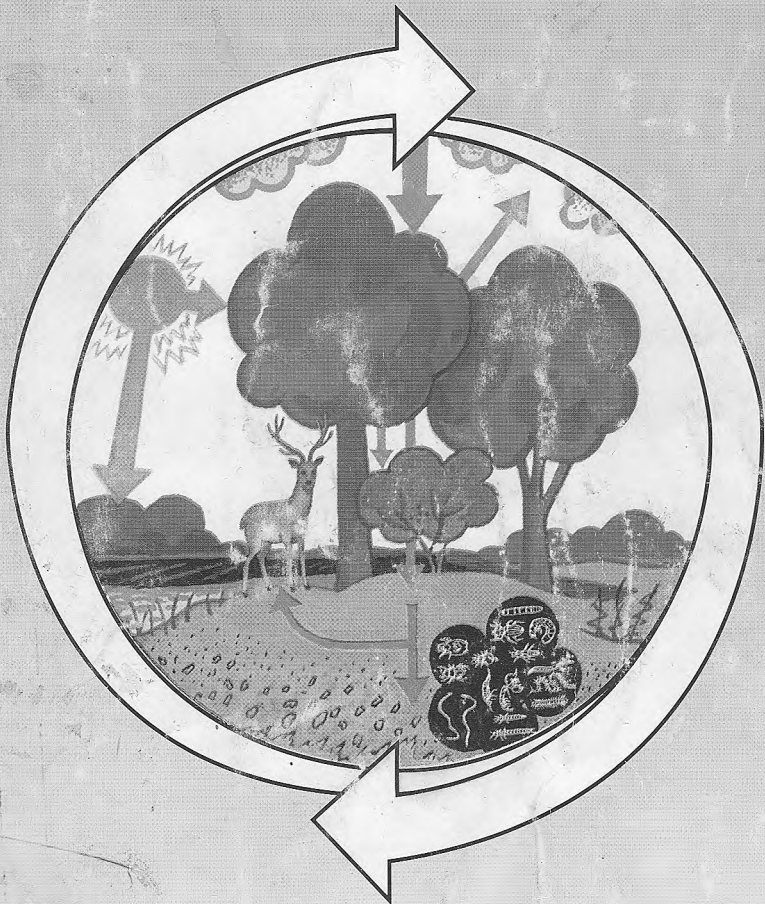


577.4
B753

Н.А.Воронцов

ОСНОВЫ ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ



577.4 650665
3753 Вильямс,
Клара Луиза
Сестра и жены
матери.
м., 1997 9.800р-00

18.03.98 ф 1 В
Фендерс 85374
8235013

650665
Тильма
1/3



Н. А. ВОРОНКОВ

Основы общей ЭКОЛОГИИ

(Общеобразовательный курс)

Учебное пособие для студентов вузов и учителей

Москва

"Агар"

1997



90/1

577#1
B753

EO*80 173

Автор: Воронков Николай Александрович, доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки РФ, заведующий кафедрой биологии и экологии Московского государственного открытого педуниверситета.

Воронков Н. А.

Основы общей биологии: Учебное пособие для студентов вузов и учителей. — М.: Агар, 1997. — С. 87.

В соответствии с вновь вводимыми стандартами высшего образования, экологию должны изучать студенты всех специальностей в блоке общекультурных дисциплин. Настоящее пособие ставит целью оказать помощь в решении данной весьма актуальной задачи экологического всеобуча. В нем в доступной форме, при максимально возможном сохранении научного уровня, рассматриваются основные вопросы современной экологии. Пособие является результатом обобщения опыта научной работы автора в области экологии и преподавания данной дисциплины студентам всех специальностей (факультетов) Московского государственного открытого педагогического университета в течение более чем десятилетнего периода.

Пособие состоит из двух частей. Предлагаемая читателю первая часть посвящена наиболее значимым вопросам общей, или классической экологии, рассматривающей основные закономерности функционирования природных систем различного ранга (от биосферы до элементарных экосистем и популяций), их устойчивость, энергетику, продуктивность, роль в сохранении жизни и другие свойства.

Во второй части (планируемой к изданию) будут освещены проблемы социальной, прикладной и других разделов экологии, связанных с деятельностью человека.

Кроме использования студентами и учителями, пособие будет полезно слушателям институтов повышения квалификации, а также всем лицам, интересующимся вопросами экологии и экологического образования.

Рецензенты:

Академик Российской академии образования, д.б.н. **И. Д. Зверев.**

Проректор Московского института повышения квалификации работников образования, действительный член Международной академии наук, профессор, доктор физико-математических наук **Ю. Л. Хотунцев.**

Кафедра зоологии и экологии МПГУ, доктор биологических наук, профессор **Н. М. Чернова.**

650665

ISBN 5-89218-049-2



ОГЛАВЛЕНИЕ

Слово к читателю (вместо предисловия).....	4
Введение	6
I. Основные понятия (термины) экологии. Ее системность	12
II. Биосфера	18
1. Живое вещество, его свойства и функции в биосфере	19
2. Основные свойства биосферы	24
3. Примеры круговоротов веществ в биосфере	28
III. Среда обитания. Факторы среды и адаптации к ним организмов	33
1. Классификация факторов	34
2. Некоторые общие закономерности действия факторов среды на организмы	35
IV. Экосистемный уровень организации организмов.....	40
1. Связи организмов в экосистемах	40
2. Экологическая ниша	43
3. Организация (структура) экосистем.....	46
4. Энергетика экосистем	51
5. Продуктивность экосистем	53
6. Экологические пирамиды	61
7. Динамика и развитие экосистем. Сукцессии	62
8. Стабильность и устойчивость экосистем	71
9. Агроценозы и естественные экосистемы	74
V. Популяционный уровень организации живого вещества..	77
1. Структура популяций	78
2. Динамика популяций. Гомеостаз	80
Рекомендуемая литература	87

СЛОВО К ЧИТАТЕЛЮ! (вместо предисловия)

Автор пособия, которое Вам предлагается, стремится познакомить Вас с началами экологии как науки, пробудить интерес к этой весьма актуальной и не менее интересной отрасли знаний.

В самых общих чертах цель работы — показать, по каким закономерностям природа формировалась миллиарды лет и существовала без участия человека; утвердить Вас в мысли, что среда, в которой человек обитает, создана прежде всего живыми организмами и продуктами их жизнедеятельности, и что сбережение этой среды возможно только при обязательном условии сохранения всего разнообразия жизни. Из этого следует, что любые попытки человека и человечества решить свои проблемы существования и выживания в одиночку (без сохранения всего разнообразия жизни), даже самыми современными техническими средствами, однозначно не состоятельны.

Современная среда обитания и свойственная ей жизнь на Земле порождены живыми организмами многих геологических эпох, они же являются и условием продолжения жизни. Неверен даже самый гуманный тезис, провозглашенный человеком: все окружающие существа — братья наши меньшие. Человек в существующем мире — самый младший брат, хотя и наделенный щедро старшими братьями разумом и невиданной силой. Свой разум и силу человек должен использовать не для того, чтобы больше взять у старших братьев и самих старших братьев, а также из их кладовых, наполнявшихся миллиарды лет, а для осознания того факта, что старшие братья существовали миллионы лет без младшего и могут продолжать существование без него. Младший же без старших не проживет и нескольких дней. Поэтому силу и ум, щедро дарованные ему старшими братьями, он не должен использовать ни в коем случае во вред им, часто немощным и беззащитным перед мощью человека, а в помощь, хотя бы для того, чтобы вернуть долги, залечить раны, искупить свою вину и не повторять ошибок.

Тезис “младших братьев” неверен и потому, что их надо учить уму-разуму. На самом же деле человек должен, наконец,

осознать, что ему, и прежде всего ему, есть чему учиться у братьев старших, если не у каждого в отдельности, то уж у коллективного разума — обязательно!

Если эту небольшую книжку Вы с интересом прочтете до последней страницы, а знакомство с ней хоть в какой-то мере заставит Вас задуматься больше, чем прежде, о своем месте и роли в окружающем мире, автор будет глубоко удовлетворен и с благодарностью примет и учтет все замечания и пожелания при написании второй части пособия, которое будет посвящено тому, что привнес человек мгновениями своей жизни в тот мир, который многие миллионы лет жил по своим нормам и правилам; каковы масштабы его “шалостей” как “непослушного дитя” и к чему надо стремиться в будущем. К сожалению, никто пока не знает, что конкретно надо делать для исправления сложившейся и усугубляющейся с каждым днем весьма тревожной ситуации. Однако известно, что поиск выхода возможен только совместными усилиями всех и каждого. Равнодушию не должно быть места. Оно — дорога в пропасть!

Приобрести данное пособие можно по адресу:

109004, Москва, ул. Верхняя Радищевская, 18 (метро “Таганская-кольцевая”), Московский государственный открытый педуниверситет, биолого-химический факультет (деканат), тел. 915-38-32. По этому же адресу можно направлять заявки (с гарантией оплаты) на вторую часть пособия (“Основы социальной и прикладной экологии”) и данное пособие (возможен дополнительный тираж).

ВВЕДЕНИЕ

Существует образное выражение, что мы живем в эпоху трех “Э”: экономика, энергетика, экология. При этом экология как наука и образ мышления привлекает все более и более пристальное внимание человечества.

Термин “экология” был введен в употребление немецким естествоиспытателем Э. Геккелем в 1866 году и в дословном переводе с греческого обозначает науку о доме или домоводство (ойкос — дом, жилище; логос — учение).

Экология в течение длительного времени существовала как часть биологии и занималась выяснением взаимоотношений организмов со средой обитания. Под взаимоотношениями при этом понимается как влияние среды на организмы, так и, в не меньшей степени, влияние организмов на среду. Такую двустороннюю связь важно подчеркнуть в связи с тем, что это основополагающее положение часто недоучитывается: экологию сводят только к влиянию среды на организмы. Ошибочность таких положений очевидна, поскольку, как будет показано ниже, именно организмы сформировали современную среду.

Экология развивалась в рамках биологии практически на протяжении целого века — до 60—70-х годов настоящего столетия. Человек в этих системах, как правило, не рассматривался — полагалось, что его взаимоотношения со средой подчиняются не биологическим, а социальным закономерностям и являются объектом общественно-философских наук.

В настоящее время термин “экология” существенно трансформировался. Она стала больше ориентированной на человека, в связи с его исключительно масштабным и специфическим влиянием на среду и возникающими в связи с этим проблемами здоровья и выживания человечества.

Содержание термина “экология” таким образом приобрело социально-политический, философский аспект. Она стала проникать практически во все отрасли знаний, с ней связывается гуманизация естественных и технических наук, она активно внедряется в гуманитарные области знаний. Экология при этом рассматривается не только как самостоятельная дисциплина, а как мировоззрение, призванное пронизывать все науки, технологические процессы и сферы деятельности людей.

Признано поэтому, что экологическая подготовка должна идти, по крайней мере, по двум направлениям: через изучение специальных интегральных курсов и через экологизацию всей научной, производственной и педагогической деятельности.

Наряду с экологическим образованием должно уделяться существенное внимание экологическому воспитанию, с которым связывается бережное отношение к природе, культурному наследию, социальным благам. Появились понятия: “экология культуры”, “экология сознания”, “экология взаимоотношений людей” и т.п.

Вместе с тем, став, в своем роде, модной, экология не избежала вульгаризации понимания и содержания. Ее объем чаще всего сужается до состояния среды, окружающей человека. Следствием этого стали обычными выражения (в том числе и в печати) “хорошая и плохая экология”, “чистая и грязная экология” и т.п. В ряде случаев экология становится разменной монетой в достижении определенных политических целей, положения в обществе.

Несмотря на отмеченные неясности и издержки в понимании объема, содержания и использования термина “экология”, несомненным остается факт ее крайней актуальности в настоящее время.

В связи с этим особенную значимость приобретает необходимость экологической подготовки всех специалистов, в том числе и педагогов вне зависимости от их специальности, поскольку они должны обладать необходимым минимумом экологических знаний и находить пути и методы применения их в своей деятельности.

В настоящем учебном пособии рассматриваются основные сведения из биологической (общей), или классической экологии. Вопросы экологии, ориентированной прежде всего на человека, результаты его деятельности рассматриваются обычно в курсах, которые носят различные названия: “Прикладная экология”, “Социальная экология”, “Экология человека”, “Промышленная экология” и др. Мы в той или иной мере коснемся перечисленных дисциплин во второй части пособия.

В целом основная задача курса сводится к формированию хотя бы общих основ системного взгляда на природные и техногенные процессы как базы для оптимизации деятельности и поведения человека в окружающем мире с целью поиска путей относительно стабильного, а в дальнейшем и устойчивого развития общества, к чему призвала Конференция ООН по окружающей среде и развитию, состоявшаяся в Рио-де-Жанейро в 1992 году.

Экологические подходы к рассмотрению и оценке природ-

ных явлений имеют длительную историю. По сути своей в значительной мере экологичными были труды первых ученых-естествоиспытателей, искавших зависимости между свойствами живых существ и условиями обитания: Аристотель (384—322 г. до н.э.), его ученик-ботаник Теофраст (371—280 г. до н.э.). Много ценных материалов поставили исследователи-натуралисты, занимавшиеся описанием и систематизацией растений и животных (ботаники, зоологи, географы и другие ученые).

Особо следует выделить труд Ч. Дарвина “Происхождение видов” (1859), в котором большое внимание уделяется приспособлениям (адаптациям) и взаимоотношениям организмов. Э. Геккель, вводя термин “экология”, отмечал, что одной из задач данной науки является исследование всех тех взаимоотношений организмов, которые Ч. Дарвин условно обозначил как борьбу за существование.

Оригинальны в этом отношении исследования естествоиспытателя-эволюциониста Жана-Батиста Ламарка (1744—1829). Он, наряду с раскрытием ряда закономерностей влияния среды на организмы, впервые обратил серьезное внимание на специфическую роль человека и ее возможные катастрофические последствия. Он писал: “Можно, пожалуй, сказать, что назначение человека как бы заключается в том, чтобы уничтожить свой род, предварительно сделав земной шар непригодным для обитания”. Это высказывание перекликается с “Пророчествами” Леонардо да Винчи (1452—1519), предрекавшего появление существ, результаты деятельности которых “... ничего не оставят ни на земле, ни под водой, что не было бы преследуемо и не подвергалось искоренению...”.

Из отечественных ученых наиболее существенный вклад в развитие отдельных разделов общей экологии и прежде всего системного взгляда на различные природные явления внесли исследования почвовед-географа В. В. Докучаева (1846—1903) и его школы (Г. Ф. Морозов, Г. Н. Высоцкий, В. И. Вернадский и др.). В. В. Докучаев показал тесную взаимосвязь живых организмов и неживой природы на примере почвообразования и выделения природных зон. Г. Ф. Морозов (1867—1920) раскрыл всесторонние связи в лесных сообществах и рассмотрел их как единые системы, включающие весь свойственный им комплекс живых организмов и условий обитания, их средообразовательную роль. В этом же направлении, но применительно к решению конкретных вопросов степного лесоразведения, проводил свои исследования ботаник, почвовед, географ Г. Н. Высоцкий (1865—1940).

В. И. Вернадский (1863—1945) системный подход применил к раскрытию основополагающих геологических явлений и

их эволюции, показал определяющую роль **живых организмов и продуктов их жизнедеятельности** в этих явлениях, стал автором учения о биосфере и закономерностях ее существования, устойчивости и развития.

Оригинальны и интересны исследования В. Н. Сукачева (1880—1967), посвятившего многие годы комплексному изучению лесных систем (сообществ), результатом чего явилось всестороннее рассмотрение единства и взаимообусловленности природных явлений, живой и неживой материи. Им в 1942 г. введен в науку термин “биогеоценоз”, раскрыто его содержание.

Несколько раньше (в 1935 г.) подобные идеи сформулировал английский ботаник-эколог А. Тенсли и ввел в науку термин “экосистема”, дал его определение. В настоящее время это понятие наряду с биогеоценозом является определяющим для экологии как науки.

В числе других ученых, которые либо развивали, либо обогащали различные аспекты экологии как науки (многие из них являются авторами учебников и учебных пособий), следует назвать Д. Н. Кашкарова, Ч. Элтона, Н. П. Наумова, С. С. Шварца, М. С. Гилярова — труды по вопросам экологии животных; А. П. Шенникова, Ф. Клементса, В. Лархера и др. — комплекс работ по экологии растений; Г. Одума, Ю. Одума, Р. Уиттекера, Р. Риклефса, М. Бигона и др., Р. Дажо, Н. М. Чернову, А. М. Былову, В. А. Радкевича, И. Н. Пономареву и др. — учебники и учебные пособия по проблемам общей экологии.

Различные аспекты прикладной экологии и смежных с ней дисциплин содержатся в трудах и учебниках М. И. Будыко, Н. Н. Моисеева, Н. Ф. Реймерса, А. В. Яблокова, Б. Г. Розанова, Б. Коммонера, а также в переведенных в последнее время на русский язык обстоятельных сводках по вопросам различных проблем экологии Б. Небела, Т. Миллера, П. Ревелля, Ч. Ревелля, Л. Р. Брауна и других авторов. Следует также обратить внимание на оригинальный труд “Проблемы экологии России”, авторами которого являются К. С. Лосев, В. Г. Горшков, К. Я. Кондратьев и другие ученые.

На первый взгляд, казалось бы, возможно при знакомстве с экологией, как дисциплиной, ограничиться ее прикладными аспектами и прежде всего мероприятиями по оздоровлению среды, которые сводятся в конечном счете к определенной системе технологических требований, запретов и санкций. Однако такой подход недостаточен и односторонен, поскольку не позволяет видеть глубинные причины сложившейся экологической ситуации и тем более обоснованно прогнозировать возможные и часто труднопредсказуемые последствия планируемых или осуществляемых действий, в том числе и с самыми благими намере-

ниями. Поэтому крайне важно рассмотреть основные положения биологической (общей) экологии, которая является теоретической основой для решения проблем рационального природопользования и охраны природы, а также базовой для других, более частных экологических дисциплин.

Данный курс общей экологии состоит из нескольких взаимосвязанных разделов, которые иногда выделяются как отдельные дисциплины. Это: учение о факторах среды и закономерностях их действия на организмы (факториальная экология), экология на уровне взаимоотношения отдельных организмов и среды (экология организмов, или аутэкология), экология взаимосвязанных и относительно обособленных групп организмов одних и тех же видов (популяционная, или демографическая экология), экология взаимосвязанных популяций различных видов между собой (учение о биоценозах). Если биоценозы рассматриваются во взаимосвязи со средой обитания (как единая система), то этот раздел выделяется в учение об экосистемах или биогеоценозах (таблица 1).

Таблица 1

Структура общей (биологической) экологии

Разделы экологии	Их содержание
Факториальная экология	Учение о факторах среды и закономерностях их действия на организмы
Экология организмов, или аутэкология	Взаимодействия между отдельными организмами и факторами среды или средами жизни
Популяционная экология, или демэкология	Взаимоотношения между организмами одного вида (в пределах популяций) и средой обитания. Экологические закономерности существования популяций
Учение об экосистемах (биогеоценозах), или синэкология	Взаимоотношения организмов разных видов (в пределах биоценозов) и среды их обитания как единого целого. Экологические закономерности функционирования экосистем
Учение о биосфере (глобальная экосистема)	Роль живых организмов (живого вещества) и продуктов их жизнедеятельности в создании земной оболочки (атмосферы, гидросферы, литосферы), ее функционировании

Основопологающим и высшим рангом экологии является учение о биосфере как наиболее крупной (глобальной) экосистеме.

В самых общих чертах можно констатировать, что обязательным или крайне желательным является ознакомление хотя бы с теми положениями общей экологии, которые составляют базу для понимания наиболее существенных моментов функционирования разных природных экосистем и биосферы в целом, раскрывают роль живых организмов (живого вещества, по В. И. Вернадскому) в создании, сохранении и стабилизации природной среды; рассматривают механизмы, обуславливающие устойчивость природных систем различного ранга, и другие основополагающие проблемы. На этом фоне существенно увеличивается возможность научно обоснованного решения конкретных вопросов прикладной и других разделов экологии, ориентированных на человека, а также осуществление основного требования экологизации природопользования и других видов деятельности человека: "мыслить глобально, действовать локально".

I. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ (ТЕРМИНЫ) ЭКОЛОГИИ. ЕЕ СИСТЕМНОСТЬ

Основные понятия. Основным понятием и основной таксономической единицей в экологии является экосистема. Этот термин, как отмечалось выше, введен в употребление А. Тенсли в 1935 г., т.е. более полувека спустя после выделения экологии как отрасли научных знаний (1866).

Под **экосистемой** понимается любое сообщество живых существ и среды их обитания, объединенных в единое функциональное целое. Основные свойства экосистем — способность осуществлять круговорот веществ, противостоять внешним воздействиям, производить биологическую продукцию. Выделяют обычно экосистемы различного ранга: от микроэкосистем (небольшой водоем, труп животного с населяющими его организмами или ствол дерева в стадии разложения, аквариум и даже лужица или капля воды, пока они существуют и в них присутствуют живые организмы, способные осуществлять круговорот веществ); мезоэкосистемы (лес, пруд, река, водосбор или их части и т.п.); макроэкосистемы (океан, континент, природная зона и т.п.) и глобальная экосистема — биосфера в целом.

Таким образом, более крупные экосистемы включают в себя экосистемы меньшего ранга. Образное (шутливое) определение экосистемы дал писатель-фантаст (он же географ) И. Г. Ефремов: это любое природное образование — “от кочки до оболочки” (географической).

Близкий по содержанию смысл вкладывается в термин “**биогеоценоз**”, введенный в литературу академиком В. Н. Сукачевым несколько позднее, чем экосистема, — в 1942 г. Понятие биогеоценоз применяют обычно только к сухопутным природным системам, где обязательно в качестве основного звена присутствует растительный покров (фитоценоз). Экология обычно имеет дело только с элементарными биогеоценозами, т.е. такими, для которых свойственны однородные совокупности как живых организмов (растительности, животного мира), так и среды обитания (почвы, гидрологические условия, микроклимат и т.п.). Исходя из этого, **каждый биогеоценоз можно назвать экосистемой, но не каждая экосистема может быть отнесена к рангу биогеоценоза.** Например, разлагающийся труп животного или гни-

ющий ствол дерева относятся к рангу экосистем, но не биогеоценозов. Профессор Н. В. Дылис образно определил биогеоценоз как экосистему, но в рамках фитоценоза (растительно-го сообщества). Примеры биогеоценозов — участки леса, дуга, степи и т.п.

Другими словами, с энергетической точки зрения любой биогеоценоз практически бессмертен, поскольку присутствующие в нем, как в системе, организмы постоянно поставляют необходимую для круговорота веществ энергию в результате фотосинтеза. Экосистема, если она не включает растительное звено, существует только до тех пор, пока организмы, ее составляющие, не израсходуют всю энергию, содержащуюся в мертвом органическом субстрате (труп животного, мертвый ствол дерева и т.п.).

Экосистемы (биогеоценозы) обычно включают два блока. Первый из них состоит из взаимосвязанных организмов разных видов и носит название **биоценоза** (термин введен немецким зоологом К. Мебиусом в 1877 г.), второй блок составляет среда обитания, которую в данном случае называют **биотопом** или **эко-топом**.

Каждый биоценоз состоит из множества видов, но виды входят в него не отдельными особями, а популяциями или их частями. **Популяция** — это часть вида (состоит из особей одного вида), занимающая относительно однородное пространство и способная к саморегулированию и поддержанию определенной численности. Каждый вид в пределах занимаемой территории (ареала), таким образом, распадается на популяции. Размеры их различны. В таком случае можно сказать, что биоценоз — это сумма взаимосвязанных между собой и с условиями среды популяций разных видов.

В экологии часто пользуются также термином **“сообщество”**. Содержание этого термина неоднозначно. Под ним понимается и совокупность взаимосвязанных организмов разных видов (синоним биоценоза), и аналогичная совокупность только растительных (фитоценоз, растительное сообщество), животных (зооценоз) организмов или микробного населения (микробоценоз).

Системность экологии. Экология как наука рассматривает системы, звенья и члены которых находятся в тесной взаимосвязи и взаимозависимости. Из этого вытекает необходимость учета множества факторов при анализе тех или иных экологических явлений и тем более при планировании любых вмешательств в них. Такой подход, в свою очередь, невозможен без комплексного метода изучения, оценки и решения тех или иных экологических задач. По этим же причинам очевидна тесная связь экологии с другими науками, сведениями из которых необходимо не только располагать, но и уметь их грамотно использовать.

К таким наукам относятся: биология, география, почвоведение, гидрология, химия, физика и другие отрасли знаний. Важно также уметь пользоваться необходимой информацией из различных отраслей хозяйства, особенно касающейся свойственных им технологических процессов, системных связей и т.п.

Говоря о системных явлениях, важно познакомиться с общими положениями теории систем, их видами. Обычно различают три вида систем: 1) **замкнутые**, которые не обмениваются с соседними ни веществом, ни энергией, 2) **закрытые**, которые обмениваются с соседними энергией, но не веществом (например, космический корабль) и 3) **открытые**, которые обмениваются с соседними и веществом, и энергией. Практически все природные (экологические) системы относятся к типу открытых.

Существование систем немислимо без связей. Последние делят на **прямые и обратные**. Прямой называют такую связь, при которой один элемент (А) действует на другой (В) без ответной реакции. Примером такой связи может быть действие древесного яруса леса на случайно выросшее под его пологом травянистое растение. Или действие Солнца на земные процессы. При обратной связи элемент В отвечает на действие элемента А. Обратные связи бывают **положительными и отрицательными**. И те и другие играют существенную роль в экологических процессах и явлениях.

Обратная положительная связь ведет к усилению процесса в одном направлении. Пример ее — заболачивание территории, например, после вырубki леса. Снятие лесного полога и уплотнение почвы обычно ведет к накоплению воды на ее поверхности. Это, в свою очередь, дает возможность поселяться здесь растениям-влагонакопителям, например, сфагновым мхам, содержание воды в которых в 25—30 раз превышает вес их тела. Процесс начинает действовать в одном направлении: увеличение увлажнения — обеднение кислородом — замедление разложения растительных остатков — накопление торфа — дальнейшее усиление заболачивания.

Обратная отрицательная связь действует таким образом, что в ответ на усиление действия элемента А увеличивается противоположная по направлению сила действия элемента В. Такая связь позволяет сохраняться системе в состоянии устойчивого динамического равновесия. Это наиболее распространенный и важный вид связей в природных системах. На них прежде всего базируется устойчивость и стабильность экосистем. Пример такой связи — взаимоотношение между хищником и его жертвой. Увеличение численности жертвы как кормового ресурса, например полевых мышей для лис, создает условия для размножения

и увеличения численности последних. Они, в свою очередь, начинают более интенсивно уничтожать жертву и снижают ее численность. В целом численность хищника и жертвы синхронно колеблется в определенных границах. Второй пример. В истории биосферы имели место явления локального увеличения углекислого газа в атмосфере, например, при извержении вулканов. За этим следовало повышение интенсивности фотосинтеза и связывание углекислоты в органическом веществе, а также более интенсивное поглощение ее океаном. Третий пример. В природе закономерны периодические повышения уровней почвенно-грунтовых вод. За этим следует увеличение их контакта с корневыми системами растений, повышение расходования на испарение растительностью (транспирацию) и возвращение грунтовой воды в исходное состояние.

Одно из отрицательных проявлений деятельности человека в природе связано с нарушением этих связей, что может привести к разрушению экосистем или переходу их в другое состояние. Например, умеренное загрязнение водной среды органическими и биогенными (необходимыми для жизнедеятельности организмов) веществами обычно сопровождается интенсификацией размножения организмов, потребляющих эти вещества, результатом чего является самоочищение водоемов. Перегрузка же среды загрязняющими веществами на определенном этапе ведет к угнетению или уничтожению организмов-санитаров и разрушению установившихся связей, изменению системы и переходу ее на уровень заболачивания. В результате неизбежным становится прогрессирующее загрязнение, обеднение водной среды кислородом и превращение чистых озерных или текущих вод в системы болотного типа.

Универсальное свойство экосистем — их **эмерджентность** (англ. эмердженс — возникновение, появление нового), заключающееся в том, что свойства системы как целого не являются простой суммой свойств слагающих ее частей или элементов. Например, одно дерево, как и редкий древостой, не составляет леса, поскольку не создает определенной среды (почвенной, гидрологической, метеорологической и т.д.) и свойственных лесу взаимосвязей различных звеньев, обуславливающих новое качество. Недоучет эмерджентности может приводить к крупным просчетам при вмешательстве человека в жизнь экосистем или при конструировании систем для выполнения определенных целей. Например, сельскохозяйственные поля (агроценозы) имеют низкий коэффициент эмерджентности и поэтому характеризуются крайне низкой способностью к саморегулированию и устойчивостью. В них, вследствие бедности видового состава организмов, крайне незначительны взаимосвязи, велика веро-

ятность интенсивного размножения отдельных нежелательных видов (сорняков, вредителей).

Энергетические процессы в экосистемах подчиняются первому и второму началам термодинамики. В соответствии с ними энергия не возникает и не исчезает, она лишь переходит из одной формы в другую (первое начало термодинамики). При этом часть энергии при любых ее превращениях рассеивается (теряется) в виде тепла (второе начало термодинамики). Мерой необратимого рассеивания энергии является **энтропия** (греч. эн — внутрь; тропе — превращение). Последнюю можно характеризовать и через степень упорядоченности системы. Так, живые организмы и нормально функционирующие экосистемы характеризуются высокой степенью упорядоченности слагающих их элементов. Они сохраняют (поддерживают) определенный уровень энергии и тем самым противостоят энтропии. Мертвый организм характеризуется максимальной неупорядоченностью элементов (структур), в результате чего приходит в равновесие с окружающей его средой (температура его тела выравнивается с температурой среды, составляющие его химические элементы и соединения включаются в процессы круговорота и становятся частью среды). Это значит, что организм как система приходит в состояние полной неупорядоченности, максимальной энтропии. Показатель, противоположный энтропии, носит название **негэнтропии**. Чем выше организованность системы (упорядоченность), тем значительнее ее негэнтропия. Опасно любое вмешательство в систему, которое ведет к снижению ее негэнтропии, а следовательно, устойчивости и способности противостоят внешним возмущениям. Основным свойством нормально функционирующих природных экосистем является **способность извлекать негэнтропию из внешней среды** (солнечную энергию) и тем самым поддерживать свою высокую упорядоченность.

Деятельность человека, если она превышает определенные пределы, ведет к снижению негэнтропии систем, а следовательно, уменьшает их способность поддерживать себя в устойчивом состоянии вплоть до перехода к полной неупорядоченности (максимальной энтропии) и гибели.

Видный американский эколог Б. Коммонер сделал удачную попытку обобщить системность экологии как науки в виде четырех законов. Эти законы в основе своей не новы, но впервые сформулированы в образной простой форме. Их соблюдение — обязательное условие любой экологически обусловленной деятельности человека в природе.

Первый закон Коммонера отражает по сути своей всеобщую связь процессов и явлений в природе и звучит так: **“Все связано со всем”**. Второй закон базируется на положении сохра-

нения вещества и энергии: “Все должно куда-то деваться”. Какой бы ни была высокой труба завода, она не может выбрасывать отходы производства за пределы биосферы. В такой же мере загрязнители, попадающие в реки, в конечном счете оказываются в морях и океанах и с их продуктами возвращаются к человеку в виде своего рода “экологического бумеранга”. Третий закон ориентирует на действия, согласующиеся с природными процессами, сотрудничество с природой, или коадаптацию (лат. ко — с, вместе; адаптацию — приспособление), вместо покорения человека природы, подчинения ее своим целям: “Природа знает лучше”. Сущность четвертого закона заключается в ориентации человека на то, что любое его действие в природе не остается бесследным, мнимая выгода часто оборачивается ущербом, а охрана природы и рациональное использование природных ресурсов немислимы без определенных экономических затрат. Звучит этот закон так: “Ничто не дается даром”. Дешевому природопользованию не должно быть места. Если не заплатим за него мы, то в многократном размере это должны будут сделать пришедшие нам на смену поколения.

Изложенные выше основные положения экологии позволяют перейти к рассмотрению отдельных ее разделов. Изучение курса целесообразно начать со знакомства с биосферой и закономерностями ее функционирования. В таком случае разделы экологии более низкого ранга (организменный, популяционный, экосистемный) будут в определенной мере подчинены углубленному раскрытию закономерностей среды нашего обитания (биосферы) и допустимых пределов вмешательства в нее или ее звенья человека. Другими словами, на уровне экосистем элементарного плана должен осуществляться в основном принцип локальных действий, в то время как биосферный уровень формирует базу для глобального мышления.



II. БИОСФЕРА

Понятие “биосфера”. В 1875 г. австрийский ученый-геолог Э. Зюсс ввел в научную литературу термин “биосфера”, понимая под ним все то пространство атмосферы, гидросферы и литосферы (твердой оболочки Земли), где встречаются живые организмы.

Владимир Иванович Вернадский (1863—1945) использовал этот термин и создал науку с аналогичным названием. Если с понятием “биосфера” по Зюссу связывалось только наличие в трех сферах земной оболочки (твердой, жидкой и газообразной) живых организмов, то по В. И. Вернадскому им отводится роль **главнейшей преобразующей силы**. При этом в понятие биосферы включается преобразующая деятельность организмов не только в границах распространения жизни в настоящее время, но и в прошлом. В таком случае под биосферой понимается все пространство (оболочка Земли), где существует или когда-либо существовала жизнь, то есть, где встречаются живые организмы или продукты их жизнедеятельности и которая обладает анти-энтропийными свойствами. **В. И. Вернадский не только конкретизировал и очертил границы жизни в биосфере, но, самое главное, всесторонне раскрыл роль живых организмов в процессах планетарного масштаба. Он показал, что в природе нет более мощной геологической силы, чем живые организмы и продукты их жизнедеятельности.**

Учение В. И. Вернадского о биосфере произвело переворот в геологии, взглядах на причины ее эволюции. До трудов В. И. Вернадского в геологических явлениях и эволюции верхних слоев литосферы, прежде всего земной коры, первенство отводилось физико-химическим процессам выветривания. В. И. Вернадский показал первостепенную преобразующую роль живых организмов и обуславливаемых ими механизмов разрушения горных пород, круговорота веществ, изменения водной и атмосферной оболочек Земли.

Ту часть биосферы, где живые организмы встречаются в настоящее время, обычно называют **современной биосферой**, или **необиосферой**, а древние биосферы относят к **палеобиосферам**, или **былым биосферам**. В качестве примеров последних можно назвать безжизненные скопления органических веществ (зале-

жи каменных углей, нефти, горючих сланцев и т.п.) или запасы других соединений, образовавшихся при участии живых организмов (известь, мел, соединения кремния, рудные образования и т.п.).

Границы биосферы. Целесообразно различать границы неои палеобиосферы. Первая в атмосфере простирается примерно на высоту 25—30 км, фактически до озонового экрана, за пределами которого жизнь невозможна вследствие наличия губительных космических ультрафиолетовых лучей. По современным представлениям, вся толща Мирового океана, в том числе и самая глубокая Марианская впадина (11022 м), занята жизнью. К необиосфере следует относить также и донные отложения, где возможно существование живых организмов. В литосферу жизнь проникает на несколько метров, ограничиваясь в основном почвенным слоем, но по отдельным трещинам и пещерам она распространяется на сотни метров.

Границы палеобиосферы в атмосфере примерно совпадают с необиосферой, под водами к палеобиосфере следует отнести и осадочные породы, которые по В. И. Вернадскому практически все претерпели переработку живыми организмами. Это толща от сотен метров до десятков километров. Сказанное относительно осадочных пород применимо и к литосфере, пережившей водную стадию функционирования.

1. Живое вещество, его свойства и функции в биосфере

Живое вещество. Этот термин введен в литературу В. И. Вернадским. Под ним он понимал совокупность всех живых организмов, выраженную через массу, энергию и химический состав.

Вещества неживой природы относятся к косным (например, минералы). В природе, кроме этого, довольно широко представлены биокосные вещества, образование и сложение которых обусловливается живыми и косными составляющими (например, почвы, воды).

Живое вещество — основа биосферы, хотя и составляет крайне незначительную ее часть. Если его выделить в чистом виде и распределить равномерно по поверхности Земли, то это будет слой около 2 см или 0,01% от массы всей биосферы. В чем же причина столь высокой химической и геологической активности живого вещества?

Прежде всего это связано с тем, что живые организмы благодаря биологическим катализаторам (ферментам) совершают,

по выражению академика Л. С. Берга, с физико-химической точки зрения что-то невероятное. Например, они способны фиксировать в своем теле молекулярный азот атмосферы при обычных для природной среды значениях температуры и давления. В промышленных условиях связывание атмосферного азота до аммиака требует температуры порядка 500°C и давления 300—500 атмосфер.

В живых организмах на порядок или несколько порядков увеличиваются скорости химических реакций в процессе обмена веществ. В. И. Вернадский в связи с этим живое вещество назвал формой чрезвычайно активированной материи.

Свойства живого вещества. К основным уникальным особенностям живого вещества, обуславливающим его крайне высокую преобразующую деятельность, можно отнести следующие:

1. Способность быстро занимать (осваивать) все свободное пространство. В. И. Вернадский назвал это **всюдностью жизни**. Данное свойство дало основание В. И. Вернадскому сделать вывод, что для определенных геологических периодов количество живого вещества было примерно постоянным (константой). Способность быстрого освоения пространства связана как с интенсивным размножением (некоторые простейшие формы организмов могли бы освоить весь земной шар за несколько часов или дней, если бы не было факторов, сдерживающих их потенциальные возможности размножения), так и со способностью организмов интенсивно увеличивать поверхность своего тела или образуемых ими сообществ. Например, площадь листьев растений, произрастающих на 1 га, составляет 8—10 га и более. То же относится к корневым системам.

2. Движение не только пассивное (под действием силы тяжести, гравитационных сил и т.п.), **но и активное.** Например, против течения воды, силы тяжести, движения воздушных потоков и т.п.

3. Устойчивость при жизни и быстрое разложение после смерти (включение в круговороты), сохраняя при этом высокую физико-химическую активность.

4. Высокая приспособительная способность (адаптация) к различным условиям и в связи с этим освоение не только всех сред жизни (водной, наземно-воздушной, почвенной, организменной), но и крайне трудных по физико-химическим параметрам условий. Например, некоторые организмы выносят температуры, близкие к значениям абсолютного нуля -273°C , микроорганизмы встречаются в термальных источниках с температурами до 140°C , в водах атомных реакторов, в бескислородной среде, в ледовых панцирях и т.п.

5. Феноменально высокая скорость протекания реакций. Она

на несколько порядков (в сотни, тысячи раз) значительнее, чем в неживом веществе. Об этом свойстве можно судить по скорости переработки вещества организмами в процессе жизнедеятельности. Например, гусеницы некоторых насекомых потребляют за день количество пищи, которое в 100—200 раз больше веса их тела. Особенно активны организмы-грунтоеды. Дождевые черви (масса их тел примерно в 10 раз больше биомассы всего человечества) за 150—200 лет пропускают через свои организмы весь однометровый слой почвы. Такие же явления имеют место в донных отложениях океана. Слой донных отложений здесь может быть представлен продуктами жизнедеятельности кольчатых червей (полихет) и достигать нескольких метров. Колоссальную роль по преобразованию вещества выполняют организмы, для которых характерен фильтрационный тип питания. Они освобождают водные массы от взвесей, склеивая их в небольшие агрегаты и осаждая на дно.

Впечатляют примеры чисто механической деятельности некоторых организмов, например роющих животных (сурков, сусликов и др.), которые в результате переработки больших масс грунта создают своеобразный ландшафт. По представлениям В. И. Вернадского, практически все осадочные породы, а это слой до 3 км, на 95—99% переработаны живыми организмами. Даже такие колоссальные запасы воды, которые имеются в биосфере, разлагаются в процессе фотосинтеза за 5—6 млн. лет, углекислота же проходит через живые организмы в процессе фотосинтеза каждые 6—7 лет.

6. Высокая скорость обновления живого вещества. Подсчитано, что в среднем для биосферы она составляет 8 лет, при этом для суши — 14 лет, а для океана, где преобладают организмы с коротким периодом жизни (например, планктон), — 33 дня. В результате высокой скорости обновления живого вещества за всю историю существования жизни общая масса живого вещества, прошедшего через биосферу, примерно в 12 раз превышает массу Земли. Только небольшая часть его (доли процента) законсервирована в виде органических остатков (по выражению В. И. Вернадского, ушла в геологию), остальная же вошла в процессы круговорота.

Все перечисленные и другие свойства живого вещества обуславливаются концентрацией в нем больших запасов энергии. По В. И. Вернадскому, по энергетической насыщенности с живым веществом может соперничать только лава, образующаяся при извержении вулканов.

Функции живого вещества. Всю деятельность живого вещества в биосфере можно, с определенной долей условности, свести к нескольким основополагающим функциям, которые по-

зволюют значительно дополнить представление о его преобразующей биосферно-геологической деятельности.

В. И. Вернадский выделял девять функций живого вещества: газовую, кислородную, окислительную, кальциевую, восстановительную, концентрационную и другие. В настоящее время название этих функций несколько изменено, некоторые из них объединены. Мы приводим их в соответствии с классификацией А. В. Лапо (1987).

1. Энергетическая. Связана с запасанием энергии в процессе фотосинтеза, передачей ее по цепям питания, рассеиванием. Это функция — одна из важнейших и будет подробнее рассмотрена в разделе энергетики экосистем.

2. Газовая — способность изменять и поддерживать определенный газовый состав среды обитания и атмосферы в целом. В частности, включение углерода в процессы фотосинтеза, а затем в цепи питания обуславливало аккумуляцию его в биогенном веществе (органические остатки, известняки и т.п.). В результате этого шло постепенное уменьшение содержания углерода и его соединений, прежде всего двуокиси (CO_2) в атмосфере с десятков процентов до современных 0,03%. Это же относится к накоплению в атмосфере кислорода, синтезу озона и другим процессам.

С газовой функцией в настоящее время связывают два переломных периода (точки) в развитии биосферы. Первая из них относится ко времени, когда содержание кислорода в атмосфере достигло примерно 1% от современного уровня (первая точка Пастера). Это обусловило появление первых аэробных организмов (способных жить только в среде, содержащей кислород). С этого времени восстановительные процессы в биосфере стали дополняться окислительными. Это произошло примерно 1,2 млрд. лет назад. Второй переломный период в содержании кислорода связывают со временем, когда концентрация его достигла примерно 10% от современной (вторая точка Пастера). Это создало условия для синтеза озона и образования озонового слоя в верхних слоях атмосферы, что обусловило возможность освоения организмами суши (до этого функцию защиты организмов от губительных ультрафиолетовых лучей выполняла вода, под слоем которой возможна была жизнь).

3. Окислительно-восстановительная. Связана с интенсификацией под влиянием живого вещества процессов как окисления, благодаря обогащению среды кислородом, так и восстановления, прежде всего в тех случаях, когда идет разложение органических веществ при дефиците кислорода. Восстановительные процессы обычно сопровождаются образованием и накоплением сероводорода, а также метана. Это, в частности, делает

практически безжизненными глубинные слои болот, а также значительные придонные толщи воды (например, в Черном море). Данный процесс в связи с деятельностью человека прогрессирует.

4. Концентрационная — способность организмов концентрировать в своем теле рассеянные химические элементы, повышая их содержание, по сравнению с окружающей организмы средой, на несколько порядков (по марганцу, например, в теле отдельных организмов — в миллионы раз). Результат концентрационной деятельности — залежи горючих ископаемых, известняки, рудные месторождения и т.п. Эту функцию живого вещества всесторонне изучает наука биоминералогия. Организмы-концентраторы используются для решения конкретных прикладных вопросов, например, для обогащения руд интересующими человека химическими элементами или соединениями.

5. Деструктивная — разрушение организмами и продуктами их жизнедеятельности, в том числе и после их смерти, как самих остатков органического вещества, так и косных веществ. Основным механизмом этой функции связан с круговоротом веществ. Наиболее существенную роль в этом отношении выполняют низшие формы жизни — грибы, бактерии (деструкторы, редуценты).

6. Транспортная — перенос вещества и энергии в результате активной формы движения организмов. Часто такой перенос осуществляется на колоссальные расстояния, например, при миграциях и кочевках животных. С транспортной функцией в значительной мере связана концентрационная роль сообществ организмов, например, в местах их скопления (птичьи базары и другие колониальные поселения).

7. Средообразующая. Эта функция является в значительной мере интегративной (результат совместного действия других функций). С ней, в конечном счете, связано преобразование физико-химических параметров среды. Эту функцию можно рассматривать в широком и более узком планах.

В широком понимании результатом данной функции является вся природная среда. Она создана живыми организмами, они же и поддерживают в относительно стабильном состоянии ее параметры практически во всех геосферах.

В более узком плане средообразующая функция живого вещества проявляется, например, в образовании почв. В. И. Вернадский, как отмечалось выше, почву называл биокосным телом, подчеркивая тем самым большую роль живых организмов в ее создании и существовании. Роль живых организмов в образовании почв убедительно показал Ч. Дарвин в работе “Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей”. Известный ученый В. В. Докучаев назвал почву “зеркалом лан-

дшафта”, подчеркивая тем самым, что она продукт основного ландшафтообразующего элемента — биоценозов и, прежде всего, растительного покрова.

Локальная средообразующая деятельность живых организмов и особенно их сообществ проявляется также в трансформации ими метеорологических параметров среды. Это прежде всего относится к сообществам с большой массой органического вещества (биомассой). Например, в лесных сообществах микроклимат существенно отличается от открытых (полевых) пространств. Здесь меньше суточные и годовые колебания температур, выше влажность воздуха, ниже содержание углекислоты в атмосфере на уровне полога, насыщенного листьями (результат фотосинтеза), и повышенное ее количество в припочвенном слое (следствие интенсивно идущих процессов разложения органического вещества на почве и в верхних горизонтах почвы).

Из других средообразующих свойств растительного покрова следует назвать очистку воздуха и вод от загрязнений, усиление питания подземных водных источников (грунтовых вод), сохранение почв от разрушения (эрозии) и т.п.

8. Наряду с концентрационной функцией живого вещества выделяется противоположная ей по результатам — **рассеивающая**. Она проявляется через трофическую (питательную) и транспортную деятельность организмов. Например, рассеивание вещества при выделении организмами экскрементов, гибели организмов при разного рода перемещениях в пространстве, смене покровов. Железо гемоглобина крови рассеивается, например, кровососущими насекомыми и т.п.

Важна также информационная функция живого вещества, выражающаяся в том, что живые организмы и их сообщества накапливают определенную информацию, закрепляют ее в наследственных структурах и затем передают последующим поколениям. Это один из проявлений адаптационных механизмов.

2. Основные свойства биосферы

Основные свойства биосферы. Биосфера — система с прямыми и обратными (отрицательными и положительными) связями, которые в конечном счете обеспечивают механизмы ее функционирования и устойчивости. Примеры действия таких связей рассмотрены в разделе II.

Биосфера — централизованная система. Центральным звеном ее выступают живые организмы (живое вещество). Это свойство всесторонне раскрыто В. И. Вернадским, но, к сожалению,

часто недооценивается человеком и в настоящее время: в центр биосферы или ее звеньев ставится только один вид — человек (антропоцентризм).

Биосфера — открытая система. Ее существование немислимо без поступления энергии извне. Она испытывает воздействие космических сил, прежде всего солнечной активности. Впервые представления о влиянии солнечной активности на живые организмы (гелиобиология) разработаны А. Л. Чижевским (1897—1964), который показал, что многие явления на Земле и в биосфере тесно связаны с активностью Солнца. Все больше накапливается данных, свидетельствующих, что резкое увеличение численности отдельных видов или популяций (“волны жизни”) — результат изменения солнечной активности. Высказываются мнения, что солнечная активность оказывает воздействие на многие геологические процессы (катаклизмы, катастрофы), а также на социальную активность человеческого общества или отдельных его этносов.

В частности, есть сторонники той точки зрения, что серия аномальных явлений, имевших место, например, в 1989 году, связана с высокой солнечной активностью. За ней на протяжении только 1,5—2 месяцев наблюдались такие аномальные явления, как землетрясение на острове Итуруп, авария на продуктопроводе в районе Челябинска, гибель атомной подводной лодки “Комсомолец”, события в Тбилиси, активизация военных действий в Нагорном Карабахе и др.

Биосфера — саморегулирующаяся система, для которой, как отмечал В. И. Вернадский, характерна **организованность**. В настоящее время это свойство называют **гомеостазом**, понимая под ним способность возвращаться в исходное состояние, гасить возникающие возмущения включением ряда механизмов. Гомеостатические механизмы связаны в основном с живым веществом, его свойствами и функциями, рассмотренными выше. Биосфера за свою историю пережила ряд таких возмущений, многие из которых были значительными по масштабам, но справлялась с ними (извержения вулканов, встречи с астероидами, землетрясения, горообразование и т.п.) благодаря действию гомеостатических механизмов и, в частности, принципа, который в настоящее время носит название Ле Шателье—Брауна: при действии на систему сил, выводящих ее из состояния устойчивого равновесия, последнее смещается в том направлении, при котором эффект этого воздействия ослабляется.

Опасность современной экологической ситуации связана прежде всего с тем, что нарушаются многие механизмы гомеостаза и принцип Ле Шателье—Брауна, если не в планетарном, то в крупных региональных планах. Их следствие — региональ-

ные кризисы. В стадию глобального кризиса биосфера, к счастью, еще, по-видимому, не вступила. Но отдельные крупные возмущения она уже гасит не в силах. Результатом этого является либо распад экосистем (например, расширяющиеся площади опустыненных земель), либо появление неустойчивых, практически лишенных свойств гомеостаза систем типа агроценозов или урбанизированных (городских) комплексов. Человечеству, к сожалению, отпущен крайне малый промежуток времени для недопущения глобального кризиса и следующей за ним катастрофы и коллапса (полного и необратимого распада системы).

Биосфера — система, характеризующаяся большим разнообразием. Последнее обуславливается многими причинами и факторами. Это и разные среды жизни (водная, наземно-воздушная, почвенная, организменная); и разнообразие природных зон, различающихся по климатическим, гидрологическим, почвенным, биотическим и другим свойствам; и наличие регионов, различающихся по химическому составу (геохимические провинции); и, самое главное, объединение в рамках биосферы большого количества элементарных экосистем со свойственным им видовым разнообразием.

В настоящее время описано около 2 млн. видов (примерно 1,5 млн. животных и 0,5 млн. растений). Полагают, однако, что число видов на Земле в 2—3 раза больше, чем их описано. Не учтены многие насекомые и микроорганизмы, особенно в тропических лесах, глубинных частях океанов и в других малоосвоенных местообитаниях. Кроме этого, современный видовой состав — это лишь небольшая часть видового разнообразия, которое принимало участие в процессах биосферы за период ее существования. Дело в том, что каждый вид имеет определенную продолжительность жизни (10—30 млн. лет), и поэтому с учетом постоянной смены и обновления видов, число их, принимавших участие в становлении биосферы, исчисляется сотнями миллионов. Считается, что к настоящему времени арену биосферы оставили более 95% видов.

Разнообразие биосферы за счет элементарных экосистем по вертикали обуславливается ярусностью или экогоризонтами растительного покрова и связанных с ними животных организмов, а в горизонтальном направлении неравномерностью распределения организмов и их группировок и связанных с ними факторов (увлажнение, микрорельеф, обеспеченность элементами питания и т.п.).

Для любой природной системы разнообразие — одно из важнейших ее свойств. С ним связана возможность дублирования, подстраховки, замены одних звеньев другими (например,

на видовом или популяционном уровнях), степень сложности и прочности пищевых и других связей. Поэтому разнообразие рассматривают как основное условие устойчивости любой экосистемы и биосферы в целом. Это свойство настолько универсально, что сформулировано в качестве закона (автор его У. Р. Эшби).

К сожалению, практически вся без исключения деятельность человека подчинена упрощению экосистем любого ранга. Сюда следует отнести и уничтожение отдельных видов или резкое уменьшение их численности, и создание агроценозов на месте сложных природных систем. Например, полностью исчезли с лица земли степи как тип экосистем и ландшафтов, резко уменьшились площади лесов (до появления человека они занимали примерно 70% суши, а сейчас — не более 20—23%). Идет дальнейшее, невиданное по масштабам, уничтожение лесных экосистем в настоящее время, особенно наиболее ценных и сложных тропических, спрямление русел рек, создание промышленных районов и т.п.

Простые экосистемы с малым разнообразием удобны для эксплуатации, они позволяют в короткое время получить значительный объем нужной продукции (например, с сельскохозяйственных полей), но за это приходится рассчитывать на снижение устойчивости экосистем, их распадом и деградацией среды.

Не случайно, что биологическое разнообразие отнесено Конференцией ООН по окружающей среде и развитию (1992 г.) к числу трех важнейших экологических проблем, по которым приняты специальные Заявления или Конвенции. Кроме сохранения разнообразия, такие конвенции приняты по сохранению лесов и по предотвращению изменений климата.

Следует подчеркнуть, что значимость разнообразия для природных систем в значительной мере действительна и для социальных структур. Всякое стремление к упрощению социальной структуры общества, перевод ее на однообразие, авторитаризм может дать кратковременный положительный результат, за которым неминуемо проявляются отрицательные последствия.

Важное свойство биосферы — наличие в ней механизмов, обеспечивающих круговорот веществ и связанную с ним неисчерпаемость отдельных химических элементов и их соединений. При отсутствии круговорота, например, за короткое время был бы исчерпан основной “строительный материал” живого — углерод, который практически единственный способен образовывать межэлементные (углерод-углеродные) связи и создавать огромное количество органических соединений. Только благодаря круговоротам обеспечивается непрерывность процессов в

биосфере. Как отмечал академик-почвовед В. Р. Вильямс, есть единственный способ сделать какой-то процесс бесконечным — пустить его по пути круговоротов. .

3. Примеры круговоротов веществ в биосфере

Круговорот углерода. Из рис. 1 видно, что углерод, включающийся в процессы биологического круговорота, содержится в основном в атмосфере в виде двуокиси (CO_2). В состав органического вещества он включается в процессе фотосинтеза растений. Затем основная масса его поступает в пищевые цепи животных и накапливается в их телах в виде различного рода углеводов.



Рис. 1. Схема круговорота углерода

Для обеспечения процессов жизнедеятельности значительная часть органических веществ растений и животных разлагается в процессе дыхания с выделением CO_2 в атмосферу. Мертвое органическое вещество разлагается особой группой организмов (в основном микробами и грибами) до исходных минеральных веществ и углекислоты (CO_2), которая также возвращается в атмосферу. Некоторая часть углерода включается в большой, или геологический круговорот между сушей и океаном. В последнем она также включается в круговорот, начинающийся с фотосинтезирующих организмов (в основном, фитопланктона). Небольшая доля органического вещества и содержащегося в нем углерода, по выражению В. И. Вернадского, ускользает от круговорота (прежде всего в бескислородной среде) и уходит в геологию (в ископаемое состояние) в виде угля, торфа, нефти и других горючих соединений. Другая часть таким же образом концентрируется в донных карбонатных отложениях океана. Этот углерод, как и углерод горючих ископаемых, в настоящее время в значительной мере высвобождается человеком, использующим эти вещества в качестве энергетических, строительных и других ресурсов. Некоторое количество углерода высвобождается из твердых отложений (карбонатов) непосредственно организмами, особенно при выходе этих соединений из подводного состояния на сушу.

Круговорот азота. Схема круговорота азота представлена на рис. 2. Основным источником данного элемента является атмосфера, откуда в почву, а затем в растительные организмы азот попадает только в результате превращения в усвояемое соединение — нитраты (NO_3). Последние образуются в основном в результате деятельности организмов-азотфиксаторов. К ним относятся отдельные виды бактерий, сине-зеленых водорослей и грибов (актиномицетов). Частично нитраты образуются при грозových разрядах и при фотохимических реакциях в атмосфере, откуда с осадками они попадают в почву.

Второй источник азота для растений — результат разложения органических веществ и, в частности, белков (протеинов) особой группой организмов-аммонификаторов. При этом в начале образуется аммиак (NH_3), который в результате деятельности бактерий-нитрификаторов преобразуется в нитриты (NO_2) и нитраты (NO_3). Часть азота растениями усваивается в виде ионов аммония и мочевины, образующихся в результате разложения органических веществ.

Возвращение азота в атмосферу происходит в результате деятельности бактерий-денитрификаторов, разлагающих нитраты до свободного азота и кислорода.



Рис. 2. Схема круговорота азота

Значительная часть азота, попадая в океан (в основном со стоком вод с континентов), используется водными фотосинтезирующими организмами (прежде всего фитопланктоном), а затем, попадая в цепи питания животных, частично возвращается на сушу с продуктами морского промысла или птицами. Небольшая часть азота, как и углерод, попадает в осадочные соединения.

Круговорот серы. Сера является одним из наиболее опасных загрязнителей. Ее круговорот представлен на рис. 3.

Круговорот фосфора. Иной цикл характерен для фосфора (рис. 4), в круговороте которого отсутствует газообразная фаза. После неоднократного потребления его организмами на суше и в водной среде он в конечном счете выводится в донные осадки. Возвращение фосфора с организмами океана не компенсирует его потребности на суше. Не компенсируются эти потребности и в результате использования природных минеральных соединений. В данном случае односторонний процесс, заканчивающийся осадочным циклом, грозит дефицитом фосфора для организмов. Последний в значительной мере восполняется человеком через внесение минеральных удобрений, представляющих в основном продукты переработки морских осадочных пород.

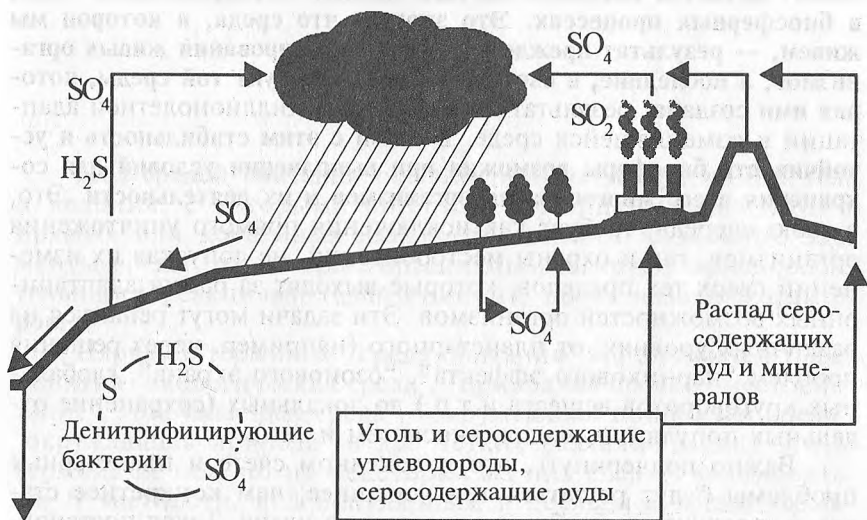


Рис. 3. Схема круговорота серы



Рис. 4. Схема круговорота фосфора

Таким образом, даже краткое знакомство с биосферой свидетельствует, что ее свойства и функции прежде всего обуславливаются живым веществом, которое, по выражению В. И. Вернадского, является наиболее могущественной преобразующей силой в биосферных процессах. Это значит, что среда, в которой мы живем, — результат прежде всего функционирования живых организмов, а последние, в свою очередь, — продукт той среды, которая ими создана, результат их медленной миллионлетней адаптации к изменявшейся среде. В связи с этим стабильность и устойчивость биосферы возможна при выполнении условий для сохранения всего многообразия организмов и их деятельности. Это, в свою очередь, требует как исключения прямого уничтожения организмов, так и охраны местообитаний, не допуская их изменений сверх тех пределов, которые выходят за рамки адаптационных возможностей организмов. Эти задачи могут решаться на различных уровнях: от планетарного (например, через решения проблем “парникового эффекта”, “озонового экрана”, глобальных круговоротов веществ и т.п.) до локальных (сохранение отдельных популяций, видов, экосистем и т.п.).

Важно подчеркнуть, что в конечном счете и планетарные проблемы будут решаться тем успешнее, чем конкретнее ставятся и решаются проблемы локального плана. Такая постановка задач в конкретном виде достижима на уровне элементарных единиц биосферы — экосистем или биогеоценозов.

В связи с этим переходим к рассмотрению свойств и закономерностей функционирования экосистем различного ранга, а также их элементов, включающих абиотические звенья среды, отдельные организмы, популяции, сообщества и т.п.

III. СРЕДА ОБИТАНИЯ. ФАКТОРЫ СРЕДЫ И АДАПТАЦИИ К НИМ ОРГАНИЗМОВ

Под средой обитания обычно понимают природные тела и явления, с которыми организм (организмы) находятся в прямых или косвенных взаимоотношениях. Отдельные элементы среды, на которые организмы реагируют приспособительными реакциями (адаптациями), носят название **факторов**.

Наряду с термином "среда обитания" используются также понятия "экологическая среда", "природная среда", "местообитание", "окружающая среда", "окружающая природная среда", "окружающая природа" и др. Четких различий между этими терминами нет, но на некоторых из них следует остановиться. В частности, под популярным в последнее время термином "окружающая среда", понимается, как правило, среда, в той или иной (в большинстве случаев в значительной) мере измененная человеком. К ней близка по смыслу "техногенная среда", "антропогенная среда", "промышленная среда".

Природная среда, окружающая природа — это среда, не измененная человеком или измененная в малой степени. С термином "местообитание" обычно связывается та среда жизни организма или вида, в которой осуществляется весь цикл его развития.

В биологической (классической) экологии речь обычно идет о природной среде, окружающей природе, местообитаниях; в прикладной (социальной) экологии — об окружающей среде. Этот термин часто считают неудачным переводом с английского *environment*, поскольку отсутствует указание на объект, который окружает среда.

Влияние среды на организмы обычно оценивают через отдельные факторы (*лат.* делающий, производящий). Под **экологическими факторами** понимается любой элемент или условие среды, на которые организмы реагируют приспособительными реакциями, или адаптациями. За пределами приспособительных реакций лежат летальные (гибельные для организмов) значения факторов.

1. Классификация факторов

Чаще всего факторы делятся на три группы:

1. Факторы неживой природы (**абиотические**, или физико-химические). К ним относятся климатические, атмосферные, почвенные (эдафические), геоморфологические (орографические), гидрологические и другие.

2. Факторы живой природы (**биотические**) — влияние одних организмов или их сообществ на другие. Эти влияния могут быть со стороны растений (фитогенные), животных (зоогенные), микроорганизмов, грибов и т.п.

3. Факторы человеческой деятельности (**антропогенные**). В их числе различают прямое влияние на организмы (например, промысел) и косвенное — влияние на местообитание (например, загрязнение среды, уничтожение растительного покрова, строительство плотин на реках и т.п.).

Современные экологические проблемы и возрастающий интерес к экологии связан с действием антропогенных факторов. К этим факторам организмы часто не имеют приспособительных реакций в силу специфичности их действия либо по той причине, что организмы с ними ранее не встречались, либо в результате того, что их действие превосходит приспособительные возможности организмов. Многие из этих факторов, кроме того, выступают как вредные. Их относят к группе **ксенобиотиков** (*греч.* ксенокс — чужой). К последним относятся практически все загрязняющие вещества. В числе быстроизменяющихся факторов большое беспокойство в настоящее время вызывают изменение климата, обусловливаемое так называемым “тепличным, или парниковым эффектом”, изменение водных экосистем в результате преобразования рек, мелиораций и т.п.

Интересна классификация факторов по направленности их действия. В этом отношении выделяют факторы, **действующие строго периодически** (смены времени суток, сезонов года, приливо-отливные явления и т.п.), **действующие без строгой периодичности, но повторяющиеся время от времени**. Сюда относятся погодные явления, наводнения, ураганы, землетрясения и т.п. Следующая группа — **действующие без строгой периодичности и, кроме того, неопределенно**. С факторами такого типа организмы в процессе своей эволюции могли и не встречаться. Сюда относятся антропогенные факторы, наиболее опасные для организмов и их сообществ. И последняя группа — **факторы направленного действия**, они обычно изменяются в одном направлении (потепление или похолодание климата, зарастание водоемов, заболачивание территорий и т.п.).

Из перечисленных групп факторов организмы легче всего адаптируются или адаптированы к тем, которые четко изменяются (строго периодические, направленные). Адаптационность к ним такова, что часто становится наследственно обусловленной. И если фактор меняет периодичность, то организм продолжает ее в течение некоторого времени сохранять, т.е. действовать в ритме так называемых “биологических часов”. Такое явление, в частности, имеет место при смене часовых поясов.

Некоторые трудности характерны для адаптаций к нерегулярно-периодическим факторам, но организмы нередко имеют механизмы предчувствия их возможности (землетрясения, ураганы, наводнения и т.п.) и в какой-то мере могут смягчать их отрицательные последствия. Наибольшие трудности для адаптаций представляют факторы, природа которых неопределенна, к ним организм, как правило, не готов, вид не встречался с такими явлениями и в процессе эволюции. Сюда относится группа антропогенных факторов. **В этом их основная специфика и антиэкологичность.** Только в отдельных случаях по отношению к таким факторам организмы могут использовать механизмы так называемых **преадаптаций, т.е. те адаптации, которые выработались по отношению к другим факторам.** Так, например, устойчивости растений к загрязнению воздуха в какой-то мере способствуют те структуры, которые благоприятны для повышения засухоустойчивости: усиленные покровные ткани листьев, наличие на них воскового налета, опушенности, меньшего количества устьиц и других структур, замедляющих процессы обмена веществ (метаболизм), а следовательно, и отравление организма. Это необходимо учитывать, в частности, при подборе ассортимента видов для выращивания в районах с высокой промышленной нагрузкой, для озеленения городов, промплощадок.

2. Некоторые общие закономерности действия факторов среды на организмы

В комплексе действия факторов можно выделить некоторые закономерности, которые являются в значительной мере универсальными (общими) по отношению к организмам. К таким закономерностям относится правило оптимума, правило взаимодействия факторов, правило лимитирующих факторов и некоторые другие.

Правило оптимума. В соответствии с этим правилом для организма или определенной стадии его развития имеется диапазон наиболее благоприятного (оптимального) значения. За пре-

делами зоны оптимума лежат зоны угнетения, переходящие в критические точки, за которыми существование организма невозможно (рис. 5). К зоне оптимума обычно приурочена максимальная плотность популяции. Зоны оптимума для различных организмов неодинаковы. Для одних они имеют значительный диапазон. Такие организмы относятся к группе эврибионтов (*греч.* эури — широкий; биос — жизнь). Организмы с узким диапазоном адаптаций к факторам называются стенобионтами (*греч.* стенос — узкий). Важно подчеркнуть, что зоны оптимума по отношению к различным факторам различаются, и поэтому организмы полностью проявляют свои потенциальные возможности в том случае, если существуют в условиях всего спектра факторов с оптимальными значениями.

Организмы эврибионты относят к группе с широкой эколо-

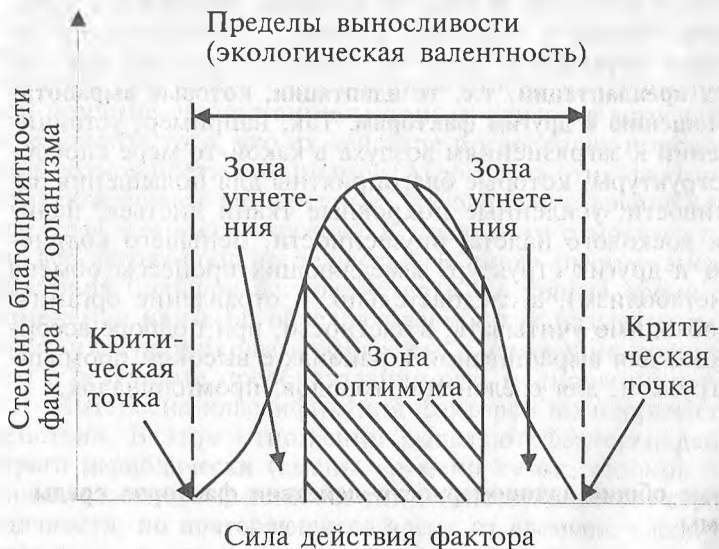


Рис. 5. Результаты действия фактора. “Правило оптимума”

гической валентностью, понимая под последней диапазон значений факторов между критическими точками. Синонимом термина валентность является толерантность (*лат.* толеранция — терпение), или пластичность (изменчивость). Эти характеристики зависят в значительной мере от среды, в которой обитают организмы. Если она относительно стабильна по своим свойствам (малы амплитуды колебаний отдельных факторов), в ней

больше стенобионтов (например, в водной среде), если динамична, например, наземно-воздушная, — в ней больше шансов на выживание имеют эврибионты. Зона оптимума (экологическая валентность) обычно шире у теплокровных организмов, чем у холоднокровных. Надо также иметь в виду, что экологическая валентность для одного и того же вида не остается одинаковой в различных условиях (например, на севере и юге) и, кроме того, в различные периоды жизни. Молодые и старческие организмы, как правило, требуют более кондиционированных (однородных) условий. Иногда эти требования весьма неоднозначны. Например, по отношению к температуре личинки насекомых обычно стенобионтны (стенотермны), в то время как куколки и взрослые особи могут относиться к эврибионтам (эвритермным).

Правило взаимодействия факторов. Сущность его заключается в том, что одни факторы могут усиливать или смягчать силу действия других факторов. Например, избыток тепла может в какой-то мере смягчаться пониженной влажностью воздуха, недостаток света для фотосинтеза растений — компенсироваться повышенным содержанием углекислого газа в воздухе и т.п. Из этого однако не следует, что факторы могут взаимозаменяться. Они не взаимозаменяемы.

Правило лимитирующих факторов. Сущность этого правила заключается в том, что фактор, находящийся в недостатке или избытке (вблизи критических точек), отрицательно влияет на организмы и, кроме того, ограничивает возможность проявления силы действия других факторов, в том числе и находящихся в оптимуме. Лимитирующие факторы обычно обуславливают границы распространения видов (популяций), их ареалы. От них зависит продуктивность организмов и сообществ. Поэтому крайне важно своевременно выявлять факторы минимального и избыточного значения, исключать возможности их проявления (например, для растений — сбалансированным внесением удобрений).

Человек своей деятельностью часто нарушает практически все из перечисленных закономерностей действия факторов. Особенно это относится к лимитирующим факторам (разрушение местообитаний, нарушение режима водного и минерального питания и т.п.).

Фотопериодизм. Под фотопериодизмом понимают реакцию организма на длину дня (светлого времени суток). При этом длина светового дня выступает и как условие роста и развития, и как фактор-сигнал для наступления каких-то фаз развития или поведения организмов. Применительно к растениям обычно выделяют организмы короткого и длинного дня. Растения короткого дня существуют в низких (южных) широтах, где при длинном периоде вегетации день остается относительно коротким. Рас-

тения длинного дня характерны для высоких (северных) широт, где при коротком вегетационном периоде день длиннее, чем в южных широтах, вплоть до круглосуточного. Перемещение растений из одних широт в другие без учета данного явления обычно не заканчивается успехом: растения ненормально развиваются, не вызревают.

Сигнальное свойство фотопериодизма выражается в том, что растительные и животные организмы обычно реагируют на длину дня своим поведением, физиологическими процессами. Например, сокращение продолжительности дня является сигналом для подготовки организмов к зиме. Для растений это повышение концентрации клеточного сока, листопад или подготовка к нему, запасание питательных веществ и т.п. Для животных — накопление жиров, смена кожного покрова, подготовка птиц к перелетам и т.п.

Другие факторы обычно в меньшей мере используются как сигналы (например, температура), поскольку они изменяются не с такой строгой закономерностью, как фотопериод, и могут провоцировать наступление каких-то фаз или явлений преждевременно или с запозданием. Хотя определенную корректировку в действие фотопериодизма они вносят.

Адаптации к ритмичности природных явлений. Наряду с длиной дня организмы эволюционно адаптировались к другим видам периодических явлений в природе. Прежде всего это относится к суточной и сезонной ритмике, приливо-отливным явлениям, ритмам, обуславливаемым солнечной активностью, лунными фазами и другими явлениями, повторяющимися со строгой периодичностью. Человек может нарушать эту ритмику через изменение среды, перемещением организмов в новые условия и другими действиями.

Ритмичность действия факторов среды, подверженная строгой периодичности, стала физиологически и наследственно обусловленной для многих организмов. Например, к суточной ритмике адаптирована активность многих животных организмов (интенсивность дыхания, частота сердцебиений, деятельность желез внутренней секреции и т.п.). Одни организмы очень стойко сохраняют эту ритмику, другие более пластичны. Например, отмечается, что черные крысы более стойки к суточной (или околосоточной) ритмике и поэтому меньше склонны к расселению, держатся определенных местообитаний; серые крысы более лобильны по ритмике, легче осваивают новые условия и поэтому являются практически космополитами.

Индивидуальны реакции отдельных людей на изменение суточной ритмики. Например, одни лица относительно легко переносят смену часовых поясов и требуют для адаптации в но-

вых условиях непродолжительного времени. Другие переносят такие смены болезненно и приспособляются к ним в течение более длительных периодов. Это явление представляет серьезную проблему с физиологической и медицинской точек зрения. В частности, при решении проблем ночных смен работы, пребывания в космосе, перелетах на значительные расстояния и т.п.

Поразительна адаптивность некоторых организмов к подобным природным ритмам. Например, приливо-отливные ритмы связаны с солнечными сутками (24 часа), лунными сутками (24 часа 50 минут). Кроме этого, в течение последних имеют место два прилива и два отлива, которые ежедневно смещаются на 50 минут. Сила приливов изменяется также в течение лунного месяца, равного 29,5 солнечным суткам, а приливы дважды в месяц (при новолунии и полнолунии) достигают максимальной величины. Некоторые организмы, обитающие в приливо-отливной зоне (литораль), адаптируются ко всем изменениям в поведении водной среды. Например, отдельные рыбы (атерина в Калифорнии) откладывают икринки на границе максимального прилива. К этому же периоду приурочен и выход мальков из икринок.

Многие из ритмов становятся наследственно обусловленными. Например, при перемещении некоторых животных в более северные районы они (животные) продолжают сохранять свою ритмику. В таких случаях нарушается правило приуроченности наиболее ответственных периодов в жизни (размножения) к более благоприятному времени. Так, австралийские страусы в условиях Аскании Нова (Украина) могут откладывать яйца на снег.

Нет оснований доказывать, что ритмичность деятельности организмов должна учитываться человеком при тех или иных изменениях среды и особенно при перемещениях или переселениях организмов, например, при интродукции (перемещении вида в новые условия за пределы его ареала).

IV. ЭКОСИСТЕМНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ОРГАНИЗМОВ

1. Связи организмов в экосистемах

Ни один организм в природе не существует вне связей с условиями внешней среды, представленными абиотическими факторами и другими организмами, то есть в составе экосистем. Эти связи — основное условие жизни организмов и их сообществ. Через них осуществляется образование цепей питания, регулирование численности организмов и их популяций, реализация механизмов устойчивости систем и другие явления. В процессе взаимосвязей происходит поглощение и рассеивание энергии и, в конечном счете, осуществляется круговорот веществ, а также важнейшие, особенно для современного периода, средообразующие, средоохраняющие и средостабилизирующие функции живого вещества, организованного в системы.

Подобные экосистемные связи обусловлены всем ходом эволюционного процесса. По этой причине и любое их нарушение не остается бесследным, требует длительного времени для восстановления. В связи с этим экологически обусловленное поведение человека в природе невозможно без знакомства с этими связями и последствиями их нарушения. Целесообразно выделять взаимосвязи и взаимоотношения организмов в природе (экосистемах) как различные понятия.

Взаимосвязи организмов. Взаимосвязи обычно классифицируются по “интересам”, на базе которых организмы строят свои отношения.

Самый распространенный тип связей базируется на интересах питания. Такие связи носят название **пищевых, или трофических** (греч. трофо — питание). В данный тип связей выделяется питание одного организма другим или продуктами его жизнедеятельности (например, экскрементами), питание сходной пищей (например, мертвым органическим веществом). Этим типом связей объединяются растения и насекомые, опыляющие их цветки. На базе трофических связей возникают цепи пита-

ния, включающие группы организмов, одни из которых питаются другими (подробнее об этом см. раздел IV.3).

Связи, основанные на использовании местообитаний, **носят название топических** (*греч.* тоπος — место). Например, топические связи возникают между животными и растениями, которые предоставляют им убежище или местообитание (насекомые, прячущиеся в расщелинах коры деревьев или живущие в гнездах птиц, растения, поселяющиеся на стволах деревьев (но не паразиты)). Не только трофическими, но и топическими отношениями связаны паразиты с организмами, на которых они паразитируют.

Следующий тип связей, которые носят название **форических** (*лат.* форас — наружу, вон), возникает в том случае, если одни организмы участвуют в распространении других или их зачатков (семян, плодов, спор). Животными это распространение может осуществляться как на наружных покровах, так и в пищеварительном тракте.

Выделяют также тип связей, которые носят название **фабрических** (*лат.* фабрикато — изготовление). Для него характерно использование одними организмами других или их продуктов жизнедеятельности, частей (например, растений, перьевого покрова, шерсти, пуха) для постройки гнезд, убежищ и т.п.

Взаимоотношения организмов. Данная классификация строится по принципу влияния, которое оказывают одни организмы на другие в процессе взаимных контактов. Эти взаимоотношения можно обозначить математическими значками “+”, “—”, “0” (положительно, отрицательно, нейтрально).

Если взаимоотношения обоим партнерам выгодны, они обозначаются значками (+,+) и носят название **симбиоза** или **мутуализма**. Степень этих связей различна. В ряде случаев организмы настолько тесно связаны, что функционируют как единый организм. Например, лишайники, представляющие симбиоз гриба и водоросли. Водоросль поставяет грибу продукты фотосинтеза, а гриб для водоросли является поставщиком минеральных веществ и, кроме того, субстратом, на котором она живет. В то же время сожительство грибов с корнями растений (микориза) носит хотя и взаимовыгодные, но не в такой степени тесные взаимоотношения. Тип взаимовыгодных отношений широко распространен среди организмов. Сюда относятся и микроорганизмы, населяющие пищеварительный тракт животных, способствуя усвоению пищи; и, в ряде случаев, травоядные животные. Установлено, что исключение поедания травы животными может иметь следствием оскудение растительных сообществ, снижения ими продуктивности и устойчивости. Даже умеренное объедание листьев древесных растений насекомыми

или их гусеницами может быть положительным для растений и животных.

Взаимоотношения, которые положительны для одного вида и отрицательны для другого (+, —), характеризуются, как **хищничество** и **паразитизм**. Хищник и паразит обычно вырабатывают адаптации к использованию других организмов (их жертв и хозяев), а последние, в свою очередь, — приспособления, которые сохраняли бы им жизнь. Эти типы взаимоотношений обычно играют большую роль в регулировании численности организмов. Интенсивное размножение хищников и паразитов обычно имеет следствием уменьшение численности тех организмов, которыми они питаются (жертв и хозяев).

В свою очередь уменьшение численности жертв и хозяев подрывает кормовую базу хищников и паразитов, что ведет к сокращению их численности и т.д. В конечном счете имеет место обычно пульсирующая численность организмов, вступающих в такие типы взаимоотношений.

Хотя взаимоотношения типа хищничества и паразитизма сходны по результатам влияния на численность особей, они резко различаются по образу жизни и адаптациям. Во взаимоотношениях хищник — жертва оба организма постоянно совершенствуются: первый в плане успешности охоты, второй — в отношении самосохранения. И в том и в другом случае требуется быстрая реакция, высокая скорость передвижения, хорошее зрение, обоняние и т.п.

Во втором типе взаимоотношений у паразита адаптации идут по пути специализации структур на использование хозяина как источник пищи и “благоустроенное” местообитание. Результатом этого является упрощение многих органов (пищеварительный тракт, кожные покровы, органы передвижения, чувств и др.). Вместе с тем, поскольку жизнь паразита очень тесно связана с хозяином, он адаптирован на сохранение последнего, а также на выживание во внешней среде после смерти хозяина. Достигается это за счет большого количества зачатков (семян, спор, цист и т.п.), обычно долго сохраняющихся в среде.

Адаптации хозяина направлены обычно на уменьшение вреда от паразита. Это проявляется в выработке активного иммунитета, заключении внутренних паразитов в различного вида капсулы (галлы, цистидии и т.п.).

В ряде случаев адаптации паразитов и хозяев приводят к их взаимовыгодным отношениям типа симбиоза. Есть основание полагать, что в большинстве случаев симбиоз (мутуализм) вырос из паразитизма.

Взаимоотношения, невыгодные обоим партнерам (—, —), носят название **конкуренции**. Последняя тем сильнее, чем ближе

потребности организмов к фактору или условию, за которые они конкурируют. В этом отношении наиболее близки интересы организмов одного вида, и, следовательно, внутривидовая конкуренция рассматривается как более острая по сравнению с межвидовой. Однако данное положение противоречит тому факту, что практически все механизмы существования вида направлены на его выживание. Такое противоречие решается тем, что на внутривидовом уровне есть механизмы, которые позволяют снять остроту конкурентной борьбы, в том числе жертвуя частью особей (см. разд. V.2). Конкуренция и взаимоотношения типа хищник — жертва являются основными в совершенствовании видов, в то время как взаимоотношения типа мутуализма (симбиоза) способствуют оптимизации жизненных процессов, более полному освоению среды.

Менее распространенным типом взаимоотношений является **комменсализм** (*франц.* комменсал — сотрапезник) — отношения положительные для одного и безразличные для другого партнера (+,0), его иногда делят на нахлебничество, когда один организм поедает остатки пищи со “стола” другого (крупного) организма (например, акулы и сопровождающие их мелкие рыбы; львы и гиены) и квартиранство, или синойкийю (*греч.* синойкос — сожительство), когда одни организмы используют другие, как “квартиру”, убежище. Например, молодь некоторых морских рыб прячется под зонтик из щупалец медуз, или некоторые насекомые живут в норах животных, гнездах птиц, используя их только для укрытия.

Не часто встречается также **аменсализм** (*лат.* аменс — безрассудный, безумный) — отрицательный для одного организма и безразличный для другого (—, 0). Например, светолюбивое растение, попавшее под полог леса. Отношения, при которых организмы, занимая сходные местообитания, практически не оказывают влияния друг на друга, носят название **нейтрализма** (0,0). Например, белки и лоси в лесу.

2. Экологическая ниша

Для понимания различного вида существующих связей в экосистемах и обусловленности механизмов их функционирования важно познакомиться с одним из основополагающих понятий экологии — экологической нишей.

Каждый вид или его части (популяции, группировки различного ранга) занимают определенное место в окружающей их среде. Например, определенный вид животного не может про-

извольно менять пищевой рацион или время питания, место размножения, убежища и т.п. Для растений подобная обусловленность условий выражается, например, через светолюбие или тенелюбие, место в вертикальном расчленении сообщества (приуроченность к определенному ярусу), время наиболее активной вегетации. Например, под пологом леса одни растения успевают закончить основной жизненный цикл, завершающийся созреванием семян, до распускания листьев древесного полога (весенние эфемеры). В более позднее время их место занимают другие, более теневыносливые растения. Особая группа растений способна на быстрый захват свободного пространства (растения-пионеры), но отличается низкой конкурентной способностью и поэтому быстро уступает свое место другим (более конкурентоспособным) видам.

Приведенные примеры иллюстрируют экологическую нишу или отдельные ее элементы. Под экологической нишей понимают обычно место организма в природе и весь образ его жизнедеятельности или, как говорят, жизненный статус, включающий отношение к факторам среды, видам пищи, времени и способам питания, местам размножения, укрытий и т.п. Это понятие значительно объемнее и содержательнее понятия "местообитание". Американский эколог Одум образно местообитание назвал "адресом" организма (вида), а экологическую нишу — его "профессией". На одном местообитании живет, как правило, большое количество организмов разных видов. Например, смешанный лес — это местообитание для сотен видов растений и животных, но у каждого из них своя и только одна "профессия" — экологическая ниша. Так, сходное местообитание, как отмечалось выше, в лесу занимают лось и белка. Но ниши их совершенно разные: белка живет в основном в кронах деревьев, питается семенами и плодами, там же размножается и т.п. Весь жизненный цикл лося связан с подпологовым пространством: питание зелеными растениями или их частями, размножение и укрытие в зарослях и т.п.

Если организмы занимают разные экологические ниши, они не вступают обычно в конкурентные отношения, сферы их деятельности и влияния разделены. В таком случае отношения рассматриваются как нейтральные.

Вместе с тем в каждой экосистеме имеются виды, которые претендуют на одну и ту же нишу или ее элементы (пищу, укрытия и пр.). В таком случае неизбежна конкуренция, борьба за обладание нишей. Эволюционно взаимоотношения сложились так, что виды со сходными требованиями к среде не могут длительно существовать совместно. Эта закономерность не без исключений, но она настолько объективна, что сформулирована в

виде положения, которое получило название “правило конкурентного исключения”. Автор этого правила эколог Г. Ф. Гаузе. Звучит оно так: если два вида со сходными требованиями к среде (питанию, поведению, местам размножения и т.п.) вступают в конкурентные отношения, то один из них должен погибнуть либо изменить свой образ жизни и занять новую экологическую нишу. Иногда, например, чтобы снять острые конкурентные отношения, одному организму (животному) достаточно изменить время питания, не меняя самого вида пищи (если конкуренция возникает на почве пищевых отношений), или найти новое местообитание (если конкуренция имеет место на почве данного фактора) и т.п.

Из других свойств экологических ниш отметим, что организм (вид) может их менять на протяжении своего жизненного цикла. Наиболее яркий пример в этом отношении — насекомые. Так, экологическая ниша личинок майского жука связана с почвой, питанием корневыми системами растений. В то же время экологическая ниша жуков связана с наземной средой, питанием зелеными частями растений.

Сообщества (биоценозы, экосистемы) формируются по принципу заполнения экологических ниш. В природном сформировавшемся сообществе обычно все ниши заняты. Именно в такие сообщества, например, в долгосуществующие (коренные) леса, очень мала вероятность внедрения новых видов. В то же время следует иметь в виду, что занятость экологических ниш в определенной мере понятие относительное. Все ниши обычно освоены теми организмами, которые характерны для данного региона. Но, если организм приходит извне (например, заносится семена или другие зачатки) случайно или преднамеренно, например, в результате внедрения человеком новых видов (интродукция, акклиматизация), то он может найти для себя свободную нишу в связи с тем, что на нее не было претендентов из набора существующих видов. В таком случае обычно неизбежно быстрое увеличение численности (вспышка) вида-пришельца, поскольку он находит крайне благоприятные условия (свободную нишу) и, в частности, не имеет врагов (хищников, паразитов или других организмов, которые им питаются). Такие явления не единичны. Например, размножение кроликов, завезенных в Австралию; перемещение ондатры из Азии в Европейскую часть; интенсивное продвижение колорадского жука в новые районы.

С экологическими нишами в значительной мере связаны жизненные формы организмов. К последним относят группы видов, часто систематически далеко стоящие, но выработавшие одинаковые морфологические адаптации в результате существо-

вания в сходных условиях. Например, сходством жизненных форм характеризуются дельфины (млекопитающие) и интенсивно передвигающиеся в водной среде хищные рыбы. В условиях степей сходными жизненными формами представлены тушканчики и кенгуру (прыгуны). В растительном мире отдельными жизненными формами представлены многочисленные виды деревьев, занимающие в качестве ниши верхний ярус, кустарники, существующие под пологом леса, и травы — в напочвенном покрове.

3. Организация (структура) экосистем

Рассмотренные выше взаимосвязи организмов и другие вопросы организации живого вещества позволяют дать более полное определение экосистемы. **Это единый природный или природно-антропогенный комплекс, который выступает как функциональное целое и образован живыми организмами и средой обитания.**

Для того чтобы экосистема функционировала (существовала) неограниченно долго, она должна обладать свойствами связывания и высвобождения энергии, а также круговоротом веществ. Экосистема, кроме этого, должна иметь механизмы, позволяющие противостоять внешним воздействиям (возмущениям, помехам), гасить их. Для раскрытия этих механизмов познакомимся с различными видами структур и другими характеристиками (свойствами) экосистем.

Блоковая модель экосистемы. Любая экосистема состоит из двух блоков. Один из них представлен комплексом взаимосвязанных живых организмов — биоценозом, а второй — факторами среды — биотопом или экотопом. В таком случае можно записать: экосистема = биоценоз + биотоп (экотоп). В. Н. Сукачев блоковую модель в ранге биогеоценоза представлял следующей схемой (рис. 6).

Рис. 6. позволяет вернуться к рассмотрению отличий, характерных для понятий “экосистема” и “биогеоценоз”. Биогеоценоз, в соответствии с определением автора термина — В. Н. Сукачева — включает все представленные на рисунке блоки и их звенья. Он не мыслим без основного звена — фитоценоза, или растительного сообщества. В то же время экосистема может быть и без растительного сообщества, а также и почв (например, труп животного, ствол дерева в стадиях разложения и населенности различными организмами). С этим связан и временной фактор существования характеризуемых систем. Биогеоценоз во всех

случаях потенциально бессмертен, поскольку он все время пополняется энергией за счет растительных (фото- или хемосинтезирующих) организмов.

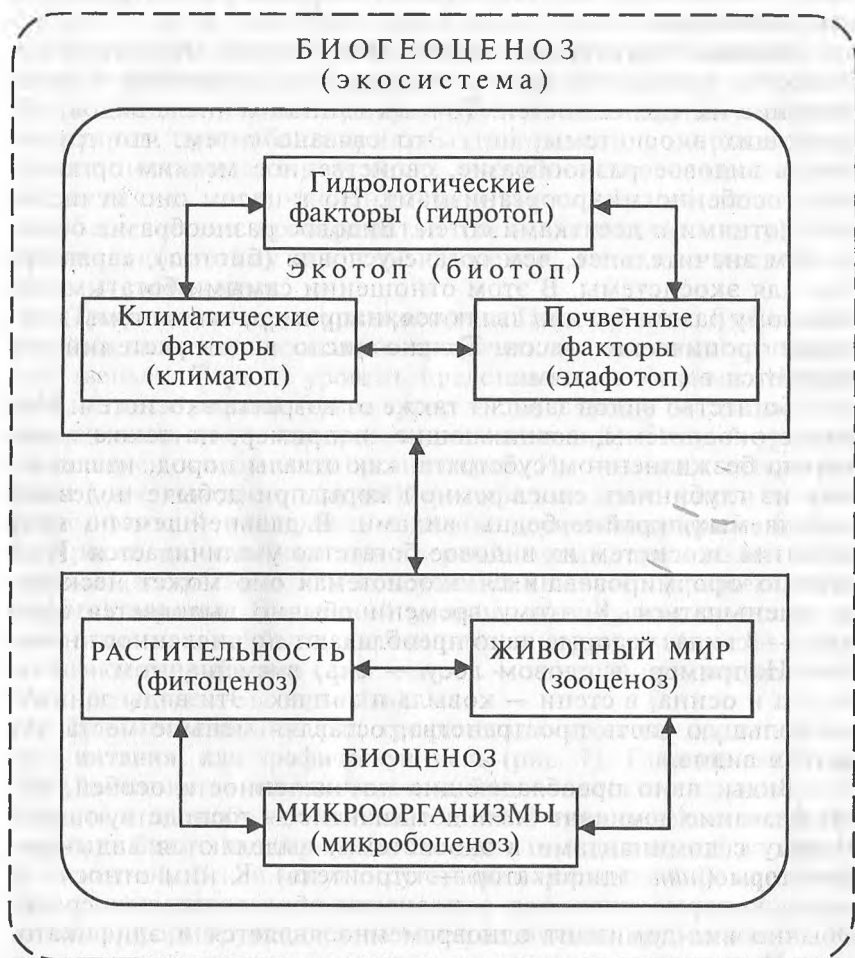


Рис. 6. Схема биогеноценоза (экосистемы) по В. Н. Сукачеву

Существование экосистемы без растений заканчивается одновременно с высвобождением в процессе круговорота веществ всей накопленной энергии. Еще раз напомним, что любой биогеноценоз может быть назван экосистемой, в то время

как не каждая экосистема может быть названа биогеоценозом, если руководствоваться тем содержанием, которое вкладывал в понятие "биогеоценоз" его автор — В. Н. Сукачев. Надо вместе с тем иметь в виду, что в настоящее время термины "экосистема" и "биогеоценоз" нередко рассматриваются как синонимы.

Видовая структура экосистем. Под видовой структурой понимается количество видов, образующих экосистему и соотношение их численностей. Точных данных о числе видов, образующих экосистему, нет. Это связано с тем, что трудно учесть видовое разнообразие, свойственное мелким организмам (особенно микроорганизмам). Но в целом оно исчисляется сотнями и десятками сотен. Видовое разнообразие обычно тем значительнее, чем богаче условия (биотоп), характерные для экосистемы. В этом отношении самыми богатыми по видовому разнообразию являются, например, экосистемы дождевых тропических лесов. Только число видов растений исчисляется в них сотнями.

Богатство видов зависит также от возраста экосистем. Молодые экосистемы, возникающие, например, на таком изначально безжизненном субстрате, как отвалы пород, извлекаемых из глубинных слоев земной коры при добыче полезных ископаемых, крайне бедны видами. В дальнейшем по мере развития экосистем их видовое богатство увеличивается. Но в хорошо сформировавшихся экосистемах оно может несколько уменьшаться. К этому времени обычно выделяется один или 2—3 вида, которые явно преобладают по численности особей. Например, в еловом лесу — ель, в смешанном — ель, береза и осина, в степи — ковыль и типчак. Эти виды занимают большую часть пространства, оставляя меньше места для других видов.

Виды, явно преобладающие по численности особей, носят название **доминант** (лат. доминантис — господствующий). Наряду с доминантами в экосистемах выделяются виды-**эдификаторы** (лат. эдификатор — строитель). К ним относят те виды, которые являются основными образователями среды. Обычно вид-доминант одновременно является и эдификатором. Например, ель в еловом лесу наряду с доминантностью обладает высокими эдификаторными свойствами. Они выражаются в ее способности сильно затенять почву, создавать кислую среду своими корневыми выделениями и при разложении мертвого органического вещества образовывать специфические для кислой среды подзолистые почвы. Вследствие высоких эдификаторных свойств ели под ее пологом могут жить только виды растений, которые способны мириться со

скудным освещением (теневыносливые и тенелюбивые). В то же время под пологом елового леса доминантой может быть, например, черника, но она не является существенным эдификатором.

Видовое разнообразие — очень важное свойство экосистем. С ним, как отмечалось выше, связана устойчивость систем к неблагоприятным факторам среды. Разнообразие обеспечивает как бы подстраховку, дублирование устойчивости. Вид, который присутствует в числе единичных экземпляров, при неблагоприятных условиях для широко представленного вида, в том числе и доминантного, может резко увеличить свою численность и таким образом заполнить освободившееся пространство (экологическую нишу), сохранив экосистему как единое целое, хотя и с несколькими иными свойствами.

Трофическая структура экосистем. Цепи питания. Любая экосистема включает несколько **трофических** (пищевых) уровней, или звеньев. Первый уровень представлен растениями. Их называют **автотрофами** (*греч.* аутоc — сам; трофо — пища) или **продуцентами** (*лат.* продуцента — создающий). Второй уровень представлен животными организмами. Их называют **гетеротрофами** (*греч.* геторос — другой), фитофагами (*греч.* фитон — растение, фагос — пожирающий) или **консументами первого порядка**. Третий уровень (иногда четвертый, пятый) представлен хищниками (зоофагами) или **консументами второго (третьего, четвертого) порядка**. Последний уровень в основном представлен организмами и грибами, питающимися мертвым веществом. Их называют **сапрофагами** (*греч.* сапрос — гнилой) или **редуцентами** (*лат.* редуцере — возвращать).

Взаимосвязанный ряд трофических уровней представляет **цепь питания, или трофическую цепь** (рис. 7). Главное свойство цепи питания — осуществление биологического круговорота веществ и высвобождение запасенной в органическом веществе энергии. Важно подчеркнуть, что цепь питания не всегда может быть полной. В ней могут отсутствовать растения (продуценты). Такая цепь питания характерна, как отмечалось выше, для сообществ, формирующихся на базе разложения трупов животных или растительных остатков, например, накапливающихся в лесах на почве (лесной подстилки).

В цепи питания очень часто отсутствуют или представлены небольшим количеством животные (гетеротрофы). Например, в лесах отмирающие растения или их части (ветви, листья и др.) сразу включаются в звено редуцентов, которые разлагают органическое вещество до исходных минеральных веществ и углекислоты, завершая круговорот.

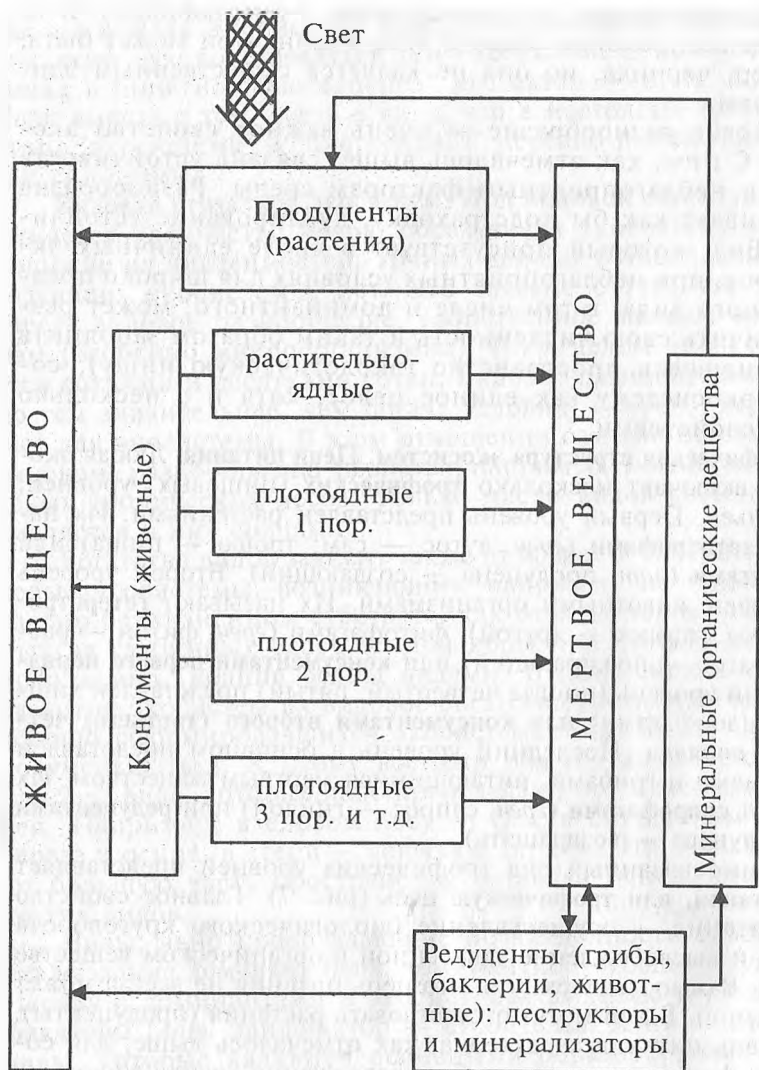


Рис. 7. Функциональная структура экосистемы (цепь питания) и круговорот вещества в ней

Исходя из положения: разнообразие — синоним устойчивости, можно заключить, что экосистемы с более длинными цепями питания характеризуются повышенной надежностью и более интенсивным круговоротом веществ.

4. Энергетика экосистем

Живые организмы, входящие в экосистемы, для своего существования должны постоянно пополнять и расходовать энергию. Растения, как известно, способны запастись энергией в химических связях в процессе фотосинтеза или хемосинтеза. При фотосинтезе связывается только энергия с определенными длинами волн — 380—710 нм. Эту энергию называют фотосинтетически активной радиацией (ФАР). Она по длинам волн близка к видимой части спектра. На эту радиацию обычно приходится около 40% общей солнечной радиации, достигающей земной поверхности. Остальная часть спектра относится либо к более короткой (ультрафиолетовой), либо к более длинной (инфракрасной) радиации. С последней обычно связан тепловой эффект.

Растения в процессе фотосинтеза связывают лишь небольшую часть солнечной радиации. Даже по отношению к фотосинтетически активной — это в среднем для Земного шара менее 1%. Только наиболее продуктивные экосистемы, такие, как плантации сахарного тростника, тропические леса, посеvy кукурузы в оптимальных условиях могут связывать до 3—5% ФАР. В опытах с кондиционированными условиями по всем факторам среды за короткие периоды времени удавалось достичь эффективности фотосинтеза по усвоению солнечной энергии порядка 8—10% ФАР.

Растения являются первичными поставщиками энергии для всех других организмов в цепях питания. Существуют определенные закономерности перехода энергии с одного трофического уровня на другой вместе с потребляемой пищей. Основная часть энергии, усвоенной консументом с пищей, расходуется на его жизнеобеспечение (движение, поддержание температуры тела и т.п.). Эту часть энергии рассматривают как траты на дыхание, с которым в конечном счете связаны все возможности ее высвобождения из химических связей органического вещества. Часть энергии переходит в тело организма потребителя, увеличивая его массу. Некоторая доля пищи не усваивается организмом, а следовательно, из нее не высвобождается и энергия. В последующем она высвобождается из экскрементов, но другими организмами, которые потребляют их в пищу.

Количество энергии, расходуемой организмами на различные цели, неоднозначно. В периоды интенсивной жизнедеятельности взрослого организма в теле его может совершенно не фиксироваться энергия. Наоборот, траты ее в ряде случаев превышают поступление (организм теряет вес). В то же время в

периоды интенсивного роста организмов, особенно в периоды размножения (беременности), в теле фиксируется значительное количество энергии.

Выделение энергии с экскрементами у плотоядных животных (например, хищников) невелико, у травоядных оно более значительно, а гусеницы некоторых насекомых, питающиеся растениями, выделяют с экскрементами до 70% энергии. Однако при всем разнообразии расходов энергии в среднем максимальны траты на дыхание, которые в сумме с неусвоенной пищей составляют около 90% от потребленной. Поэтому переход энергии с одного трофического уровня на другой в среднем принимается близким к 10% от энергии, потребленной с пищей. Эта закономерность рассматривается обычно как **“правило десяти процентов”**.

Данное правило надо оценивать как относительное, ориентировочное. Вместе с тем из него следует, что цепь питания имеет ограниченное количество уровней, обычно не более 4—5. Пройдя через них, практически вся энергия оказывается рассеянной.

Закономерности потока и рассеивания энергии имеют важные в практическом отношении следствия. Во-первых, с энергетической точки зрения крайне нецелесообразно потребление животной продукции, особенно с высоких уровней цепей питания. Образование этой продукции связано с большими потерями (рассеиванием) энергии. Особенно велики потери энергии при переходе с первого трофического уровня на второй, от растений к травоядным животным.

Часто в экологической литературе рассматривается в качестве примера цепь питания: люцерна — телята — мальчик. Показано, что если бы мальчик весом 48 кг питался только телятиной, то за год ему потребовалось бы для обеспечения жизнедеятельности 4,5 теленка, для питания которых, в свою очередь, необходим урожай люцерны с площади 4 га весом 8211 кг. Такова энергетическая цена животной пищи.

Во-вторых, чтобы сократить вероятность дефицита продуктов питания для интенсивно возрастающей численности населения (по закономерности близкой к экспоненте), надо, чтобы в рационе людей больший удельный вес занимала растительная пища. Энергетически идеально — вегетарианство.

В-третьих, для увеличения КПД использования пищи при получении животноводческой продукции в условиях культурного хозяйства очень важно уменьшить основную статью нерационального расходования энергии — ее траты на дыхание. Это возможно за счет поддержания оптимального температурного режима в животноводческих помещениях, ограничения подвиж-

ности животных и, естественно, сбалансированности кормового рациона по различным элементам питания, а также применения различных биотехнических приемов (умеренные добавки стимуляторов роста, веществ, способствующих улучшению аппетита и т.п.).

Споры о допустимо возможной численности населения с точки зрения обеспечения питанием в значительной мере относительны, если они не учитывают, какой в среднем удельный вес в рационе отводится животной и растительной пище. Если исходить из рациона питания зажиточной части населения, потребляющей мяса 80—100 кг в год на одного человека, то явно невозможно обеспечение таким рационом современной численности населения Земли (около 5,5 млрд. человек). Если же исходить из необходимости обеспечения минимальных потребностей жизнедеятельности организма и при настоящем производстве продуктов питания, возможно исключить голод и, кроме того, прокормить на 2—3 миллиарда населения больше современного. Для этого требует решения вопрос более сбалансированного распределения продуктов питания. Переход на вегетарианство и тем более расширения ассортимента растений, используемых в пищу, может обеспечить жизнедеятельность (с энергетической точки зрения) количеству населения в 2—3 раза больше современной численности. Ясно, однако, что при этом останутся нерешенными многие медико-биологические проблемы здоровья и долголетия, а также допустимые пределы антропогенных нагрузок на экосистемы и биосферу в целом.

5. Продуктивность экосистем

Одно из важнейших свойств организмов, их популяций и экосистем в целом — способность создавать органическое вещество, которое называют продукцией. Образование продукции в единицу времени (час, сутки, год) на единице площади (метры квадратные, гектар) или объема (в водных экосистемах), выраженное в единицах массы (граммы, килограммы, тонны), характеризует продуктивность экосистем. Продукция и продуктивность могут определяться для экосистем в целом или для отдельных групп организмов (растений, животных, микроорганизмов) или видов.

Продукцию растений называют первичной, а животных — вторичной. Наряду с продукцией различают биомассу организма, групп организмов или экосистем в целом. Под ней понимают все живое вещество, которое содержится в экосистеме или ее

элементах вне зависимости от того, за какой период она образовалась и накопилась. Биомасса и продукция (продуктивность) обычно выражаются через абсолютно сухой вес.

Нетрудно понять, что величина биомассы экосистем или их звеньев во многом зависит не столько от их продуктивности, сколько от продолжительности жизни организмов и экосистем в целом. Например, большая биомасса характерна для лесных экосистем: в тропических лесах она достигает 800—1000 т/га, в лесах умеренной зоны — 300—400 т/га, а в травянистых сообществах обычно не выходит за пределы 3—5 т/га. В то же время лесные и травянистые (например, луговые) экосистемы в сходных условиях существования по продуктивности могут мало различаться или различаются в сторону большей продуктивности как лесных, так и травянистых сообществ.

Для экосистем, представленных однолетними организмами, их годовая продуктивность и биомасса практически совпадают. Вообще соотношение биомассы и годичной продукции экосистем можно выразить формулой:

$$B = \Sigma\Pi - \Sigma D,$$

где B — биомасса в данный момент времени, Π — годовая продукция, D — дыхание. Под последним применительно к экосистемам понимается вся сумма живого вещества, отчуждаемого на процессы разложения в результате гибели целых организмов (отпад) или их частей — сучьев, коры, листьев, наружных покровов (опад) и потребление гетеротрофами.

Экологические параметры продуктивности. Продукция и биомасса экосистем — это не только ресурс, используемый в пищу или в качестве различных видов сырья (техническое, топливо и т.п.). От этих показателей в прямой зависимости находится средообразующая и средостабилизирующая роль экосистем. Так, с продуктивностью растений и их сообществ тесно связана интенсивность поглощения углекислого газа и выделения кислорода. Для образования одной тонны растительной продукции (абсолютно сухой вес) обычно поглощается 1,5—1,8 т углекислого газа и выделяется 1,2—1,4 т кислорода. Биомасса, в том числе и мертвое органическое вещество, являются основными резервуарами концентрации углерода. На суше это практически единственный фактор вывода углекислого газа из процессов круговорота на длительное время. Часть этого органического вещества и вовсе исключается из круговорота или, как отмечал В. И. Вернадский, “уходит в геологию”.

Чаще всего в гумидных (влажных) районах фактором, прерывающим круговорот, выступает недостаток кислорода и кислая среда. Здесь основными очагами накопления органики яв-

ляются болота. На дне глубоких водоемов захоронение органического вещества также обуславливается недостатком кислорода или избытком ядовитых веществ (например, сероводорода). В крайне сухих (аридных) условиях круговорот прерывается чаще всего недостатком влаги.

В связи с тем, что дождевые тропические леса характеризуются максимальной продуктивностью (до 20—25 т/га/год) и биомассой (до 700—1000 т/га), их рассматривают как основные аккумуляторы углерода и обогащения атмосферы кислородом, называя “легкими планеты”. В северных лесах, как известно, продуктивность (6—10 т/га) и биомасса (300—400 т/га) значительно ниже. Однако на этом основании северным лесам никак нельзя отводить менее значительную роль в положительном балансе кислорода и углекислоты. Наоборот, их роль в этом отношении часто более значительна. Это связано с тем, что органическая масса тропических лесов в значительно большей степени включается в замкнутые циклы круговорота. И следовательно, большая интенсивность ассимиляции через некоторое время заканчивается большой интенсивностью процессов диссимиляции (разложения), сопровождающихся выделением углекислоты и поглощением кислорода. Тропические леса практически не накапливают мертвое органическое вещество (торф, детрит, подстилка и т.п.). Почвы этих лесов бедны гумусом и почти не содержат кальция.

В северных же (бореальных) лесах и других экосистемах (болотах) процессы консервирования органического вещества несравнимо значительнее. Такие явления особенно масштабны в равнинных условиях (типа Западной Сибири), в понижениях (типа полесий) и т.п. Учитывая сказанное, термин “легкие планеты” не в меньшей, а, пожалуй, в большей мере применим к северным, чем к приэкваториальным лесам.

Важно подчеркнуть еще одну особенность северных регионов. Только здесь сохранились до настоящего времени мало затронутые человеческой деятельностью экосистемы. В этом отношении резко выделяются Канада и Россия, где таких территорий, называемых экологическим пространством, сохранилось до 50—60%. В США к аналогичным лесам относят не более 5%, а во многих других странах эта цифра близка к нулю. Неудивительно, что экологические пространства привлекают пристальное внимание экологов в плане необходимости их сохранения для стабилизации биосферных процессов планеты в целом.

Есть еще один экологический аспект средообразующей и средоохранной роли биомассы сухопутных экосистем. В прямой зависимости от нее находится влияние на изменение метеорологических и других параметров биосферы. В частности, чем

значительнее биомасса, тем больше контакт ее с окружающей средой. Результатом этого являются, по крайней мере, два следствия.

Во-первых, высокая пылепоглощающая функция таких экосистем, особенно лесных. Так, суммарная поверхность лесных фитоценозов, первое место в которой принадлежит ассимиляционному аппарату (листья, хвоя), в 10—15 раз (в отдельных случаях и более) превышает площадь, занимаемую самим сообществом. Поэтому лесные фитоценозы способны поглощать и осаждать до 50—60 т/га/год пыли. Пылеулавливающая функция, кроме этого, в большей мере зависит от свойств поверхности листьев и других органов. Наибольшей пылеулавливающей способностью отличаются листья, покрытые волосками, морщинистые и т.п. В этом отношении положительно выделяются обычно буковые, ильмовые, вязовые фитоценозы. У хвойных лесов пылепоглотительная способность несколько меньше на единицу поверхности хвои, но компенсируется в значительной мере вечнозеленостью и большой общей поверхностью биомассы на гектаре площади фитоценоза (у ели в период кульминации роста до 15—20 т/га).

Во-вторых, наряду с пылевыми загрязнениями биомасса способствует очистке и от химических агентов. Это, кроме поверхностного осаждения, осуществляется в результате аккумуляции в органическом веществе с последующим включением в процессы круговорота (например, после листопада или отмирания отдельных растений). Конечно, эти процессы ведут к ослаблению организмов или ассимиляционного аппарата, укорачиванию продолжительности жизни растений в целом и другим отрицательным последствиям. Человек в какой-то мере в силах уменьшить ущерб от этих последствий. Например, подбором наиболее устойчивых к определенным воздействиям видов (прежде всего, обновляющих ассимиляционный аппарат ежегодно), оптимизацией условий питания и т.п. Часто в зонах промышленных предприятий (на промплощадках) используется и искусственное дождевание для смыва веществ, препятствующих нормальному протеканию физиологических процессов, отравляющих организмы.

Особенно существенно с объемом биологической массы связана гидрологическая (водоохранная и водорегулирующая) роль экосистем. В этом отношении также выделяются лесные сообщества. Есть данные, что над лесами выпадает больше осадков, как в силу несколько повышенной влажности воздуха, замедления его движения вследствие “шероховатости” полога, так и в результате перевода поверхностных вод в подземные (следствие более высокой пористости почв, меньшего промерзания, замедленного снеготаяния и других причин).

В целом на питание грунтовых вод в условиях Московской области (средние данные за 7 лет) поступило за год 208 мм, или 2080 м³/га влаги под лиственным (береза, осина) лесом, 151 мм (1510 м³/га) под смешанным елово-лиственным лесом и только 107 мм (1070 м³/га) под травянистой растительностью лугового типа.

Продуктивность различных экосистем биосферы. До недавнего времени принималось за аксиому, что основной объем первичной продукции образуется в морях и океанах, на долю которых приходится около 70% поверхности Земного шара. Однако по последним данным, полученным в основном в результате осуществления Международной биологической программы (МБП), которая проводилась в 1964—1974 гг., было установлено, что основная масса первичной продукции образуется в экосистемах суши (около 115 млрд. тонн в год) и только около 55 млрд. тонн в год — в экосистемах Океана (табл. 2). Дело в том, что внутренние воды океана, расположенные за пределами прибрежной (шельфовой) зоны, по продуктивности близки к пустыням наземных экосистем (10—120 г/м² за год первичной продукции). Для сравнения отметим, что продуктивность лесов тайги равна 700—800, а влажных тропических лесов — 200—220 г/м².

Таблица 2

**Продуктивность и биомасса экосистем материков и океанов
Земного шара (Уиттекер, 1980)**

Экосистемы	Пло- щадь, млн. км ²	Растения					Продукция животных, млрд.т	Биомасса животных, млрд.т
		продукция		биомасса		потре- бление живот- ными, млрд.т		
		т/га в год	глоба- льная, млрд. т/год	т/га	глоба- льная, млрд.т			
Континентов	149	7,73	115,0	123,0	1837,0	7,8	0,909	1,005
Океана	361	1,52	55,0	0,1	3,9	20,2	3,045	0,997
Всего	510	3,33	170,0	3,6	1841	28,0	3,934	2,002
Возделывае- мые земли	14	6,50	9,1	10,0	14	0,09	0,009	0,006

Второй вопрос, на который важно получить ответ: какие же экосистемы в пределах океана и суши являются наиболее продуктивными?

Еще В. И. Вернадский в свое время выделил очаги наибольшей концентрации жизни, назвав их пленками и сгущениями живого вещества. Под пленками живого вещества понимается

повышенное количество его на больших пространствах. В Океане обычно выделяют две пленки: **поверхностную, или планктонную, и донную, или бентосную**. Мощность поверхностной пленки обуславливается в основном эуфотической зоной, то есть тем слоем воды, в котором возможен фотосинтез. Она колеблется от нескольких десятков и сотен метров (в чистых водах) до нескольких сантиметров в загрязненных водах. Донная пленка образована в основном гетеротрофными экосистемами, и поэтому органическое вещество ее представлено вторичной продукцией, а количество его зависит в основном от поступления трупов организмов с поверхностной пленки.

В наземных экосистемах также выделяют две пленки живого вещества. **Приземная**, заключенная между поверхностью почвы и верхней границей растительного покрова, имеет толщину от нескольких сантиметров (пустыни, тундры, болота и др.) до нескольких десятков метров (леса). Вторая пленка — **почвенная**. Эта пленка наиболее насыщена жизнью, во всяком случае, богата организмами. На 1 м² почвенного слоя насчитывают миллионы насекомых, десятки и сотни дождевых червей и сотни миллионов микроорганизмов. Толщина данной пленки находится в прямой зависимости от мощности почвенного слоя и его богатства гумусом. В тундрах и пустынях это несколько сантиметров, на черноземах, особенно тучных, — до 2—3 метров.

Повышенные концентрации живого вещества в биосфере обычно приурочены к условиям так называемого **“краевого эффекта” или экотон**. Такой эффект возникает на стыках сред жизни или различных экосистем. В приведенных примерах для водных экосистем поверхностная пленка — это зона контакта атмосферы и водной среды, донная — водной толщи и донных отложений, почвенная — атмосферы и литосферы.

Примером повышенной продуктивности на стыках экосистем могут служить переходные экосистемы между лесом и полем (**“опушечный эффект”**), а в водных средах — экосистемы, возникающие на стыках впадения рек в моря, океаны и озера и т.п.

Этими же закономерностями во многом обуславливаются упоминавшиеся выше **локальные сгущения больших масс живого вещества** (наиболее высокопродуктивные экосистемы). Обычно в Океане выделяют следующие сгущения живого вещества: 1. **Прибрежные**. Они располагаются на контакте водной и наземно-воздушной среды. Особенно высокопродуктивны экосистемы в местах впадения рек в моря и океаны (эстуарии). Протяженность этих сгущений тем значительнее, чем больше вынос реками органических и минеральных веществ с суши. 2. **Коралловые рифы**. Высокая продуктивность этих экосистем связана

прежде всего с благоприятным температурным режимом, фильтрационным типом питания многих организмов, видовым богатством сообществ, симбиотическими связями и другими факторами. 3. **Саргассовые сгущения.** Создаются большими массами плавающих водорослей, чаще всего саргассовых (в Саргассовом море) и филлофорных (в Черном море). 4. **Апвеллинговые.** Эти сгущения приурочены к районам Океана, где имеет место восходящее движение водных масс от дна к поверхности (апвеллинг). Они несут много донных органических и минеральных отложений и в результате активного перемешивания хорошо обеспечены кислородом. Эти высокопродуктивные экосистемы являются одним из основных районов промысла рыб и других морепродуктов. 5. **Рифтовые глубоководные (абиссальные) сгущения.** Открыты эти экосистемы только в 70-х годах настоящего столетия. Они уникальны по своей природе: существуют на больших глубинах (2—3 тыс. метров), первичная продукция в них образуется только в результате процессов хемосинтеза за счет высвобождения энергии из сернистых соединений, поступающих из разломов дна (рифтов). Высокая продуктивность здесь обязана прежде всего благоприятным температурным условиям, поскольку разломы одновременно являются очагами выхода из недр подогретых (термальных) вод. Это единственные экосистемы, не использующие солнечную энергию. Они живут за счет энергии недр Земли.

На суше к наиболее высокопродуктивным экосистемам (сгущениям живого вещества) относят: 1) **экосистемы берегов морей и океанов в районах, хорошо обеспеченных теплом;** 2) **экосистемы пойм рек, периодически заливаемые водами рек,** которые откладывают ил, а вместе с ним органические и биогенные вещества; 3) **экосистемы небольших внутренних водоемов, богатые питательными веществами,** а также 4) **экосистемы тропических лесов.** Продуктивность других экосистем видна из табл. 3.

Что касается вторичной (животной) продукции, то она заметно выше в Океане, чем в наземных экосистемах. Это связано с тем, что на суше в звено консументов (травоядных) в среднем включается лишь около 10% первичной продукции, а в Океане — до 50%. Поэтому, несмотря на более низкую первичную продуктивность Океана, чем суши, по биомассе вторичной продукции эти экосистемы примерно равны (см. табл. 2).

В наземных экосистемах основную продукцию (до 50%) и особенно биомассу (около 90%) дают лесные экосистемы. Вместе с тем основная масса этой продукции поступает сразу в звено деструкторов и редуцентов. Для таких экосистем характерно преобладание **детритных цепей питания.** В травянистых экосис-

Таблица 3

Первичная и вторичная продуктивность основных экосистем Земного шара (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)

Экосистемы	Площадь, млн. км ²	Чистая первичная продукция, г/см ² в год		Общая чистая первичная продукция, млрд. т в год	Продуктивность животных, млн. т/год
		крайние значения	средняя		
Материковые экосистемы (в целом)	149	0—3500	773	115	909
в том числе:					
Влажные тропические леса	17	1000—3500	2200	37,4	260
Вечнозеленые леса умеренного пояса	5	600—2500	1300	6,5	26
Листопадные леса умеренного пояса	7	600—2500	1200	8,4	42
Тайга	12	400—2000	800	9,6	38
Саванна	15	200—2000	900	13,5	300
Тундры и высокогорья	8	10—400	140	1,1	3
Пустыни и полупустыни	18	10—250	90	1,6	7
Болота мангровые и низинные	2	800—3500	2000	4,0	32
Озера и водотоки	2	100—1500	250	0,5	10
Культивируемые земли	14	100—3500	650	9,1	9
Морские экосистемы (в целом)	361	2—2400	152	55,0	3025
в том числе:					
Открытый океан	332	2—400	125	41,5	2500
Апвеллинги	0,4	400—1000	500	0,2	11
Континентальный шельф	26	200—600	360	9,6	430
Заросли водорослей и рифы	0,6	500—4000	2500	1,6	36
Эстуарии	1,4	200—3500	1500	2,1	48
Средняя общая продуктивность в биосфере	510	0—4000	333	170,0	3934

темах (луга, степи, прерии, саванны), как и в Океане, значительно большая часть первичной продукции отчуждается фитофагами (травоядными животными). Такие цепи носят название **пастбищных, или цепей выедания**.

Человек должен стремиться прежде всего сохранить высокопродуктивные экосистемы. Они представляют как бы основной каркас биосферы, и его разрушение связано с наиболее значительными отрицательными последствиями.

6. Экологические пирамиды

Если количество энергии, продукции, биомасс или численности организмов на каждом трофическом уровне изображать в виде прямоугольников в одном и том же масштабе, то их распределение будет иметь вид пирамид.

Правило пирамид энергии можно сформулировать следующим образом: **количество энергии, содержащейся в организмах на любом последующем трофическом уровне цепи питания, меньше ее значений на предыдущем уровне** (рис. 8).

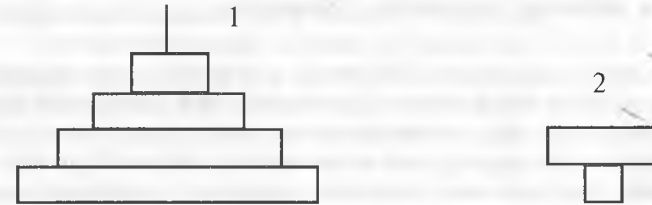


Рис. 8. Пирамиды продукции, энергии (биомасс для экосистем суши) — 1 и биомасс для экосистем Океана — 2.

Количество продукции, образующейся в единицу времени на разных трофических уровнях, подчиняется тому же правилу, которое характерно для энергии: на каждом последующем уровне количество продукции меньше, чем на предыдущем (рис. 8). Более того, суммарное количество вторичной продукции (как и содержащейся в ней энергии), образующейся на разных трофических уровнях, меньше первичной продукции. Эта закономерность абсолютна и легко объясняется исходя из правила передачи энергии в цепях питания. Следует также иметь в виду, что различия в количестве энергии, содержащейся в единице веса (объема) отдельных видов продукции, невелики: 1 г животной продукции содержит в среднем около 6—7 ккал энергии, а растительной — 4—5 ккал.

Пирамиды биомасс сходны с таковыми для энергии и продукции, но только для сухопутных экосистем. Для водных экосистем закономерности соотношения биомасс на различных трофических уровнях имеют свою специфику. Здесь пирамида биомасс как бы перевернута (рис. 8), то есть биомасса животных, потребляющих растительную продукцию, больше биомассы растительных организмов. **Причина этого — резкие различия в продолжительности жизни организмов сравнимых уровней.** Первый уровень (продуценты) представлен в основном фитопланктоном с крайне коротким периодом жизни (несколько дней или часов), второй — более долгоживущими организмами — зоопланктоном или другими, питающимися фитопланктоном животными (рыбы, моллюски, киты и т.п.). Они накапливают биомассу годами и десятилетиями.

Пирамида чисел свидетельствует, что количество организмов, как правило, уменьшается от основания к вершине. Это правило не абсолютно и применимо в основном к цепям питания, не включающим редуцентов.

7. Динамика и развитие экосистем. Сукцессии

Любая экосистема, приспосабливаясь к изменениям внешней среды, находится в состоянии динамики. Эта динамика может касаться как отдельных звеньев экосистем (организмов, популяций, трофических групп), так и системы в целом. При этом динамика может быть связана, с одной стороны, с адаптациями к факторам, которые являются внешними по отношению к экосистеме, а с другой — к факторам, которые создает и изменяет сама экосистема.

Самый простой тип динамики — суточный. Он связан с изменениями в фотосинтезе и транспирации (испарении воды) растений. В еще большей мере эти изменения связаны с поведением животного населения. Одни из них более активны днем, другие — в сумерки, третьи — ночью. Аналогичные примеры можно привести по отношению к сезонным явлениям, с которыми еще больше связана активность жизнедеятельности организмов.

Не остаются неизменными экосистемы и в многолетнем ряду. Если в качестве примера взять лес или луг, то не трудно заметить, что в разные годы этим экосистемам свойственны свои особенности. В одни годы мы можем наблюдать увеличение численности одних видов (на лугах, например, бывают “клеверные годы”, годы с резким увеличением злаков и других видов или групп видов). Из этого следует, что каждый вид индивидуален

по своим требованиям к среде, и ее изменения для одних видов благоприятны, а на другие, наоборот, оказывают угнетающее влияние. Сказывается также и периодичность в интенсивности размножения.

Эти изменения в одних случаях могут в какой-то мере повторяться, в других же имеют место изменения, которые на фоне периодически повторяющейся динамики имеют однонаправленный, поступательный характер и обуславливают развитие экосистемы в определенном направлении.

Периодически повторяющаяся динамику называют **циклическими изменениями**, или **флуктуациями**, а направленную динамику именуют **поступательной или развитием экосистем**. Для последнего вида динамики характерным является либо внедрение в экосистемы новых видов, либо смена одних видов другими. В конечном же счете происходят смены биоценозов и экосистем в целом. Этот процесс называют **сукцессией** (лат. сукцессия — преемственность, наследование).

Если сукцессия обуславливается в основном внешними по отношению к экосистеме факторами, то такие смены называют **экзогенетическими**, или **экзодинамическими** (греч. экзо — снаружи), если внутренними факторами — **эндогенетическими**, или **эндодинамическими** (греч. эндон — внутри).

Экзогенетические смены (сукцессии) могут быть вызваны изменением климата в одном направлении, например, в сторону потепления или похолодания, иссушением почв, например, в результате осушения или понижения уровня грунтовых вод по другим причинам. Такие смены могут длиться столетиями и тысячелетиями и их называют **вековыми сукцессиями**.

Ход эндодинамических сукцессий рассмотрим на примере наземных экосистем. Если взять участок земной поверхности, например, заброшенные пахотные земли в различных географических районах (в лесной, степной зонах либо среди тропических лесов и т.п.), то для всех этих объектов будут характерны как общие, так и специфические изменения в экосистемах.

В качестве общих закономерностей будет иметь место заселение живыми организмами, увеличение их видового разнообразия, постепенное обогащение почвы органическим веществом, возрастание их плодородия, усиление связей между различными видами или трофическими группами организмов, уменьшение числа свободных экологических ниш, постепенное формирование все более сложных биоценозов и экосистем, повышение их продуктивности. Более мелкие виды организмов, особенно растительных, при этом, как правило, сменяются более крупными, интенсифицируются процессы круговорота веществ и т.п. В каждом случае при этом можно выделить **последовательные стадии**

сукцессий, под которыми понимается смена одних экосистем другими, а сукцессионные ряды заканчиваются относительно мало изменяющимися экосистемами. Их называют климаксными (*греч.* климакс — лестница), **коренными, или узловыми.**

Специфические закономерности сукцессий заключаются прежде всего в том, что каждой из них, как и каждой стадии, присущ тот набор видов, которые, во-первых, характерны для данного региона, а, во-вторых, наиболее приспособлены к той или иной стадии развития сукцессионного ряда. Различными будут и завершающие (климаксные) сообщества (экосистемы).

Американский эколог Клементс, наиболее полно разработавший учение о сукцессиях, считает, что в любом обширном географическом районе, который по масштабам можно примерно приравнять к природной зоне (лесная, степная, пустынная и т.п.), каждый ряд завершается одной и той же климаксной экосистемой (**моноклимаксом**). Такой климакс был назван климатическим. Это, однако, не значит, что для любого участка географической зоны (моноклимакса) характерен один и тот же набор видов. Видовой состав климаксных экосистем может существенно различаться. Общим является лишь то, что эти экосистемы объединяет сходство видов-эдификаторов, то есть тех, **которые в наибольшей мере создают среду обитания.** Например, для степных экосистем эдификаторами являются плотнокустовые злаки (ковыль и типчак). Для тропических лесов в качестве эдификаторов выступает большое количество древесных видов, создающих сильное затенение для других видов своим пологом.

Для лесной зоны северных и срединных регионов Евразии основными эдификаторами выступают ель или пихта. Они из набора всех древесных видов в наибольшей степени изменяют условия местопроизрастания: сильно затеняют подпологовое пространство, создают кислую среду почв и обуславливают процессы их оподзоливания (растворение и вымывание из приповерхностного слоя практически всех минералов, кроме кварца). С этими эдификаторами уживаются только те древесные виды, которые не отстают от них в росте и способны первыми захватить пространство. При сочетании таких условий возможно формирование климаксных смешанных елово-лиственных (пихтово-лиственных), чаще всего с березой и осиной, лесов. Последнее наиболее характерно для зоны смешанных лесов. Для таежной (более северной) зоны более типичны климаксные леса с явным преобладанием только эдификаторов (ель, пихта).

Однако прежде чем сформируется климаксное сообщество (экосистема), ему предшествует, как отмечалось выше, ряд промежуточных стадий или серий (рис. 9). Так, на исходно безжиз-

ненном субстрате здесь сначала появляются организмы-пионеры, например, корковые водоросли, накипные лишайники. Они несколько обогащают субстрат органическими и доступными для усвоения растениями веществами. За ними следуют отдельные травянистые растения, обычно способные быстро осваивать бедный субстрат. Эта стадия сменяется полукустарниками и кустарниками, а ей на смену приходят лиственные виды деревьев (чаще всего береза, осина, ива). Последние характеризуются быстрым ростом, но, отличаясь высоким светолюбием, быстро изреживаются (к 40—50-летнему возрасту). В результате этого под их пологом создаются условия для поселения теневыносливой ели, которая постепенно догоняет в росте стареющие лиственные виды деревьев и выходит в первый ярус. На данной стадии и образуется климаксное смешанное елово-лиственное сообщество или чисто еловый лес со свойственным им набором других видов растений и животных.

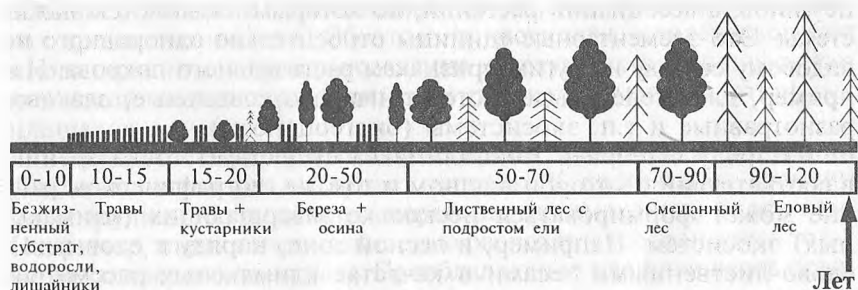


Рис. 9 Биогеоценологическая сукцессия на примере смен фитоценозов в южной тайге

Названия экосистем, биогеоценозов. Значительное разнообразие (богатство почв, увлажнение) в пределах формирования сходных климаксных сообществ обуславливает существенное различие продуктивности отдельных экосистем и сопутствующих эдификаторам видов растений и животных. Обычно степень бла-

гоприятности условий местопроизрастания оценивается либо по результатам прямого определения значений факторов, либо по растениям-индикаторам. Так, для лесной зоны кислица указывает на условия увлажнения, близкие к оптимальным, и значительное богатство почв питательными минеральными веществами; черника — на несколько избыточное увлажнение и некоторый дефицит элементов минерального питания; брусника — на дефицит увлажнения и почвенного плодородия; мхи (кукушкин лен и особенно сфагнум) — на чрезмерно избыточное увлажнение, дефицит минеральных веществ, недостаток кислорода для дыхания корней и наличие процессов торфообразования. Наряду с индикаторами меняется состав и других видов, произрастающих под пологом эдификаторов.

По растениям-эдификаторам и растениям-индикаторам называют биогеоценозы (экосистемы). Лесоводы их определяют как типы леса (например, ельники-кисличники, ельники-черничники, ельничко-сфагновые и др.). По такому же принципу классифицируются и называются другие растительные сообщества (не лесные) и экосистемы в целом. Правда, в этом случае они носят название не типов, а ассоциаций растений, по которым называются экосистемы. Это элементарные единицы относительно однородного по видовому составу и другим признакам растительного покрова. Например, для степей выделяются типчаково-ковыльные, злаково-разнотравные и т.п. экосистемы (биогеоценозы).

Наряду с теорией моноклимакса существует точка зрения, в соответствии с которой в одном и том же географическом районе может формироваться несколько завершающих (климаксных) экосистем. Например, в лесной зоне, наряду с еловыми и елово-лиственными лесами в качестве климаксных рассматривают также луговые экосистемы, сосновые леса. Однако сторонники моноклимакса считают, что луга в лесной зоне могут длительно существовать только в результате их использования (скашивания, выпаса). При прекращении таких воздействий на смену им неизбежно придут лесные сообщества. Что касается сосновых лесов, то длительное существование их связывается с тем, что они занимают обычно крайне бедные (например, песчаные, щебнистые, сильно заболоченные) местообитания, где ель (более сильный эдификатор) не может внедряться и существовать вследствие более значительной требовательности к почвенному плодородию. Однако с течением времени и по мере накопления в почве органических веществ и необходимых для жизни минеральных элементов и эти сосновые местообитания, с точки зрения сторонников моноклимакса, будут заняты еловыми лесами, как обладающими более сильной эдификаторной способностью.

Причины сукцессий (частных). Сукцессионные смены обычно связывают с тем, что существующая экосистема (сообщество) создает неблагоприятные условия для наполняющих ее организмов (почвоутомление, неполный круговорот веществ, самоотравление продуктами выделений или разложения и т.п.). Такие явления реальны, но не объясняют всех случаев смен экосистем. Например, в северных лесах внедрение под полог лиственных древесных сообществ ели связано прежде всего с тем, что последняя использует биологические свойства первых по слабому притенению почвы. Сами же почвенные условия остаются не только благоприятными для лиственных древостоев, но и постепенно улучшаются для них (идет накопление питательных веществ, уменьшается кислотность и т.п.). Следовательно, здесь нет оснований говорить о самоотравлении или других подобных причинах смен.

Не подтверждается безоговорочно и точка зрения о том, что появление ели под пологом лиственных древостоев связано с тем, что в молодом возрасте она требует затенения. Известно, например, что ель и в молодом возрасте прекрасно растет при полном освещении (значительно лучше, чем под пологом других древесных видов). Об этом, в частности, свидетельствуют многочисленные примеры создания культурных фитоценозов ели (посадкой молодых растений или посевом семян) на открытых площадях.

Наряду с природными факторами причинами динамики экосистем все чаще выступает человек. К настоящему времени им разрушено большинство коренных (климаксных) экосистем. Например, степи почти полностью распаханы (сохранились только на заповедных участках). Преобладающие площади лесов представлены переходными (временными) экосистемами из лиственных древесных пород (береза, осина, реже ива, ольха и др.). Эти леса обычно называют **производными**, или **вторичными**. Они, как отмечалось выше, являются промежуточными стадиями сукцессий.

К сменам экосистем ведут также такие виды деятельности человека, как осушение болот, чрезмерные нагрузки на леса. Например, в результате отдыха населения (рекреации), химических загрязнений среды, усиленного выпаса скота, пожаров и т.п.

Антропогенные воздействия часто ведут к упрощению экосистем. Такие явления обычно называют **дигрессиями** (лат. дигрессион — отклонение). Различают, например, пастбищные, рекреационные и другие дигрессии. Смены такого типа обычно завершаются не климаксными экосистемами, для которых характерно усложнение структуры, а стадиями **катоценоза** (греч. ката

— вниз, против; кайнос — общий), которые нередко заканчиваются полным распадом экосистем.

Климаксные экосистемы обычно чувствительны к различным вмешательствам в их жизнь. К подобным воздействиям, кроме хвойных лесов, чувствительны и другие коренные сообщества, например, дубовые леса. Это одна из причин катастрофической гибели дубрав в современный период и замены их, как и хвойных лесов, менее ценными, но более устойчивыми временными экосистемами из березы, осины, кустарников или трав. Последнее особенно типично при разрушении степных и лесостепных дубрав.

Виды сукцессий. Сукцессии, с которыми мы познакомились на примере лесной зоны, называют **первичными** по той причине, что они начинаются с исходно безжизненного пространства (субстрата). Кроме отвалов горных пород, такие сукцессии могут начинаться на песчаных обнажениях, продуктах извержения вулканов (застывшая лава, отложения пепла) и т.п.

Наряду с первичными выделяют **вторичные сукцессии**. Последние отличаются от первичных тем, что они начинаются обычно не с нулевых значений, а возникают на месте нарушенных или разрушенных экосистем. Например, после вырубок лесов, лесных пожаров, при зарастании площадей, находившихся под сельскохозяйственными угодьями. Основное отличие этих сукцессий заключается в том, что они протекают несравненно быстрее первичных, так как начинаются с промежуточных стадий (трав, кустарников или древесных растений-пионеров) и на фоне более богатых почв. Конечно, вторичная сукцессия возможна только в тех случаях, если человек не будет оказывать сильное и постоянное влияние на развивающиеся экосистемы. В последнем случае, как отмечалось выше, процесс пойдет по схеме дигрессий и завершится стадией катокноза и опустынивания территорий.

Различают также **автотрофные** и **гетеротрофные сукцессии**. Рассмотренные выше примеры сукцессий относятся к **автотрофным**, поскольку все они протекают в экосистемах, где центральным звеном является растительный покров. С его развитием связаны смены гетеротрофных компонентов. Такие сукцессии потенциально бессмертны, поскольку все время пополняются энергией и веществом, образующимися или фиксирующимися в организмах в процессе фотосинтеза либо хемосинтеза. Завершаются они, как отмечалось, климаксной стадией развития экосистем.

К **гетеротрофным** относятся те сукцессии, которые протекают в субстратах, где отсутствуют живые растения (продуценты), а участвуют только животные (гетеротрофы) или мертвые растения. Этот вид сукцессий имеет место только до тех пор, пока присутствует запас готового органического вещества, в

котором сменяются различные виды организмов-разрушителей. По мере разрушения органического вещества и высвобождения из него энергии сукцессионный ряд заканчивается, система распадается. Таким образом, эта сукцессия по природе своей деструктивна. Примерами гетеротрофных являются сукцессии, имеющие место, например, при разложении мертвого дерева или трупа животного. Так, при разложении мертвого дерева можно выделить несколько стадий смен гетеротрофов. Первыми на мертвом, чаще ослабленном дереве, поселяются насекомые-короеды. Далее их сменяют насекомые, питающиеся древесиной (ксилофаги). К ним относятся личинки усачей, златок и др. Одновременно идут смены грибного населения. Они имеют примерно следующую последовательность: грибы-пионеры (обычно окрашивают древесину в разные цвета), грибы-деструкторы, способствующие появлению мягкой гнили, и грибы-гумификаторы, превращающие часть гнилой древесины в гумус. На всех стадиях сукцессий присутствуют также бактерии. В конечном счете органическое вещество в основной массе разлагается до конечных продуктов: минеральных веществ и углекислого газа. Гетеротрофные сукцессии широко осуществляются при разложении детрита (в лесах он представлен лесной подстилкой). Они протекают также в экскрементах животных, в загрязненных водах, в частности, интенсивно идут при биологической очистке вод с использованием активного ила, насыщенного большим количеством организмов.

Общие закономерности сукцессионного процесса. Для любой сукцессии, особенно первичной, характерны следующие общие закономерности протекания процесса:

1. На начальных стадиях видовое разнообразие незначительно, продуктивность и биомасса малы. По мере развития сукцессии эти показатели возрастают.

2. С развитием сукцессионного ряда увеличиваются взаимосвязи между организмами. Особенно возрастает количество и роль симбиотических отношений. Полнее осваивается среда обитания, усложняются цепи и сети питания.

3. Уменьшается количество свободных экологических ниш, и в климаксом сообществе они либо отсутствуют, либо находятся в минимуме. В связи с этим по мере развития сукцессии уменьшается вероятность всплеск численности отдельных видов.

4. Интенсифицируются процессы круговорота веществ, потока энергии и дыхания экосистем.

5. Скорость сукцессионного процесса в большей мере зависит от продолжительности жизни организмов, играющих основную роль в сложении и функционировании экосистем. В

этом отношении наиболее продолжительны сукцессии в лесных экосистемах. Короче они в экосистемах, где автотрофное звено представлено травянистыми растениями, и еще быстрее протекают в водных экосистемах.

6. Неизменяемость завершающих (климаксных) стадий сукцессий относительна. Динамические процессы при этом не приостанавливаются, а лишь замедляются. Продолжаются динамические процессы, обусловливаемые изменениями среды обитания, сменой поколений организмов и другими явлениями. Относительно большой удельный вес занимают динамические процессы циклического (флуктуационного) плана.

7. В зрелой стадии климаксного сообщества (не старческой!) биомасса обычно достигает максимальных или близких к максимальным значений. Неоднозначна продуктивность отдельных сообществ на стадии климакса. Обычно считается, что по мере развития сукцессионного процесса продуктивность увеличивается и достигает максимума на промежуточных стадиях, а затем в климаксном сообществе резко уменьшается. Последнее связывают, во-первых, с тем, что в это время максимум первичной продукции потребляется консументами, а, во-вторых, экосистема развивает чрезвычайно большую массу ассимиляционного аппарата, что ведет к дефициту освещенности, следствием чего является снижение интенсивности фотосинтеза при одновременном возрастании потерь продуктов ассимиляции на дыхание самих автотрофов.

Эти положения нельзя распространять на все климаксные сообщества. Например, нет реальных предпосылок для увеличения численности гетеротрофов в хвойных лесах по сравнению с лиственными. Скорее, в последних больше потребителей зеленой продукции и вероятнее вспышки численности отдельных видов-фитофагов, например, насекомых.

Нет также ни теоретических предпосылок, ни фактических данных, которые бы свидетельствовали, что в зрелой климаксной системе, например в еловых лесах, масса хвои достигает чрезмерно высоких значений. Это противоречит принципам адаптации к увеличению биогенной геохимической энергии организмами как условию их выживания (второй биогеохимический принцип В. И. Вернадского).

Весь опыт лесоводства также свидетельствует о наиболее высокой продуктивности климаксных лесных сообществ (применительно к лесной зоне хвойных или смешанных хвойно-лиственных лесов). В противном случае, с точки зрения получения продукции (древесины), неизбежен вывод о нецелесообразности ориентации на выращивание и сохранение климаксных стадий лесов.

Применительно к другим экосистемам, например луговым, можно согласиться с тем, что возможности получения продукции на климаксовой стадии уменьшаются, однако не потому, что сокращается ее нарастание (прирост, продуктивность), а по той причине, что более значительная часть ее отчуждается гетеротрофами в результате образования устойчивых цепей выедания.

Другими словами, продуктивность экосистем на климаксовых стадиях сукцессий высока. Как правило, максимальна, вследствие более полного освоения пространства. Однако возможности снятия человеком первичной продукции лимитируются (иногда до нулевых значений), вследствие включения ее в цепи питания.

8. Стабильность и устойчивость экосистем

Термины "стабильность" и "устойчивость" в экологии обычно рассматриваются как синонимы и под ними понимается способность экосистем сохранять свою структуру и функциональные свойства при воздействии внешних факторов.

Более целесообразно, однако, разграничивать эти термины, понимая под "стабильностью" данное выше определение, а под "устойчивостью" — способность экосистемы возвращаться в исходное (или близкое к нему) состояние после воздействия факторов, выводящих ее из равновесия. Кроме этого, для более полной характеристики реакции экосистем на внешние факторы целесообразно пользоваться в дополнение к названным еще двумя терминами: "упругость" и "пластичность".

Упругая система способна воспринимать значительные воздействия, не изменяя существенно своей структуры и свойств. Вместе с тем при определенных (запороговых) воздействиях такая система обычно разрушается или переходит в новое качество.

Пластичная система более чувствительна к воздействиям, но она под их влиянием как бы "прогибается" и затем относительно быстро возвращается в исходное или близкое к исходному состояние при прекращении или уменьшении силы воздействия.

Примером упругих экосистем являются климаксовые (например, хвойные леса в лесной зоне, коренные тундровые сообщества, типчаково-ковыльные степи и т.п.). Пластичными экосистемами для лесной зоны являются лиственные леса, как промежуточные стадии сукцессий. Они, например, выносят в

несколько раз больше рекреационных (связанных с посещением населения) и других (пастьба скота, разного рода загрязнения) нагрузок, чем климаксные экосистемы, в которых эдификаторами выступают хвойные виды.

Рассматривая стабильность и устойчивость как синонимы, обычно считается, что эти качества тем значительнее, чем разнообразнее экосистемы. Данное положение считается настолько универсальным, что формулируется как закон: разнообразие — синоним устойчивости (автор Эшби). С этой точки зрения тундровые и пустынные экосистемы рассматриваются как малоустойчивые (нестабильные), а тропические леса, максимально богатые по видовому составу, — как самые устойчивые (стабильные).

Для экосистем с низкой устойчивостью характерны вспышки численности отдельных видов. Последнее связывается с тем, что в маловидовых экосистемах слабо проявляются силы, уравнивающие численность различных видов (конкуренция, хищничество, паразитизм). Так, для тундровых экосистем типичны периодические резкие увеличения численности мелких грызунов — леммингов. В качестве результата низкой устойчивости этих экосистем рассматривается легкое разрушение их под влиянием внешних воздействий (перевыпаса, технических нагрузок и т.п.). Так, колеи, образующиеся после прохода тяжелой техники (тракторов, вездеходов), сохраняются десятилетиями.

С этих же позиций к неустойчивым и низкостабильным относят агросистемы, создаваемые человеком и представленные обычно одним преобладающим видом растений, интересующим человека. С этой же точки зрения как неустойчивые и нестабильные следует рассматривать сосновые леса на бедных песчаных или щебнистых почвах. Их древесный ярус представлен в таких условиях одним видом (сосной), беден в них и напочвенный (травяной, моховой) покров.

Однако если экосистемы, приведенные выше в качестве примеров, рассматривались с позиций названных выше различий устойчивости и стабильности, то они попадают в разные категории (табл. 4).

Устойчивость, стабильность и другие параметры экосистем зависят часто не столько от структуры самих сообществ (например, их разнообразия), сколько от биолого-экологических свойств видов-эдификаторов и доминантов, слагающих эти сообщества.

Так, высокая стабильность и значительная устойчивость, как видно из табл. 4, присущи сосновым лесам на бедных песчаных почвах, несмотря на малое видовое разнообразие этих экосистем. Это связано, во-первых, с тем, что сосна довольно плас-

**Характеристики устойчивости и стабильности
отдельных экосистем**

Экосистемы	Стабильность	Устойчивость	Упругость	Пластичность
Климаксные еловые леса	высокая	низкая	высокая	низкая
Переходные стадии сукцессий (березовые, осиновые леса)	низкая	высокая	низкая	высокая
Климаксные тундровые	крайне высокая*	крайне низкая	низкая	крайне низкая
Сосновые леса на бедных почвах	высокая	значительная	крайне высокая	значительная
Агроценозы	крайне низкая	крайне низкая	крайне низкая	крайне низкая

* по основным звеньям: фитоценозам и почвам

тична, и поэтому на изменение условий, например уплотнение почв, она реагирует снижением продуктивности и редко — распадом экосистемы. Однако в последнем случае в силу бедности субстрата питательными веществами и влагой ее молодое поколение не встречает серьезной конкуренции со стороны других видов, и экосистема довольно быстро вновь восстанавливается в том же виде **эдафического (почвенного) климакса**.

Иные параметры устойчивости и стабильности характерны для сосняков на богатых почвах, где они могут сменяться еловыми лесами, обладающими более сильными эдификаторными свойствами. Здесь, несмотря на значительное разнообразие (по видовому составу, ярусности, трофической структуре и т.п.), экосистемы сосновых лесов характеризуются низкой стабильностью и низкой устойчивостью. Сосна в данном случае выступает как промежуточная стадия сукцессионного ряда. Ей удается занимать какое-то время такие местообитания только в силу каких-то необычных обстоятельств. Например, после пожаров, когда уничтожаются более сильные конкуренты (ель, лиственные древесные породы).

9. Агроценозы и естественные экосистемы

Основное свойство экосистем — способность естественно-го развития и прежде всего самовозобновления, хотя бы в течение одного-двух поколений. С этой точки зрения, нет основания рассматривать агроценозы как экосистемы или одну из стадий (начальную, промежуточную) сукцессионного ряда. Агроценозы сельскохозяйственных культур, особенно однолетних, существуют только при условии постоянного вмешательства человека. При прекращении такого вмешательства сукцессионный ряд (вторичная сукцессия) обычно начинается с той стадии, которую называют сорняками. Но эта стадия уже не имеет прямого отношения к агроценозу.

Другими словами, такой агроценоз — это совершенно чуждое естественным условиям образование (сообщество), поэтому ему не присуще ни одно из свойств экосистемы (см. табл. 4).

Несколько иные свойства характерны для агроценозов, создаваемых из долгоживущих растений. Эти творения человека можно относить к экосистемам, если не на протяжении всей жизни, то на определенных стадиях развития. Здесь наиболее типичны два варианта.

Первый из них относится к созданию леса искусственным путем в условиях, где сукцессии не являются четко выраженными. Например, сосняков на бедных песчаных почвах (см. выше). Здесь вмешательство человека по уходу за выращиваемыми растениями требуется только на начальных этапах жизни, когда молодые сосенки еще настолько малы и слабы, что могут не выдержать конкуренции с травами. В дальнейшем (уже с 3—5 лет жизни) сосна начинает создавать сообщество и постепенно занимать позиции доминантного вида, формирующего свою среду. В дальнейшем образуется сообщество со всеми критериями экосистемы. Правда, некоторые свойства такой экосистемы оказываются не вполне реализованными по сравнению с естественными сообществами. В частности, это проявляется в недостаточной жизнеспособности (устойчивости), обусловленной пониженным, по сравнению с естественными экосистемами, разнообразием. Последнее снижается в результате практически абсолютной выравниваемости растений по возрасту (возрастная структура как таковая отсутствует) и, в какой-то мере, выравниванностью почвенного фона в результате обработки почвы, предшествующей посадкам или посевам растений. Пониженная устойчивость проявляется через слабую дифференциацию деревьев по росту и, как следствие этого, ослабление, хотя и в разной степени, всех особей в период смыкания крон и острой внутривидовой конкуренции.

Кроме этого, равномерное размещение растений по площади и создание одновидовых древесных фитоценозов из хвойных видов способствует большему, чем в естественных фитоценозах, широко распространенному в настоящее время грибному заболеванию — корневой губке. Последняя имеет следствием очаговую, а порой и полную гибель растительных сообществ как систем.

Второй вариант связан с местопроизрастаниями (прежде всего почвами), характеризующимися значительным богатством питательных веществ и влаги. Здесь создание экосистем, минуя промежуточные стадии сукцессий, требует длительного вмешательства человека в их жизнь. Во всяком случае, до тех пор, пока вводимый вид (например, ель или сосна) не сформирует среду, препятствующую видам-конкурентам (осина, береза, ивы и др.) внедриться в сообщество и захватить главенствующие позиции. В большинстве же случаев победа оказывается на стороне естественных процессов развития экосистем (сукцессий). И виды, вводимые человеком, вытесняются конкурентами полностью или до такой степени, что они не способны сформировать полноценную экосистему с точки зрения целей, которые преследовал человек. Если удастся сформировать желаемую экосистему (насаждение), минуя промежуточные стадии сукцессий (обязательно ценой больших затрат), то такие системы, как и в первом случае, оказываются недостаточно устойчивыми.

Исключить эти недостатки искусственных экосистем в значительной мере возможно посредством создания многовидовых сообществ, конечно, при постоянной помощи виду, в котором заинтересован человек. Иногда эти поправки удачно вносит природа через внедрение умеренного количества видов промежуточных стадий сукцессий (береза, осина и др.).

Таким образом, попытки создать сразу климаксные сообщества или их подобие, минуя промежуточные, часто обречены на неудачу по разным причинам. Это должен учитывать человек при решении конкретных хозяйственных проблем. Приведенные выше примеры свидетельствуют, насколько разнообразны взаимосвязи в экосистемах, их зависимость от биотических, абиотических и антропогенных факторов, а также насколько обязателен творческий (системный) подход в каждом конкретном случае, даже при том условии, что выявлены какие-то общие (часто основополагающие) закономерности существования экосистем. Возможности моделирования и создания человеком экосистем во многом зависят не только от биологических свойств видов (в вводимых примерах растительных), но и от условий местопроизрастания. Несомненно

также относительность и необходимость конкретизации таких основополагающих экологических постулатов, как "разнообразие — синоним устойчивости", неизбежность резкого снижения продуктивности экосистем в климаксовой стадии, неоднозначность терминов "устойчивость" и "стабильность" и др.

У. ПОПУЛЯЦИОННЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА

Если экосистемы — это реально существующие элементы (блоки) биосферы, то популяции в изолированном виде нигде не встречаются в природе. **Популяция** — это относительно обособленная часть вида. Эта обособленность обусловливается спецификой местообитания и вероятностью более частых скрещиваний и передачи наследственной информации внутри популяции, чем это возможно между различными популяциями данного вида.

В конечном счете экосистему можно рассматривать как сумму популяций (или их частей) разных видов, взаимосвязанных между собой и находящихся в тесном единстве с окружающей средой.

Несмотря на абстрактность вычленения популяций из общих систем (биоценозов, экосистем), им свойствен ряд специфических закономерностей функционирования, важных для существования вида и в целом экосистем различного ранга. На уровне популяций происходят основные адаптации, естественный отбор и эволюционные процессы. Разнообразие популяций внутри вида резко увеличивает его приспособительные способности, освоение среды и, в конечном счете, возможности выживания.

Проявляя заботу о сохранении вида, человек должен прежде всего думать о сохранении популяций. Для популяций различных видов существуют допустимые пределы снижения численности особей, за которыми существование популяции становится невозможным. Точных данных о критических значениях численности популяций в литературе нет. Приводимые значения разноречивы. Остается, однако, несомненным факт, что чем мельче особи, тем выше критические значения их численности. Для микроорганизмов это миллионы особей, для насекомых — десятки и сотни тысяч, а для крупных млекопитающих — несколько десятков. Численность не должна уменьшаться ниже тех пределов, за которыми резко снижается вероятность встречи половых партнеров. Критическая численность также зависит от других факторов. Например, для некоторых организмов специфичен групповой образ жизни (колонии, стаи, стада). Группы

внутри популяции относительно обособлены. Могут иметь место такие случаи, когда численность популяции в целом еще достаточно велика, а численность отдельных групп уменьшена ниже критических пределов. Например, колония (группа) перуанского баклана должна иметь численность не менее 10 тыс. особей, а стадо северных оленей — 300—400 голов.

1. Структура популяций

Для понимания механизмов функционирования и решения вопросов использования популяций важное значение имеют сведения об их структуре.

Различают **половую, возрастную, территориальную** и другие виды структуры. В теоретическом и прикладном планах наиболее важны данные о возрастной структуре, под которой понимают соотношение особей (часто объединенных в группы) различных возрастов.

Обычно наибольшей жизнеспособностью отличаются популяции, в которых все возраста представлены относительно равномерно. Такие популяции называют **нормальными**. Если в популяции преобладают старческие особи, это однозначно свидетельствует о наличии отрицательных факторов в ее существовании, нарушающих воспроизводительные функции. Такие популяции рассматривают как **регрессивные**, или **вымирающие**. Требуется срочные меры по выявлению причин такого состояния и их исключению. Популяции, представленные в основном молодыми особями, рассматриваются как **внедряющиеся**, или **инвазионные**. Жизненность их обычно не вызывает опасений, но велика вероятность всплеск чрезмерно высокой численности особей, поскольку в таких популяциях не сформировались трофические и другие связи. Особенно опасно, если такие популяции представлены видами, которые здесь ранее отсутствовали. В таком случае популяции обычно находят и занимают свободную экологическую нишу и реализуют свой потенциал размножения, интенсивно увеличивая численность.

Если популяция находится в нормальном или близком к нормальному состоянии, человек из нее может изымать то количество особей или биомассу (последний показатель обычно используется применительно к растительным сообществам), которая прирастает за промежуток времени между изъятиями. Ясно, что изыматься должны прежде всего особи послепродуктивного возраста (окончившие размножение). Если преследуется цель получения определенного продукта, то возраст, пол или другие

характеристики популяций корректируются с учетом поставленной задачи.

Эксплуатация популяций растительных сообществ, в частности, с целью получения древесного сырья, обычно приурочивается к тому периоду, когда имеет место возрастное замедление накопления продукции (прироста). Этот период обычно совпадает с максимальным накоплением древесной массы на единице площади.

Количество изымаемой продукции и способ ее изъятия соотнобразуются с биологическими особенностями популяций. Например, у животных, ведущих групповой образ жизни, как отмечалось выше, нельзя уменьшать численность групп до такой степени, которая повлекла бы за собой потерю ею свойств оптимизации жизненных процессов.

Лесоводами применительно к решаемым задачам и соотнобразясь с эколого-биологическими свойствами популяций (экосистем) разработаны различные виды рубок. Прежде всего, они делятся на две большие группы: **промежуточного и главного пользования**. **Рубки промежуточного пользования** проводятся практически во всех возрастах жизни леса. При их проведении, наряду с изъятием части продукции, преследуется цель создания более благоприятных условий для жизнедеятельности и роста остающейся части древостоя. Ими же создаются условия для увеличения доли более ценных с точки зрения целей хозяйства видов (например, хвойных в смешанных хвойно-лиственных сообществах).

При **рубках главного пользования** убирается весь древостой, достигший возраста спелости. Этот урожай может сниматься единовременно (сплошные рубки) или в несколько приемов (степенные, выборочные рубки). Изымается при этом такая часть древостоя, которая не нарушила бы жизнедеятельности популяций и экосистем в целом, механизмов их самоподдержания и саморегулирования (гомеостаза). Такой тип ведения хозяйства рассматривают как **мягкое управление природными процессами**.

С целью создания условий для появления молодого поколения леса при сплошных рубках применяются такие лесоводственные приемы, как вырубка последовательно небольшими площадями (лесосеками). В таком случае остающиеся рядом с вырубкой древостои являются источником семян, умеренного притенения появляющегося молодого поколения леса, препятствия буйному росту конкурентов из трав, кустарников и нежелательных древесных растений. Появлению молодого поколения леса способствует также оставление на вырубках отдельных, как правило, лучших деревьев, которые выполняют роль обсеменителей и носят название семенников.

Однако в обширных лесных массивах Севера и других регионов часто проводятся так называемые концентрированные рубки большими площадями без учета возможностей восстановления их молодым поколением леса. Они проводятся с использованием тяжелой техники, сопровождаются сильным разрушением и уплотнением почвенного покрова. Это, в свою очередь, ведет, как правило, к цепным реакциям природных процессов, в частности, сложившиеся круговороты воды сменяются накоплением застойных вод на поверхности почв с последующей сменой лесных экосистем болотными. В других случаях, например на песчаных почвах, следствием подобного вмешательства в экосистемы является опустынивание или полное разрушение экосистемы. Такой тип ведения хозяйства рассматривается как **жесткое вмешательство в природные процессы**. Оно не должно иметь места в деятельности человека.

2. Динамика популяций. Гомеостаз

К числу важнейших свойств популяций относится динамика свойственной им численности особей и механизмы ее регулирования. Всякое значительное отклонение численности особей в популяциях от оптимальной связано с отрицательными последствиями для ее существования. В связи с этим популяции обычно имеют адаптационные механизмы, способствующие как снижению численности, если она значительно превышает оптимальную, так и ее восстановлению, если она уменьшается ниже оптимальных значений.

Каждой популяции свойствен так называемый **биотический потенциал**, под которым понимают теоретически возможное потомство от одной пары особей при реализации способности организмов увеличивать численность в геометрической прогрессии. Обычно биотический потенциал тем выше, чем ниже уровень организации организмов. Так, дрожжевые клетки, размножающиеся простым делением, при наличии условий для реализации биотического потенциала могли бы освоить все пространство земного шара за несколько часов; гриб дождевик, приносящий до 7,5 млрд. спор, уже во втором поколении освоил бы весь земной шар. Крупным организмам с низким потенциалом размножения потребовалось бы для этого несколько десятилетий или столетий.

Однако биотический потенциал реализуется организмами со значительной степенью полноты только в отдельных случаях и в течение коротких промежутков времени. Например, если

быстроразмножающиеся организмы (насекомые, микроорганизмы) осваивают какой-либо субстрат или среду, где нет конкурентов. Такие условия создаются, в частности, при освоении экскрементов крупных животных насекомыми, при размножении организмов в средах, богатых питательными веществами, например, в загрязненных органическими и биогенными веществами водоемах и т.п. В этом случае увеличение численности идет по j-образной кривой. Такой тип роста носит название **экспоненциального**. Близкий к экспоненциальному тип роста характерен в настоящее время для популяции человека. Он обусловлен прежде всего резким снижением смертности в детском возрасте. Для человека характерна кривая выживаемости потомства первого типа (рис. 10).

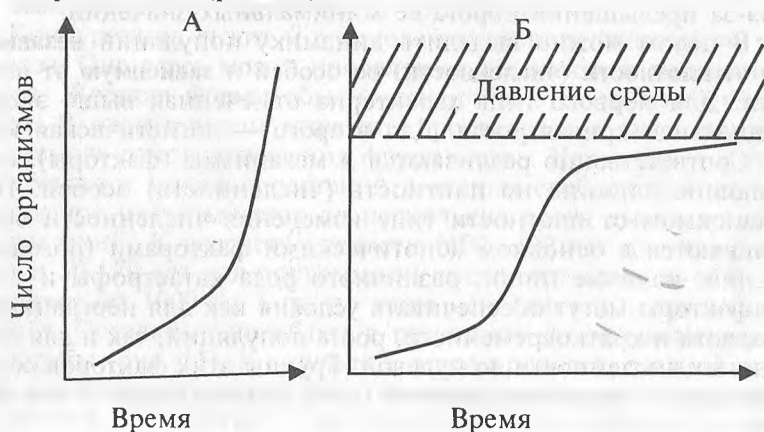


Рис. 10. Экспоненциальная (А) и логистическая (Б) кривые роста популяций

Для большинства же популяций и видов выживаемость характеризуется кривой второго типа, которая отражает высокую смертность молодых особей или их зачатков (яйца, икринки, споры, семена и т.п.). При таком типе выживаемости (смертности) численность популяции обычно выражается s-образной кривой (см. рис. 10). Такая кривая носит название **логистической**. Но и в этом случае периодические колебания численности особей значительны. Такие отклонения от средней численности имеют сезонный (как у многих насекомых), взрывной (как у некоторых грызунов — лемминги, белки) или постепенный (как у крупных млекопитающих) характер. Численность при этом может существенно отличаться от средних значений: для насекомых — в 10^7 — 10^8 раз, для позвоночных животных, например, грызунов, — в 10^5 — 10^6 раз.

Периоды резкого изменения численности носят название “популяционных волн”, “волн жизни”, “волн численности”. Причины таких колебаний до конца неясны. В одних случаях их связывают с пищевым фактором, в других — с погодными (климатическими) явлениями (например, для леммингов — с количеством тепла, приносимого Гольфстримом), в третьих — с солнечной активностью или комплексом взаимосвязанных факторов, что наиболее вероятно.

Резкие изменения численности относительно средних значений имеют обычно отрицательные следствия для жизни популяций: при высокой численности — из-за ослабления всех особей в результате недостатка пищи, самоотравления среды, возможных массовых заболеваний и т.п.; при низкой численности — из-за превышения порога ее минимальных значений.

В целом можно выделить динамику популяций **независимую от плотности (численности)** ее особей и **зависимую от плотности**. Для первого типа характерна отмеченная выше экспоненциальная кривая роста. Для второго — логистическая кривая. Соответственно различаются и механизмы (факторы), оказывающие влияние на плотность (численность) особей. При независимом от плотности типе изменения численности обуславливаются в основном абиотическими факторами (погодные явления, наличие пищи, различного рода катастрофы и т.п.). Эти факторы могут обеспечивать условия как для неограниченного, хотя и кратковременного, роста популяций, так и для снижения их численности до нулевой. Группы этих факторов обычно называют **модифицирующими** (лат. модификацию — изменение).

Зависимая от плотности динамика популяций обеспечивается биотическими факторами. Их называют **регулирующими**. Они “работают” по принципу обратной отрицательной связи: чем значительнее численность, тем сильнее срабатывают механизмы, обуславливающие ее снижение, и наоборот — при низкой численности сила этих механизмов ослабевает и создаются условия для более полной реализации биотического потенциала. Факторы такого типа лежат в основе **популяционного гомеостаза**, обеспечивающего поддержание численности в определенных границах значений.

К числу регулирующих факторов относится, в частности, взаимоотношение организмов типа хищник—жертва. Высокая численность жертвы создает условия (пищевые) для размножения хищника. Последний, в свою очередь, увеличив численность, снижает количество жертвы. Численность обоих видов в результате этого носит синхронно-колебательный характер. Регулирующие факторы, в отличие от модифицирующих, никогда не до-

водят численность популяций до нулевых значений вследствие того, что сила их действия уменьшается по мере уменьшения численности популяций.

Вообще действие регулирующих факторов можно рассматривать на уровне межвидовых и внутривидовых (внутрипопуляционных) взаимоотношений организмов. К межвидовым механизмам гомеостаза относятся отмеченные выше взаимоотношения типа хищник—жертва. В таком же плане действуют и взаимоотношения паразит—хозяин. При высокой численности создаются условия для увеличения количества паразитов и паразитарных заболеваний как в результате скученности, так и вследствие ослабления организмов. К межвидовым механизмам относится также конкуренция, острота которой находится в прямой зависимости от численности организмов.

Конкуренция лежит и в основе внутривидовой конкуренции. Она здесь может проявляться в жестких и смягченных формах. Жесткие формы обычно заканчиваются гибелью части особей. В растительном мире это проявляется в явлениях так называемого самоизреживания фитоценозов. Например, на стадии всходов и молодых растений в лесных сообществах на одном гектаре насчитывается до нескольких сотен тысяч древесных растений. К возрасту спелости (100—120 лет для хвойных видов и 50—70 лет для лиственных) число экземпляров обычно не превышает 1000 на 1 га, но чаще исчисляется несколькими сотнями. Остальные погибают в результате острой конкурентной борьбы (рис. 11). В результате этого процесса, с одной стороны, освобождается пространство для остающихся более сильных особей, а с другой — ослабленные и погибающие особи выполняют положительную роль для сохранения популяции через включение в процессы круговорота, обогащение почвы минеральными веществами и гумусом. Часть ослабленных особей еще при жизни становится донорами для питания более сильных экземпляров. Это возможно в результате имеющего место срастания корней. Частным подтверждением таких явлений служат не единичные случаи нарастания годичных колец на пнях деревьев (“растущие пни”).

В животном мире результат острой внутривидовой борьбы проявляется часто в форме каннибализма (поедания себе подобных). Такие явления наиболее часты среди хищников. Например, взрослые окуни при высокой численности популяции, особенно в небольших водоемах, начинают питаться мальками своего вида. Явления каннибализма характерны также для некоторых грызунов, личинок насекомых, особенно в случаях существования в ограниченном пространстве. Поедание потомства домашними животными, по-видимому, один из случаев атавиз-

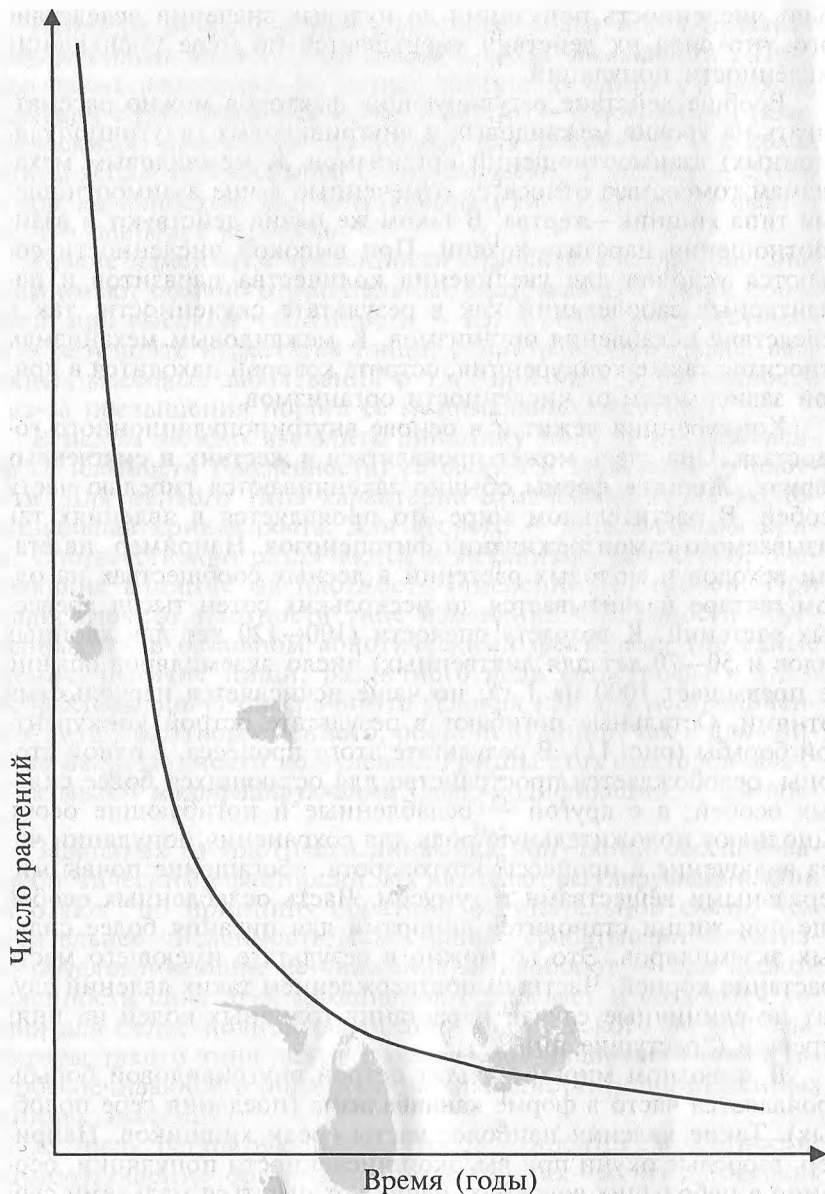


Рис. 11. Ход самоизреживания леса с возрастом

ма (лат. атавус — отдаленный предок) данного явления, которое раньше имело место в природных популяциях.

Смягченные формы внутривидовой конкуренции проявляются обычно через ослабление части особей, исключения их из процессов размножения. Случаи гибели особей при таких формах борьбы менее вероятны. К таким механизмам внутривидового гомеостаза относятся угнетающие (ингибирующие) выделения во внешнюю среду более сильными особями, стрессовые явления, разграничение территорий (территориальность), миграции между популяциями.

Выделения во внешнюю среду характерны как для растительных, так и для животных организмов. Показано, в частности, что молодое поколение леса не появляется под материнским пологом, либо находится в сильно угнетенном состоянии не только в результате дефицита светового и других факторов (минеральное питание, влагообеспеченность и т.п.). Опытным путем было установлено, что в этих процессах существенную роль играют ингибирующие выделения корней, а в ряде случаев атмосферные осадки, обогащенные химическими элементами и соединениями, вымываемыми из надземных органов взрослых растений. Препятствием для молодого поколения также может являться мощный слой слаборазложившегося мертвого органического вещества (лесной подстилки), препятствующий прорастанию семян и укоренению всходов. В спелых лесах сила влияния этих факторов обычно уменьшается, и молодое поколение постепенно сменяет теряющих конкурентную способность особей.

На примере лабораторных животных (крысах, мышах) показано, что воздух, подаваемый из помещений, где имеет место перенаселенность, в помещения, где животные свободно размещаются и нормально развиваются, приводит к замедлению роста и угнетению последних. Аналогичные результаты наблюдались в опытах с головастиками лягушек, когда в аквариумы, где они хорошо развивались, добавляли воду из аквариумов, в которых плотность организмов была чрезвычайно высокой.

Явления территориальности наиболее четко выражены в животном мире. Сюда относятся различные способы охраны занимаемых территорий. Например, пение птиц — это прежде всего сигнал о занятости территории в период размножения и последующего выкармливания потомства. У кошачьих и собачьих территориальность проявляется через мечение границ участков выделением желез, мочой или механическими отметинами на деревьях, почве и т.п.

При высокой скученности особей в популяциях регулирующим механизмом численности могут являться стрессовые явления. Они наиболее характерны для млекопитающих. При стрессах обычно часть особей снижает или теряет репродукционные

функции (выключается из процессов размножения). Более сильные особи в меньшей степени подвержены стрессу и его следствиям. При ослаблении или прекращении стрессовых явлений организмы обычно восстанавливают функции жизнедеятельности и репродукционного процесса.

Миграции, как фактор гомеостаза, проявляются чаще всего в двух видах. Первый из них относится к массовому исходу особей из популяции при явлениях перенаселенности (**нашествия**). Такие явления особенно характерны для леммингов, белок и некоторых других видов с взрывным типом динамики численности. Особи, оставившие популяцию, (как правило, молодняк) обычно не возвращаются на прежнее место. Значительное количество их погибает при подобных перемещениях.

Второй вид миграций связан с более постепенным (спокойным) уходом части особей в другие популяции с меньшей плотностью населения.

Вообще и при численности, близкой к оптимальной, популяции обмениваются особями. Это важно как для исключения или уменьшения вероятности близкородственного скрещивания, так и для обмена информацией, которая имеет свою специфику в разных популяциях.

Неоднозначны реакции популяций на иммигрантов. В периоды высокой численности они препятствуют вселению особей из других популяций. При низкой численности имеет место явление противоположного порядка: резко уменьшается количество особей, оставляющих популяцию, снимаются механизмы, препятствующие вселению особей из других популяций (иммигрантов).

Среди насекомых выселительная способность связана часто с появлением специфических особей, выделяемых обычно в отдельную фазу, характеризующихся большей подвижностью, стремлением к перемещениям. У тлей, например, появляется фаза с хорошо развитыми крыльями, у пустынной саранчи, кроме лучшего развития летательного аппарата, подвижность увеличивается за счет более темной окраски и в связи с этим лучшей прогреваемости тела, что для холоднокровных организмов является важнейшим фактором усиления активности.

Ясно, что гомеостаз в полной мере проявляется, если срабатывают все механизмы, лежащие в его основе. Например, не нарушается резко соотношение численностей хищников и жертв, не имеет места действие факторов, ослабляющих популяцию (загрязнение, нарушение местообитаний и др.), не превышаются критические пределы численности и т.п.

В настоящее время подобные нарушения гомеостатических механизмов вызываются в большинстве случаев антропогенны-

ми факторами. В связи с этим одной из важнейших задач человека является исключение или резкое снижение действия подобных факторов. Решение вопросов такого плана относится прежде всего к области прикладной экологии, знакомству с которой посвящен следующий раздел настоящего пособия.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Вернадский В. И. Биосфера. — М., 1975.
Вернадский В. И. Живое вещество. — М., 1978.
Лапо А. В. Следы былых биосфер. — М., 1987.
Одум Ю. Экология. — Т. 1 и 2. — М., 1986.
Пономарева И. Н. Общая экология. — М., 1994.
Реймерс Н. Ф. Экология. — М., 1994.
Уиттекер Н. М. Сообщества и экосистемы. — М., 1980.
Чернова Н. М., Былова А. М. Экология. — М., 1988.

Редактор Мыльникова И.С.
Оригинал-макет изготовлен Оглотковой Т.
Корректор Сидоркина Н.Н.

Лицензия ЛР № 064411 от 22.01.96. Сдано в набор 18.02.97.
Подписано в печать 18.03.97. Формат 60 x 90 1/16. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Объем: усл. печ. л. 5,5. Тираж 2000 экз.
Заказ № 6661

Издательство "Агар", 109240, г. Москва, ул. Яузская, 11.
тел. (095) 915-37-99

Отпечатано с оригинал-макета в филиале Государственного
ордена Октябрьской Революции, ордена Трудового Красного Знамени
Московского предприятия «Первая Образцовая типография»
Комитета Российской Федерации по печати.
113114, Москва, Шлюзовая наб., 10