изменчивость** – нормальное явление в жизни любого биоценоза. Она зависит от изменения по годам метеорологических условий (климатических флуктуаций) или других внешних факторов, действующих на сообщество (например, степени разлива рек). Кроме того, многолетняя периодичность может быть связана с особенностями жизненного цикла растений-эдификаторов, с повторением массовых размножений животных или патогенных для растений микроорганизмов и т. д.

Примером могут служить изменения, происходящие на лугах лесостепной Барабы. Количество осадков, выпадающих в Барабинской лесостепи, резко колеблется по годам, и, как правило, ряд засушливых лет чередуется с многолетним периодом обилия осадков. Постепенное понижение уровня почвенно-грунтовых вод в засушливый период 1950–1955 гг. стимулировало проникновение вслед за ними корневых систем глубокоукореняющихся трав, таких, как колосняк мохнатый, кермек Гмелина и др. У этих видов отсутствовала реакция на иссушение почвы, но при дальнейшем повышении уровня грунтовых вод они пострадали в первую очередь из-за отмирания затопленных водой корневых окончаний. Засуха особенно сильно сказалась на мезофильных мелкоукореняющихся видах – овсянице красной, полевице тонкой, лапчатке гусиной и других, а также на гидрофитах – ситнике, вейнике и пр. Они или гибли, изреживались, или переходили в состояние покоя. Изменения в фитоценозах были усилены при массовом размножении в 1953 г. нестедных саранчовых. Прямокрылые съели до 80–90 % массы мягколистных злаков: пырея, коостра, типчака и др. У жестколистных колосняка, тростника и других они уничтожали всходы по мере их появления. В этот год бурно разрослось непоедаемое саранчовыми разнотравье, для которого была устранена конкуренция со стороны злаков. Последствия размножения саранчовых сказались и на соотношении злаков в последующие два года. В засушливые годы муравьи *Lasius niger* и *Myrmica scabrinodis* заселили, кроме возвышенностей, высохшие низинные луга, где начали земляную строительную деятельность, которая повлияла и на условия произрастания растений.

Подобные многолетние изменения в составе ценозов имеют тенденцию повторяться вслед за периодическими локальными изменениями климата, которые связаны с изменением общей циркуляции атмосферы, обусловленной, в свою очередь, усилением и ослаблением солнечной активности. Вследствие многостепенной зависимости изменения в сообществах не прямо отражают ритмику космических процессов.

Примером обратимых изменений фитоценозов, связанных с особенностями жизненного цикла растений-эдификаторов, могут быть преобразования в буковом лесу. Взрослые буки с плотно сомкнутыми кронами создают такую густую тень, что в лесу практически отсутствуют подлесок и травяной покров, а сеянцы буков пребывают в угнетенном состоянии и погибают. Когда старые деревья достигают предельного возраста и падают, через появившиеся «окна» на почву проникает солнечный свет и трогаются в рост молодые буки. Некоторое время древостой характеризуется разновозрастностью, пока не выпадут все старые деревья и не выйдут в первый ярус подросшие молодые буки, после чего вновь устанавливается практически одноярусная структура фитоценоза. Весь цикл занимает около двух с половиной столетий.

## Сукцессии и дигрессии

Поступательные изменения в сообществе приводят в конечном счете к смене этого сообщества другим, с иным набором господствующих видов. Причиной подобных смен могут быть внешние по отношению к ценозу факторы, длительное время действующие в одном направлении, например возрастающее в результате мелиорации иссушение болотных почв, увеличивающееся загрязнение водоемов, усиленный выпас скота, вытаптывание лесопарков населением городов и т. п. Возникающие при этом смены одного биоценоза другим называют **экзогенетическими**. Если при этом усиливающееся влияние фактора приводит к постепенному упрощению структуры сообществ, обеднению их состава, снижению продуктивности, то подобные смены называют **дигрессионными** или **дигрессиями**.

Так, пастбищные дигрессии на террасовых песках Нижнего Днепра развиваются следующим образом. При умеренном выпасе степь находится на стадии дерновинных злаков. Преобладают типчак, кипец, житняк, ковыль. При дальнейшей усиленной пастьбе возникает стадия стержнекорневых двудольных с господством чаще всего молочая, а также двулетников и однолетников. Дерновинки злаков разбиваются копытами скота, а затем почти совершенно исчезают. На третьей стадии корневищных растений появляются злаки, характерные для сыпучих и слабозаросших песков: песчаный пырей, вейник, осока песчаная. На следующей стадии возникают голые пески с отдельными зарослями псаммофитов, характерных для предыдущего этапа. Таким образом, ковыльно-типчачовая степь сменяется сыпучими песками. Соответственно меняется и характер животного населения.

**Эндогенетические смены** возникают в результате процессов, происходящих внутри самого сообщества. Закономерный направленный процесс изменения сообществ в результате взаимодействия живых организмов между собой и окружающей их абиотической средой называют **сукцессией**.

**Причины возникновения сукцессии.** *Сукцессия* (от лат. *successio* – преемственность, наследование) – это процесс саморазвития сообществ. В основе сукцессии лежит неполнота биологического круговорота в данном ценозе. Каждый живой организм в результате жизнедеятельности меняет вокруг себя среду, изымая из нее часть веществ и насыщая ее продуктами метаболизма. При более или менее длительном существовании популяций они меняют свое окружение в неблагоприятную сторону и в результате оказываются вытесненными популяциями других видов, для которых вызванные преобразования среды оказываются экологически выгодными. Таким образом, в сообществе происходит смена господствующих видов. Длительное существование биоценоза возможно лишь в том случае, если изменения среды, вызванные деятельностью одних организмов, точно компенсируются деятельностью других, с противоположными экологическими требованиями.



Сыпучие барханные пески Каракумов и других районов Средней Азии сначала полностью лишены растительности и постоянного населения животных. Первым на них поселяется многолетний злак аристида, хорошо приспособленный к жизни в условиях постоянного переноса песка ветром. За счет аристиды уже могут существовать некоторые насекомые, и поэтому на барханы начинают забегать в поисках пищи ящерицы рода *Eremias*. На слегка скрепленных корнями аристиды песках получает возможность поселиться длиннокорневищная песчаная осока. Она успешно борется с песком, быстро прорастая сквозь его наносы и пронизывая песок ветвящимися корневищами на глубине 1–5 см. Покров разрежен, так как для обеспечения влагой одного растения нужна значительная площадь. На скрепленных злаками и осокой песках поселяются затем кустарники джугун и белый саксаул, а также другие травянистые растения, в основном эфемеры: злаки, крестоцветные, мотыльковые, бурачниковые и т. п. Вслед за растительностью появляются растительноядные млекопитающие: тонкопалый суслик, мохноногий тушканчик, полуденная песчанка. Увеличивается видовое разнообразие насекомых – кормовой базы ящериц: ушастой и песчаной круглоголовки, сетчатой ящурки, gekkonov. Появляются птицы – саксаульная сойка, дрофа-красотка, затем змея и хищные млекопитающие. Закрепленные пески Средней Азии отличаются большим видовым богатством и разнообразием жизненных форм растений и животных, так как водный режим их достаточно благоприятен: пески обладают способностью сгущать водяные пары в почве во влагу.

Последовательный ряд постепенно и закономерно сменяющих друг друга в сукцессии сообществ называется **сукцессионной серией**.



**Типы сукцессионных смен.** Выделяют два основных типа сукцессионных смен:

- с участием как автотрофного, так и гетеротрофного населения;
- с участием лишь гетеротрофов.

Сукцессии второго типа совершаются только в таких условиях, где создается предварительный запас или постоянное поступление органических соединений, за счет которых существует сообщество: в сильно загрязненных органическими веществами водоемах, в скоплениях разлагающейся растительной массы, в кучках или буртах навоза, компостах, в пещерах с гуано летучих мышей и т. п.

**Сукцессии** со сменой растительности могут быть *первичными и вторичными*.

**Первичные сукцессии** начинаются на лишенных жизни местах – на скалах, обрывах, наносах рек, сыпучих песках и т. п. При заселении таких участков живые организмы необратимо меняют местообитание и сменяют друг друга. Основная роль принадлежит накоплению отмерших растительных остатков или продуктов разложения, что зависит как от характера растительности, так и от комплекса разрушителей мертвой растительной массы – животных, грибов и микроорганизмов. Постепенно формируется почвенный профиль, изменяется гидрологический режим участка, его микроклимат. Такие сукцессии в геоботанике называют *экогенетическими*, так как они ведут к преобразованию самого местообитания.

**Вторичные сукцессии** представляют собой восстановительные смены. Они начинаются в том случае, если в уже сложившихся сообществах частично нарушены установившиеся взаимосвязи организмов, например удалена растительность одного или нескольких ярусов (в результате вырубki, пожара, вспашки и т. д.). Смены, ведущие к восстановлению прежнего состава ценоза, получили в геоботанике название *демутационных*.

Примером может служить демутация залежей в Абаканских степях, происходящая в четыре основных этапа: 1) преобладание однолетних сорняков – на 1-2-й год после вспашки; 2) господство «крупного бурьяна», преимущественно разных полей – на 3-4-й год; 3) вытеснение их корневищными злаками (пыреем и др.) и появление большого количества бобовых – начиная с 5-го года; 4) установление господства степных дерновинных злаков с появлением ковыля – на 11-12-й год после вспашки.

Восстановительные смены совершаются быстрее и легче, чем экогенетические, так как в нарушенном местообитании сохраняются почвенный профиль, семена, зачатки и часть прежнего населения и прежних связей. Демутации не являются повторением какого-либо этапа первичных сукцессии.

**Процесс сукцессии.** Процесс сукцессии, по Ф. Клементсу, состоит из нескольких этапов:

- 1) возникновения незанятого жизнью участка;
- 2) миграции на него различных организмов или их зачатков;
- 3) приживания их на данном участке;
- 4) конкуренции их между собой и вытеснения отдельных видов;
- 5) преобразования живыми организмами местообитания, постепенной стабилизации условий и отношений.

В настоящее время практически вся доступная жизни поверхность суши занята различными сообществами, и поэтому возникновение свободных от живых существ участков имеет локальный характер. Это или места, освободившиеся в результате отодвигания ледников, отступления уреза воды в водоемах, обвалов, эрозии и т. п., или возникшие в результате деятельности человека, например выноса наверх больших масс глубинных пород при разработке полезных ископаемых.

Занос спор, семян растений, проникновение животных на освободившийся участок имеют большей частью случайный характер и зависят от того, какие виды есть в окружающих биотопах. Из числа видов, попавших в новое местообитание, приживаются лишь те, экологическая валентность которых соответствует данному комплексу абиотических условий. Прижившиеся виды постепенно занимают весь новый биотоп, вступая в конкуренцию друг с другом. В результате происходит перестройка видового состава и количественных соотношений разных форм. Параллельно идет процесс преобразования самого местообитания под влиянием развивающегося сообщества. Процесс завершается формированием более или менее стабильной системы с уравновешенным типом биологического круговорота.

В любой сукцессионной серии *темпы происходящих изменений постепенно замедляются*. Конечным итогом является формирование относительно устойчивой стадии – **климаксового сообщества**, или **климакса**. Начальные, *пионерные* группировки видов отличаются наибольшей динамичностью и неустойчивостью. Климаксовые же экосистемы способны к длительному самоподдерживанию в соответствующем диапазоне условий, так как приобретают такие черты организации биоценозов, которые позволяют поддерживать сбалансированный круговорот веществ.

В ходе сукцессии постепенно нарастает видовое многообразие. Это ведет к усложнению связей внутри ценоза, разветвлению цепей питания и усложнению трофической сети, умножению симбиотических отношений, усилению регуляторных возможностей внутри системы. Тем самым уменьшается вероятность слишком сильного размножения отдельных видов и снижается степень доминирования наиболее массовых форм.

Вырубка леса на локальных участках с оставлением части территории под коренными типами лесной растительности вызывает ускоренные сукцессии, исходные фитоценозы восстанавливаются за относительно короткий срок – немногие десятилетия. Сплошные же рубки на больших площадях, особенно если используется мощная корчевальная техника, полностью разрушают не только лесное сообщество, но и весь почвенный покров, эволюция которого шла тысячелетия. В этом случае сукцессии приводят к иным, упрощенным типам сообществ, и на месте

лесов возникают пустоши, болота или другие малопродуктивные экосистемы. Таким образом, сообщество не может одновременно сочетать два противоположных свойства: быть высокостабильным и давать большой запас чистой продукции, который можно было бы изымать без вреда для самого ценоза. Сукцессии, протекающие при разложении органического вещества в почве, лежат в основе биологического круговорота. Это естественные регуляторные процессы, восстанавливающие нормальное состояние нарушенных почв. Такие проблемы века, как подрыв естественного плодородия в результате нарушения процессов образования гумуса, загрязнение среды ядохимикатами и органическими отходами, эрозия, «утомление почв» и другие отрицательные явления, возникли вследствие ослабления регуляторных возможностей почв.

## Агроэкосистемы

**Агроэкосистемы** (сельскохозяйственные экосистемы), создаваемые человеком для получения высокой чистой продукции автотрофов (урожая), отличаются от природных рядом особенностей:

1. В них резко снижено разнообразие организмов. На полях обычно культивируют один или немного видов растений, в связи с чем резко обедняется и животное население, и состав микроорганизмов в биоценозе. Выпас животных также сильно упрощает видовую структуру пастбищных сообществ. Культурные пастбища с подсевом трав приближаются по этому показателю к полям сельскохозяйственных растений. Видовое разнообразие разводимых человеком животных ничтожно мало по сравнению с природным.

2. Виды, культивируемые человеком, поддерживаются искусственным отбором в состоянии, далеком от первоначального, и не могут выдерживать борьбу за существование с дикими видами без поддержки человека.

3. Агроэкосистемы получают дополнительный поток энергии, кроме солнечной, благодаря деятельности людей, животных и механизмов, обеспечивающих необходимые условия роста культивируемых видов. Чистая первичная продукция (урожай) удаляется из экосистемы и не поступает в цепи питания. Частичное использование ее вредителями представляет нежелательное явление и всячески пресекается деятельностью человека.

В настоящее время пахотными землями и пастбищами занято свыше 30 % суши, и деятельность людей по поддержанию этих систем превращается в глобальный экологический фактор.

Несмотря на значительную упрощенность агроэкосистем, в них все же сохраняется множество биоценологических связей, в конечном счете влияющих на судьбу урожая. Сопоставление сведений о фауне и флоре пшеничных полей показывает гигантскую сложность даже предельно простого агроценоза, здесь сохраняется более тысячи видов.

История формирования ценологических группировок, связанных с основными сельскохозяйственными культурами, насчитывает немногие сотни лет. Буквально на глазах человека формируются сообщества, приспособленные к жесткому прессу агротехнических режимов, с широким размахом колебательных циклов в жизни популяций, с четко отобранном кругом доминантов. Наглядно проявляются эволюционные сдвиги в экологических характеристиках и адаптивных показателях разных видов.

Условия, которым в идеале должны соответствовать поля сельскохозяйственных культур, – быть высокопродуктивными и вместе с тем стабильными – с экологической точки зрения несовместимы. В природных экосистемах первичная продукция растений потребляется в многочисленных цепях питания и вновь возвращается в виде минеральных солей и углекислого газа в систему биологического круговорота. Ограждая урожай от его природных потребителей, отчуждая его и заменяя естественный опад органическими и минеральными удобрениями, мы обрываем множество цепей питания и дисбалансируем сообщество. По существу, все усилия по созданию высокой чистой продукции отдельных культур в пользу человека есть борьба «против природы», которая требует большой затраты труда и материальных средств.

Вместе с тем агроценозы выступают гигантской лабораторией, где человек учится, используя отдельные звенья системы, управлять продукционным процессом и круговоротом веществ, регулировать численность популяций. Тщательное изучение таких относительно упрощенных систем, как агроценозы, вносит серьезный вклад в развитие общей биоценологии. В обедненных сообществах более резко вырисовываются те законы, которые лежат в основе объединения живых существ в надорганизменные системы. Богатый арсенал агротехнических средств, имеющийся на вооружении современного сельского хозяйства, позволяет экспериментально и в широких масштабах проверять различные пути воздействия на сообщества, оценивать степень их устойчивости и прочность связей в отдельных звеньях.

Все искусственно создаваемые в сельскохозяйственной практике экосистемы полей, садов, пастбищных лугов, огородов, теплиц и других агроценозов представляют собой системы, специально поддерживаемые человеком на начальных стадиях сукцессионных преобразований. В агроценозах используется именно свойство пионерных сообществ производить высокую чистую продукцию. Но такие сообщества и в природе неустойчивы, не способны к самовозобновлению и саморегулированию,

подвержены угрозе гибели от массового размножения вредителей или болезней. Они требуют неустанной деятельности по их поддержанию со стороны человека.

Сельскохозяйственное освоение территорий часто приводит к разрушению созданных природой механизмов регуляции численности отдельных видов и резким изменениям в уровне их обилия.

В агроценозах чаще всего происходят «экологические взрывы», как назвал Ч. Элтон чрезмерное увеличение численности отдельных видов. Последствия этих «взрывов» могут быть весьма существенными для сельского и лесного хозяйства. Так, распространение патогенного грибка фитофторы из Европы в Ирландию в прошлом столетии погубило весь урожай картофеля, вызвав сильный голод. Во Франции более 1 млн га виноградников пришлось уничтожить в результате размножения корневой тли – филлоксеры.

Искусственная регуляция численности вредителей – по большей части необходимое условие поддержания агроэкосистем. Это связано прежде всего с необходимостью подавления видов, вышедших из-под контроля естественных регуляторных механизмов. В ряде случаев даже полное сохранение естественной регуляции численности вида не удовлетворяет экономическим требованиям. Например, стабилизация численности яблонной плодовой тли на уровне, при котором погибает большая часть урожая, с позиций естественного отбора не угрожает существованию яблони как вида. С хозяйственной же точки зрения необходимо резкое понижение уровня, на котором должна находиться численность плодовой тли в садах. Поэтому в сельскохозяйственной практике применяют мощные средства подавления численности нежелательных видов: ядохимикаты, гербициды и т. д. Экологические последствия этих действий приводят, однако, к ряду нежелательных эффектов, кроме тех, для которых они применяются.

Подавление численности вредителей химическими средствами, кроме загрязнения среды и включения ядов в цепи питания, часто вызывает так называемый «бумеранг-эффект»: вслед за подавлением численности вредителя вскоре возникает новая, еще более мощная его вспышка. Обычно применение ядохимикатов тотального действия сильнее влияет на естественных врагов вредителя, чем на его собственные популяции. В результате следующие поколения полностью освобождаются из-под пресса паразитов и хищников и осуществляется их массовое размножение. Таким образом, недоучет биоценологических механизмов регуляции численности на полях сельскохозяйственных культур также не в экономических интересах человека. В трехзвенной цепи: культурное растение – вредитель – паразит повышение чистой продукции растений может быть достигнуто как подавлением второго звена, так и усилением третьего. Именно этот подход используется в разработке биологических методов борьбы с вредителями.

В отношении к сообществам, складывающимся в агроэкосистемах, в связи с общим развитием экологических знаний постепенно меняются акценты. На смену представлениям об обрывочности, осколочности ценологических связей и предельной упрощенности агроценозов возникает понимание их сложной системной организации, где человек существенно влияет лишь на отдельные звенья, а вся система продолжает развиваться по естественным, природным законам.

Современные представления плодотворны и в теоретическом, и в практическом плане. Они стимулируют поиск внутренних регуляторных резервов агроценозов, использование которых позволяет не допускать массового размножения вредителей и негативных последствий химической борьбы с ними. В создании оптимальной структуры культурных фитоценозов также кроются новые возможности увеличения пределов первичной продукции. Изучение основных законов организации и пределов стабильности агроценозов дает теоретической экологии уникальный материал.

С экологических позиций крайне опасно упрощать природное окружение человека, превращая весь ландшафт в агрохозяйственный. Основная стратегия по созданию высокопродуктивного и устойчивого ландшафта должна заключаться в сохранении и умножении его многообразия. «Если дикая природа отступает, – писал Ч. Элтон, – мы должны научиться передавать часть ее стойкости и богатства ландшафтам тех земель, с которых мы снимаем наши урожаи». Наряду с поддержанием высокопродуктивных полей следует особенно заботиться о сохранении как можно более многообразных заповедных, не подвергающихся усиленному антропогенному воздействию участков разного масштаба, с богатым видовым разнообразием, которые могли бы быть источником видов для восстанавливающихся в сукцессионных рядах сообществ. Эксплуатация ценных для человека природных систем не должна превышать их способности к самовосстановлению. Аграрный ландшафт должен быть разнообразным, с лесными полосами вокруг полей, живыми изгородями и перелесками.

Идея плановой реконструкции сельскохозяйственных ландшафтов родилась в нашей стране и связана с именами В. В. Докучаева и А. И. Воейкова. В настоящее время эти идеи приобретают особый экологический смысл, так как входят составной частью в общую стратегию охраны природы, окружающей человека.

## Основные принципы функционирования природных экосистем

Природные экосистемы функционируют в соответствии с тремя основными принципами:

- ***Круговорот веществ в природе – первый основной принцип функционирования природных экосистем.***

Первый основной принцип функционирования природных экосистем - получение ресурсов и избавление от отходов происходит в рамках круговорота всех элементов (гармонирует с законом сохранения массы). Круговорот биогенных элементов, обусловленный синтезом и распадом органических веществ в экосистеме, в основе которого лежит реакция фотосинтеза, называют ***биотическим круговоротом веществ***. Кроме биогенных элементов в биотический круговорот вовлечены важнейшие для биоты минеральные элементы и мно-жество различных соединений. Поэтому весь циклический процесс химических превращений, обусловленных биотой, называют еще ***биогеохимическим круговоротом***.

- ***Второй принцип функционирования природных экосистем - экосистемы существуют за счет незагрязняющей среды и практически вечной солнечной энергии, количество которой относительно постоянно и избыточно.***

Солнечное излучение, достигающее поверхности земли, измеряется огромной цифрой - 178 000 Тераватт (метрическая единица энергии, равная 109 кВт·ч.), которая в 15 тыс. раз больше количества энергии, ежегодно потребляемой всем человечеством. Большая часть солнечной энергии приходится на видимую и инфракрасные области спектра. Излучение в ультрафиолетовой области на уровне поверхности Земли не превышает 10%, и его значительная доля задерживается озоновым слоем.

Примерно 30% энергии, достигающей нашей планеты, отражается от ее поверхности, а также от окружающих облаков и уходит обратно в космос (благодаря этому Земля из космоса кажется звездой). Около 50% солнечного излучения поглощается Землей и переизлучается, т. е. возвращается обратно в космос, но уже в виде тепла. Если бы не существовало атмосферы (своеобразного "одеяла"), это тепло очень быстро уходило бы в космос и на Земле было бы гораздо холоднее, чем сейчас (средняя температура на земле была бы - 18°C, в то время как сейчас +13°).

Почти 20% поступающей на Землю солнечной энергии расходуется на испарение воды и перемещение воздушных масс, т. е. на поддержание геологического цикла, и только 0,06% (100 твт) расходуется на фотосинтез, который является основой всей жизни на Земле. При фотосинтезе связывается только энергия с длиной волны 380 - 710 нм. Эту энергию называют фотосинтетически активной радиацией (ФАР). На эту радиацию приходится около 40% общей солнечной радиации.

Однако жизнь на нашей планете зависит не только от тех 100 твт, которые улавливаются в ходе фотосинтеза. Чрезвычайно важно тепло, получаемое Землей непосредственно от Солнца, а также переизлучаемое ею в атмосферу, поскольку подавляющее большинство биохимических процессов происходит при температуре выше 0°C.

Помимо энергии всем организмам необходимы углерод, водород, кислород, азот, фосфор (CHNOPS) - "чнопс". Для их извлечения из окружающей среды необходимы большие энергетические затраты, часто существенно превышающие то количество световой энергии, которое непосредственно связывается в ходе фотосинтеза. Так, все наземные растения в процессе жизнедеятельности потребляют огромное количество воды. Она всасывается корнями из почвы, передвигается по сосудам в стеблях, поднимается, частично расходуется в процессе фотосинтеза, но большая часть ее испаряется через устья листьев (процесс ***транспирации***). Процесс ***транспирации*** имеет громадное значение: во - первых, он предохраняет растения от перегрева и, во - вторых, способствует потреблению все новых и новых порций воды, из которой извлекаются необходимые минеральные элементы питания. Для образования 1 кг сухого органического вещества растению в природных условиях требуется обычно 200 - 300 л воды. Энергетические затраты, необходимые для испарения такого количества воды, в 30 - 40 раз превышают энергию, расходуемую растениями на фотосинтез.

Биосфера существует за счет энергии Солнца, которая фотосинтезирующими растениями превращается в потенциальную энергию химических связей органических соединений растений, а затем по пищевым цепям - в другие формы энергии (в частности, аккумулируется в АТФ клеток). На каждом трофическом уровне часть потенциальной энергии, высвобождаясь, позволяет организму выполнять свои жизненные функции, т. е. "работать", и параллельно теряется в виде тепла. Таким образом, речь идет о потоке энергии, идущем через экосистемы: ее поступление в них с солнечными лучами, выполнение работы и удаление в виде тепла. На значительном протяжении путь вещества и энергии совпадает.

Источником солнечной энергии являются ядерные реакции, идущие в недрах Солнца. Эта энергия первоначально загрязнена радиоактивными частицами, но в процессе прохождения 150 млн. км до Земли радиоактивные частицы - теряются, и на Земле солнечная энергия - "чистая". В этом ее отличие от энергии, получаемой от сжигания топлива (угля, газа), и ядерной энергии.

Количество солнечной энергии *избыточно*: растения используют всего 0,1% ее количества, достигающего Земли. Поэтому увеличение количества ее использования не должно повлиять на динамику биосферы.

Поток солнечной энергии *постоянен*, она всегда будет поступать в *одинаковом количестве и бесплатно*. В то же время она крайне рассеяна, и ее необходимо концентрировать подобно тому, как это делают растения. Поток солнечной энергии *вечен*. Астрономы полагают, что через несколько миллиардов лет Солнце погаснет, однако для человечества это не имеет практического значения. Каждые 100 лет интенсивность солнечного потока уменьшается на 0,00001%.

➤ **Третий принцип функционирования природных экосистем - при переходе на более высокий трофический уровень происходит снижение биомассы.**

С повышением трофического уровня биомасса снижается в 10 раз и более, поскольку:

1) большая часть переваренной пищи (80 - 90%) расходуется на выработку энергии для осуществления организмом жизненных функций;

2) существенная доля биомассы предыдущего трофического уровня не усваивается и возвращается в экосистему в виде экскрементов. Отсюда понятно, почему биомасса первичных консументов во много раз меньше биомассы продуцентов. То же наблюдается на более высоких трофических уровнях (рисунок 5).

Из сказанного следует, что чем больше биомасса популяции, тем должен быть ниже её трофический уровень.

**Таким образом, в природных экосистемах осуществляются три основных принципа: происходит круговорот биогенов, экосистемы существуют за счёт не загрязняющей среду и практически вечной солнечной энергии, количество которой относительно постоянно и избыточно; на концах длинных пищевых цепей не может быть большой биомассы.**