

Б953

Б.А. БЫКОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ
СЛОВАРЬ

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ

Б. А. БЫКОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ
СЛОВАРЬ



Издательство «НАУКА» Казахской ССР

АЛМА-АТА-1983

57(03)

E 081 Я2

Б953

Academy of science of the Kazakh SSR
Dictionary of ecology
by B. A. Bykov

УДК 577.4

Быков Б. А. Экологический словарь. — Алма-Ата: Наука, 1983. — 216 с.

В словаре дано толкование более тысячи терминов, относящихся к экологии в широком ее понимании, — науке об отношениях растительных и животных организмов и образуемых ими сообществ между собой и с окружающей средой, в пределах биоценозов определенных экосистем.

Книга предназначена для экологов и специалистов, занимающихся проблемами использования природных ресурсов, охраны окружающей среды и живой природы.

Ил. 47. Табл. 5.

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Л. Я. КУРОЧКИНА

70105—134
Б 407(05)—83 87.83.4602020000

553020

© Издательство «Наука»



«Ведь в конце концов природа и история — это два составных элемента той среды, в которой мы живем, движемся и проявляем себя».

Ф. Энгельс

(К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 39, с. 56)

ПРЕДИСЛОВИЕ

В принятых XXVI съездом КПСС «Основных направлениях экономического и социального развития СССР на 1981—1985 годы и на период до 1990 года» в разделе «Развитие науки и ускорение технического прогресса» среди важнейших научных проблем названо развитие экологии.

Экология в ее современном широком объеме — наука относительно еще очень юная и интенсивно развивающаяся. Она связана со многими другими науками. Экология поднимает актуальнейшие вопросы нашей современности, поэтому представляет интерес не только для ученых, но и для весьма широких кругов общественности.

Это понятно, так как и быстрое развитие экологии, и повышенный к ней интерес связаны с научно-техническим прогрессом, вызвавшим такие очевидные и ощутимые негативные явления, как значительное загрязнение окружающей нас среды (и на суше и на море), сокращение лесных территорий (а в ряде областей нашей планеты — опустынивание экосистем), уничтожение большого числа видов животных и растений. Многие из этих видов представляли собой удивительные по уникальности творения эволюции — того процесса, которому обязан своим появлением и сам человек.

Возникли, кроме того, новые, разработанные империализмом методы ведения войны с применением атомных бомб, napалма и химических ядов, методы, испытанные на японских городах Хиросима и Нагасаки, на населении и лесных экосистемах Вьетнама. Атомное оружие способно уничтожить все живое — человека, животных, леса и поля. В США назвали такое истребление биоцидом и экоцидом.

Все это еще более обострило внимание к экологии, и она, по су-

щество, является сейчас областью классовой борьбы. Вполне понятно, что против нарастающей угрозы атомной войны, против уничтожения человечества и всех, по крайней мере высших творений эволюции, наша страна и все прогрессивное человечество ведут упорную, все возрастающую борьбу. По инициативе Советского Союза был принят ряд важных международных соглашений по укреплению мира и об ответственности государств за сохранение природы нашей планеты в интересах всего человечества.

Экология накопила огромное количество научных фактов, установила ряд важных закономерностей в отношениях организмов с внешней средой и друг с другом, в развитии и деятельности экологических систем и в прогнозировании экологических процессов. Но вместе с тем у нее еще немало нерешенных научных проблем. Конечно, это привлекает к экологии внимание ученых. Тем более, что экология имеет и народнохозяйственное значение. Особенно это касается участия экологов в разработке проектов новых промышленных комплексов и крупных гидромелиоративных сооружений, связанных с освоением больших территорий, что всегда требует прогноза их будущего влияния на окружающую среду, на экосистемы, животный и растительный мир. Непосредственное отношение имеет экология и к охране природы.

Вот почему важно дальнейшее развитие экологии.

Наш словарь рассматривает терминологический арсенал современной экологии в ее широком понимании (об основных структурных разделах этой науки см. в словаре статью «Экология»). Системной разницы ссылок, а во многих случаях и приведением конкретных примеров, мы старались сделать небольшой справочник как можно более полезным для всех, кто имеет дело с экологией или по специфике своей работы соприкасается с ней.

Однако, поскольку словарь является первой в нашей стране попыткой охватить все многообразие экологической терминологии, автор мог не учесть некоторых терминов и будет признателен читателю за все советы и предложения по книге. Автор благодарен доктору биологических наук Ю. И. Чернову за внимательный просмотр рукописи и ряд конструктивных замечаний по ней.

Абиотические факторы среды — см. факторы в экологии.

Аборигенные виды (от лат. aborigenus — коренной житель), автохтонные — виды, возникшие или с древних времен обитающие на данной территории, часто реликтовые. При анализе флоры или фауны объединяются в особую группу геноэлементов. Ср. адвентивные виды.

Авторегуляция биоценозов как ценозосистем — развившаяся во время длительного биотоценогенеза их способность регулировать свое состояние и внутренние процессы. Основана на упорядоченности потоков биомассы различных качеств и потому предназначенных для разных, часто вполне определенных, потребителей (консументов); на физиолого-биохимических особенностях популяций разных видов, оказывающих разное влияние на состав и качества биоценотической среды при аллелопатии (внесение различных по качеству биомассы и мортмассы) и аллелосполии (изъятие различных веществ), а следовательно, и на популяции разных видов, адаптированных к соответствующим особенностям этой среды; на наличии в системе резервных видов для быстрого восстановления системы при ее нарушении. Эта программа интегрирована широко разветвленной системой прямых и обратных связей.

Автотрофия (от греч. autós — сам и trophé — питание) — питание организмов (автотрофов) неорганическими веществами, осуществляемое посредством фотосинтеза или хемосинтеза. Благодаря автотрофии создается первичная продукция. Одна из форм трофических связей. Ср. биотрофия и сапротрофия.

Автотрофная фаза сукцессии — фаза развития биоценоза, при которой (на ранних стадиях) трата энергии на дыхание (R) не превосходит количество энергии, заключенной в первичной продукции (P), т. е. $P: R > 1$. Ср. гетеротрофная фаза сукцессий.

Автотрофы, автотрофные организмы (от греч. *autós* — сам и *trophé* — пища) — организмы, питающиеся путем: а) эндотермических реакций синтеза органических веществ из неорганических с использованием солнечной энергии, поглощаемой особыми пигментами — хлорофиллами, бактериохлорофиллами и билипротеинами (большинство высших растений, водоросли, некоторые бактерии) — фототрофы; б) экзотермических реакций при окислении аммиака, водорода, закисных форм железа, сероводорода (бактерии, особенно *Nitrosomonas*, *Nitrobacter*, *Hydrogenomonas*, *Triobacillus thioaragus*, *Th. thiooxidans*) — хемотрофы. Та и другая группы автотрофов производят первичную продукцию. Энергетический баланс фототрофного организма соответствует формуле $La = P_1 + M_1 + R$, где La — затраченная на фотосинтез солнечная энергия, P_1 — первичная продукция автотрофа; M_1 — опад отмерших тканей — моргмасса; R — энергия, утраченная при дыхании. Ср. *биотрофы*, *сапротрофы*.

Автохоры (от греч. *autós* — сам и *choréo* — продвигаюсь), а зтохорные виды — растения, зачатки которых распространяются не с участием каких-либо агентов, а активным разбрасыванием, например у недотроги (механохоры), и падением под влиянием силы тяжести (барохоры). Ср. *аллохоры*.

Автохтонные виды — см. *аборигенные виды*.

Агелиофилы и агелиофиты — см. *гелиофильность*.

Агрегаты почвенные (от лат. *aggrego* — присоединяю), педы — более или менее сложные почвенные частицы: микроагрегаты (<0,25 мм), комки (0,25—10) и глыбы (>10 мм в диаметре). Особыми агрегатами являются *копролиты* дождевых червей и других почвенных животных. См. *гранулометрический состав почвы*.

Агрегация — примитивная ценопопуляция из большего или меньшего скопления свободно переносимых (напр., ветром — некоторые виды лишайников) или небольшая группа поселившихся растений (колония), а также многих животных (напр., мидий и морских желудей).

Агроассоциация (от греч. *agros* — участок земли, поле и ассоциация) — объединение агроценозов, имеющих одинаковый состав и равноценные условия культивирования; напр., агроассоциация мягкой озимой пшеницы. См. *культурэкосистемы*.

Агроценозы, агробиоценозы — см. *культурэкосистемы*.

Агроценопопуляция, популяция агроценоотическая — совокупность особей вида в агроценозе. Различаются популяции полевые (напр., при культуре женских экземпляров *Himulus lupulus*), гетерозиготные (популяции из разных форм вида) и гомозиготные, или

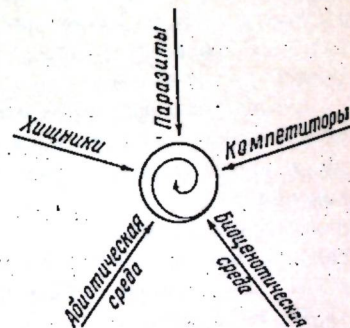
сортовые (Камышев, 1969), особенно чистолнейные. Ср. *ценопопуляция*.

Агроэкология, агроценология, аграрэкология, культурфитоценология — наука об агроценозах, или культурэкосистемах. Исследует устанавливающиеся при совместном обитании в агроценозах связи между организмами, их прямые взаимодействия, влияние на них среды, особенности агроценопопуляций, продуктивность, роль организмов в создании определенной биоценоотической среды, а также структуру, типы агроценозов и их районирование. Общая цель агроэкологии — использование биоценоотических закономерностей культурной растительности для поднятия ее продуктивности и доброкачественности.

Лит.: *Tischler W. Agrarökologie*. Jena, 1965; *Бяллович Ю. П.* Введение в культурфитоценологию. — *Сов. бот.*, 1936, № 2; *Марков М. В.* Агрофитоценология. Казань, 1972.

Агроэкосистемы, агроценозы — неустойчивые (проценозные) системы культивируемых агроценопопуляций и обрабатываемых почв. Имеют особый поддерживаемый и регулируемый человеком состав, структуру и режим. При отсутствии контроля постепенно

Рис. 1. Модель адаптации вида. В центре — сфера изменений его адаптации в процессе биоценогенеза



но теряют свои особенности и происходит восстановление (демутация) ценоэкосистем, свойственных данному ландшафту. См. *культурэкосистемы*.

Адаптация (от лат. *adaptio* — приспособляю) — происходящий (при биотоценогенезе) процесс приспособления организмов и видов, их строения и функций к условиям внешней (абиотической) и биоценоотической среды, а также к совместному существованию в ценоэкосистемах определенного типа (рис. 1). Выражается в отборе особых экобиоморф организмов. В результате адаптации появились также особые формы поведения животных. Ср. *преадаптация*.

Адаптивная радиация — один из обычных путей дивергенции видов («расхождения» у них признаков) в связи с их приспособлением к большей или меньшей гамме условий обитания. Наблюдается, в частности, в виде ценоотической радиации (Быков, 1970), т. е. наличия у вида ценопопуляций, находящихся в биоценозах различных формаций и, следовательно, испытывающих влияние различных наборов биоотических факторов (медиотических и биотрофных).

Адвекция (от лат. *advectio* — доставка) — в метеорологии перенос воздушных масс с их особенностями в горизонтальном направлении. Ср. *взаимовлияния ценоэкосистем*.

Адвентивные виды (от лат. *adventus* — приход) — пришлые (иммигранты) для данного биоценоза, формации, территории. Ср. *аборигенные виды*.

Адвентикаторы — пришлые, случайные компоненты сообщества (см. *ценоотипы*).

Адсорбция (от лат. *ad* — на и *sorbeo* — поглощаю) — поглощение различных веществ из растворов или воздушной среды поверхностями твердых тел. Может быть физической или химической (с образованием химических соединений), чаще всего сопровождается выделением тепла. Играет важную роль в происходящем в ценоэкосистемах обмене веществ, особенно между биоотической средой и организмами.

Азональная растительность (от греч. *a* — частица отрицания и *zonē* — пояс) — растительность, не образующая самостоятельной зоны, а встречающаяся в ряде зон (напр., пойменные луга). Ср. *зональная, интразональная и экстразональная растительность*. В условиях горной поясности под азональной понимается растительность склонов, противоположных тем, которые занимает зональная растительность, например, южных на северном макроклине горного хребта. Ср. *полосность*.

Азотфиксация — усвоение организмами азота и включение его в азотистые соединения. Осуществляется бактериями клубеньковыми (*Rhizobium*, находятся в симбиозе с бобовыми), азотобактером (*Azotobacter*) и клостридием (*Clostridium*), а также сине-зелеными водорослями (*Nostoc*, *Anabaena*), находящимися в эдафических слоях ценоэкосистем.

Акклиматизация — см *интродукция*.

Аккумуляция (от лат. *accumulo* — собираю): 1 — накопление продуктов разрушения (эрозии) горных пород (после их переноса — денудации) на ниже расположенных территориях ландшафта; 2 — накопление в почве ценоэкосистемы органических, органо-минераль-

ных и минеральных веществ в процессе жизнедеятельности организмов и почвообразования.

Активность организмов: 1) у растений — скорость горизонтального роста корневищ и плагиотропных побегов (в год), а также расстояния, на которые рассеиваются теми или иными способами диаспоры и пыльца; 2) у животных — форма их поведения: продолжительность активной деятельности с учетом расстояний (радиусов активности) передвижения на индивидуальных участках обитания, а также миграции.

Активность почвы — процессы, происходящие в почве при участии микроорганизмов (*азотфиксация, аммонификация, денитрификация, нитрификация*) или при воздействии ферментов, выделенных (аллелопатия) в почву почвенными организмами, в том числе корнями растений: амилазная (гидролиз полисахаридов), инвертазная (гидролиз фруктозы), протеазная (разложение белков), пероксидазная (окисление фенолов и аминов), каталазная (перекиси водорода), уреазная (мочевины) активность.

Акустика биоценозов (от греч. *akusticós* — слышимый, слуховой) — звуковые колебания, возникающие главным образом при движении воздуха (при ветре) из-за дрожания и частых ударов листьев о листья и ветвей о ветви. Зависит от морфологии доминирующих видов (величины пластинок и черешков листьев, в частности). Так, при скорости ветра 3 м/с дуб имеет среднюю частоту шума 250—400, а осина — 630—1200 гц. В березовом лесу при скорости ветра 2 м/с спектр максимума шума составляет 160—250 гц, а при увеличении скорости до 4,5 м/с — 1000—2500 гц. Во все это включаются звуки, издаваемые самыми различными животными, в том числе пение птиц. Акустика биоценозов исследуется при помощи магнитофонов и акустических анализаторов.

Аллелопатия (от греч. *allélon* — взаимно и *páthos* — страдание; влияние: Молиш, 1937) — в широком понимании влияние организмов одной популяции на организмы другой в выделенном в биоотическую среду различных продуктов метаболизма (экскреция), в том числе *биолинов*, и превращением биомассы в *мортмассу* (при опадении и гибели особей). То и другое создает более или менее благоприятные условия для существования и соответственной жизнедеятельности организмов, включая поведение животных и даже изменение направления сукцессий. Один из основных каналов связей и авторегуляции биоценозов как ценоэкосистем. Ср. *аллелопатия*.

Аллелосполия (от греч. *allélon* — взаимно и *spólio* — грабить; Быков, 1966) — влияние организмов одной популяции на организмы

другой посредством изменения биоценотической среды изъятием (потреблением) из нее в процессе обмена веществ фотосинтетической радиации (ФАР), углекислого газа, кислорода и воды (при автотрофии), элементов минерального питания (также включая воду) и органических веществ (при сапротрофии). Обуславливает обеднение почв питательными веществами, иссушение почв (рис. 2), уменьшение энергии света в биоценозах. Процесс, обратный аллелопатии. Если в биоценотической среде происходит значительное уменьшение каких-либо веществ или энергии, аллелоспония начинает играть роль регулирующего фактора и принимает характер конкуренции, часто сопровождающейся обострением биотрофических факторов.

Количество вещества (N), поглощенного организмами, выражает-

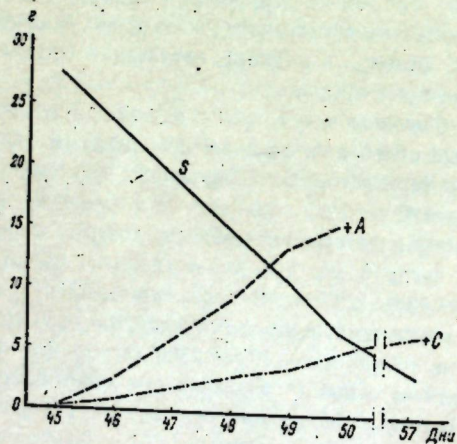


Рис. 2. Влияние аллелоспонии при потреблении влаги житняком (*Agropyron fragile* — А) и климакоптерой (*Climacoptera brachiata* — С) на их рост и транспирацию. По оси абсцисс — дни с начала вегетации; по оси ординат — запас влаги в почве сосудов (г на 100 г абс. сух. почвы); s — кривая снижения запаса влаги в почве. Крестиками отмечено время завядания и гибели растений

ся уравнением $N = k \cdot P \cdot T$, где k — скорость поглощения, P — поглощающая поверхность, T — время (Дылис, 1964). Один из основных каналов связей и авторегуляции в биоценозах.

Аллохоры (от греч. *állos* — другой и *choreo* — продвигаюсь), аллохорные растения, зачатки которых распространяются с помощью ветра (анемохоры), воды (гидрохоры), животных (зоохоры) и человека (антропохоры). Ср. автохоры.

Аллохтоны (от греч. *állos* — другой и *chthon* — земля), аллохтонные растения — виды, встречающиеся в данной местности, типе растительности или формации, но возникшие за их пределами. См. анализ флоры и фауны.

Аллювий (от лат. *alluvie* — намыв, нанос) — отложенный речными потоками песок, гравий, супесь, суглинок. Аллювиальные отложения формируют поймы рек, их террасы и аллювиальные равнины. Ср. проломный, деловый, элювий.

Альbedo (от лат. *albedo* — белизна) — отношение количества отраженной лучевой энергии к энергии, падающей на поверхность тела. Альbedo (всего спектра в целом) лесных сообществ колеблется, напр., в пределах 10—15%. Ср. световой режим.

Альготрофизм (от греч. *álga* — водоросль и *trophé* — питание) — форма симбиоза, питание растений (напр., гриба в «организме» лишайника) и животных (*Hydra* + *Chlorella*) при посредстве симбионтов — водорослей.

Аммонификация (от аммоний и лат. *facio* — делаю) — разложение азотсодержащих органических веществ с выделением аммиака. Осуществляется в почве гнилостными бактериями, актиномицетами и грибами. В аэробных условиях аммиак нейтрализуется органическими и неорганическими кислотами с образованием аммонийных солей, потребляемых корнями растений, а в анаэробных образует вредные для них промежуточные продукты.

Амфибионты (от греч. *amphibia* — амфибия и *bios* — жизнь) — организмы, приспособленные к обитанию как в воде, так и на суше. Имеются среди растений (некоторые водоросли, стрелолист, водяной лютик) и среди животных (амфибии). Многие обитатели полосы приливов и отливов.

Амфиценозы (от греч. *amphi* — с обеих сторон и *koinós* — общий) — биоценозы, сложенные видами, которые относятся к жизненным формам, более свойственным другим, обычно соседствующим, типам растительности, напр. сообщества лесотундры, лесостепи, полупустыни (Бельгард, 1948).

Анабиоз (от греч. *anabiósis* — оживание) — состояние более или менее длительного покоя, при котором обмен веществ временно прекращается или сильно замедляется. Обычен как для растений, так и для животных. См. диапауза.

Анализ флоры и фауны — рассмотрение флоры и фауны определенной территории, типа растительности или экосистемы в соответствии с генетическими, географическими, экологическими и ценоценозными, хозяйственными или какими-либо иными свойствами видов. Во всех случаях обращается внимание на богатство флоры и фауны

и их систематический состав. То и другое зависит от местонахождения, происхождения и величины занимаемой территории. При генетическом анализе выделяют геноэлементы: напр., реликты древней предшествующей флоры; древние, видоизмененные длительной адаптацией виды, «гармонирующие с современным обликом флоры» (Толмачев, 1974); иммигранты разных периодов и разной степени адаптации; автохтонные виды местного видообразования; заносные виды (неофиты). При географическом анализе — геоэлементы: эндемы, аллохтоны с разделением последних на виды со все более обширными ареалами (напр., для флоры Тянь-Шаня, Тяньшаньско-джунгарские, т.-алтайские и т. д., вплоть до мультирегиональных — космополитных) видов. При экологическом анализе — экоэлементы в качестве экоморф или экобиоморф. Кроме того, рассматриваются наиболее значительные группы ценоэлементов, таких, как доминанты, субдоминанты, преваляды. Иногда выделяются наиболее характерные для того или иного типа растительности виды, напр. неморальные, бетулярные и пр. Полезность флоры и фауны анализируют по тем или иным географическим или административным районам и областям. При этом выясняют количество полезных видов и распределяют их по соответствующим группам (лекарственные, пищевые, технические, пушные и пр.).

Различие (и сходство) двух флор или фаун может быть выражено коэффициентами сходства. При сравнении объектов (напр., районов), сильно отличающихся по числу видов (большинство из которых часто бывает общим), имеет значение «позиция» сравнения, т. е. с позиции флористически бедного района сходство большее, чем с позиции богатого. Поэтому (если за a всегда принимать большую флору) вычисления можно вести по формулам одной (a) или другой (b) позиции (c — число общих видов):

$$K_a = \frac{2c \cdot 100}{2a + b - c}, \quad K_b = \frac{2c \cdot 100}{a + 2b - c}.$$

Пользуясь последними коэффициентами, можно судить о резкости границ между флористическими или фаунистическими районами, применив следующую шкалу:

$K < 35$ — резкие границы, $35-45$ — хорошие, $45-55$ — довольно четкие, > 55 — слабые (Быков, 1975).

Степень сходства флор или фаун ряда списков может быть определена и по *индексу биотической дисперсии*.

Анаэробы (от греч. ап — не и аэробы), анаэробные организмы — организмы, способные жить при отсутствии кислорода благодаря

бескислородному типу получения энергии при расщеплении органических и неорганических веществ (брожение). Часть анаэробов облигатна (некоторые стрептококки, возбудитель столбняка, бифидобактерии кишечника животных и человека, молочнокислые бактерии), остальные факультативны (дрожжи, гноеродные кокки, реснитчатые инфузории, моллюски, гельминты). Те и другие широко распространены.

Анемофилия (от греч. *ánemos* — ветер и *philéo* — люблю) — см. опыление.

Анемохоры, анемохорные растения (от греч. *ánemos* — ветер и *chóroé* — продвигаюсь) — растения, зачатки которых распространяются ветром. Относятся к группе *аллохоров*.

Антагонизм в биоценозах (от греч. *antagónisma* — борьба) — отношения типа хищник — жертва, паразит — жертва, лиана — дерево (опора), микроорганизм — микроорганизм (действие биопленами, напр. антибиотиками), микроорганизм — бактериофаг.

Антибиотики (от греч. *anti* — против и *bios* — жизнь) — группа выделяемых микроорганизмами в биоценозическую среду биогенных веществ (*биолинов*), подавляюще действующих на других микробов; напр., выделяемые актиномицетами (*Actinomyces streptomycini*) стрептомицины, подавляюще действующие на многих бактерий и микобактерий.

Антосфера (от греч. *ánthos* — цветок и сфера: Лавренко, 1959) — отдельный цветок как сфера влияния его ароматических желез и активной деятельности насекомых — потребителей нектара и пыльцы, опылителей растений. Часть *филлосферы*.

Антофилы (от греч. *ánthos* — цветок и *philéo* — люблю) — животные, особенно насекомые, обитающие в цветках или питающиеся их лепестками, тычинками или нектаром (нектарофаги).

Антропогенное расселение видов — процесс их расселения по тем или другим транспортным артериям: а) каналам, соединяющим различные морские бассейны, напр., по Суэцкому каналу в Средиземное море (красноморский краб *Neptunus palagioides* и др.), по Волго-Донскому каналу из Черного моря в Каспийское (водоросль *Eutopeta oligosporum*, медуза *Blackfordia virginica* и др.); б) межконтинентальным и внутриконтинентальным транспортом (напр., из Северной Америки в Евразию таких сорных растений, как *Ambrosia artemisiifolia*, и вредных животных, как щитовка *Quadraspidiotus perniciosus*); в) случайный завоз животных и растений при интродукции (напр., при интродукции белого амура и толстолобика в Среднюю Азию были завезены 10 видов других, дальневосточных и китайских, видов рыб, а при интродукции аквариумных растений по-

пала в водоемы Евразии «водяная чума» — *Elodea canadensis*).

Общее количество расселившихся таким путем растений и животных исчисляется сотнями видов.

Антропогенные влияния на биосферу (от греч. *antropos* — человек и *genesis* — происхождение) — изменение состава и режима атмосферы, рек, морей и океанов при загрязнении продуктами технологии и радиоактивными веществами, нарушение состава и структуры экосистем. Полное разрушение многих из них, в том числе наиболее продуктивных (в использовании углекислого газа и выделении кислорода) тропических лесов. Уничтожение продуктов эволюции — многих видов животных и растений, их сложнейших систем совместного существования — биоценозов.

В ряде капиталистических стран все эти явления принимают характер стихийных бедствий (см. *социальные факторы*). В Советском Союзе и социалистических странах существуют строгие законы по охране природы (см. *охрана природы*).

Антропогенный ландшафт — ландшафт, сильно измененный и преобразованный деятельностью человеческого общества, его агроценозами, жилищными, техническими и транспортными сооружениями.

Антроподинамические смены, или сукцессии — изменения биоценозов под бессознательным или преднамеренным влиянием человека. Могут носить как эндодинамический (напр., смены в результате посевов или посадок растений в естественные ценозы), так и экзодинамический (напр., при удобрении почв под естественными лугами) характер, вследствие этого иногда рассматриваются среди эндодинамических или экзодинамических смен (Сукачев, 1934). Наиболее строго регулируются человеком смены агроценозов (плодосмены или севообороты), менее строго — лабораторные, техногенные и рекреационные смены. Относятся к явлениям синценогенеза и часто носят характер *демутаций*, или *дисгрессий*, сообществ.

Антропофилы (от греч. *anthropos* — человек и *philéo* — люблю) — животные, обитающие вблизи человека, такие, как домовая воробей, египетская горлянка, домовая мышь.

Антропофиты (от греч. *anthropos* — человек и *phyton* — растение) — антропофильные растения (синантропы), постоянно встречающиеся в фитоценозах или в агроценозах вследствие бессознательно или преднамеренного влияния человека. К ним относятся, во-первых, различные сорные и рудеральные растения, а во-вторых — растения, культивируемые человеком. В качестве антропофитов могут быть: 1) местные сорные виды (апофиты), размножившиеся в более или менее нарушенных человеком фитоценозах (из-за выпаса животных, сенокосения, порубки и пр.) или в агроценозах; 2) местные

рудеральные виды (рудефиты), создающие кратковременные проценозы на местах, лишенных человеком естественной растительности (пар, мусорные места и пр.); 3) местные культивируемые виды; 4) иноземные виды, бессознательно введенные человеком в нарушенные фитоценозы (неофиты) или натурализовавшиеся в агроценозах (эпикофиты: Rikli, 1947); 5) иноземные (интродуцированные) виды, культивируемые в виде агроценозов (агрофиты); 6) одичавшие культурные растения (эргазиофиты); 7) иноземные виды, не способные акклиматизироваться (эфемеорофиты: Thellung, 1915).

Антропофобы (от греч. *antropos* — человек и *phobos* — страх) — растения и животные, не выносящие, например, усиленной пастбы и сенокосения (*Adonis*, *Stipa*).

Антропохоры, антропохорные растения, распространяемые человеком невольно или преднамеренно. Относятся к большой группе аллохоров (см. также *антропофиты*).

Антэкология (от греч. *anthos* — цветок и экология: Robertson, 1904) — экология цветка и цветения, раздел аутэкологии. Антэкологические исследования включают, в частности, изучение продуцирования нектара и пыльцы в соответствующую фенологическую фазу. Лит.: Kugler H. *Blutenökologie*, 2. Aufl. Stuttgart, 1970.

Апоплексия растений (от греч. *apoplexia* — удар) — внезапное усыхание деревьев, вызванное воздействием вредителей, болезней, затоплением и т. д.

Ареал (от лат. *area* — площадь) — поверхность (биохора) суши или моря, в пределах которой распространен тот или иной вид или род растений, животных. Различаются естественные и искусственные (ограниченные, расширенные или созданные человеком) ареалы. Центр ареала — исходный (первичный или вторичный) регион расселения вида (или рода). В ареале рода кроме центра могут быть выявлены области большей или меньшей видовой насыщенности, а в ареале вида — область наибольшего формообразования. В экстремальных условиях на границах ареала (иногда и во внутренних частях его) могут появляться гомозиготные формы вида. Первичный ареал представляет собой цельное пространство. Изменяется ареал вследствие расселения вида или его гибели на части территории. Реликтовые ареалы — остатки гораздо более обширных ареалов древнего вида или рода. Разъединенные (дизъюнктивные) ареалы вида или рода представлены двумя или более изолированными территориями. У ряда животных, особенно птиц, одна из разъединенных частей является репродукционной, а вторая — лишь трофической. При классификации ареалов выделяют (Гроссгейм, 1936; Рубцов, 1978) типы ареалов, более или менее

совпадающих с биогеографическими областями, классы ареалов — с подпровинциями или округами. Сравнительное изучение ареалов, в том числе характера и причин их разъединения, помогает выяснению истории растительного и животного мира. Особый интерес представляют *ареалы доминантов*. Лучший способ картирования ареалов вида — нанесение на карту всех известных мест его нахождения (точечный метод, позволяющий применить в картографии ареалов ЭВМ).

Лит.: Толмачев А. И. Основы учения об ареалах (введение в хорологию растений). Л., 1962; Meusel H. Vergleichende Arealkunde. Berlin, 1943.

Ареал доминанта — ареал, занимаемый доминирующим видом. Он может быть расчленен: на формационную область, где вид создает формацию и определяет ее географию (доминантная часть ареала) или совместно с другими видами — полидоминантную фор-

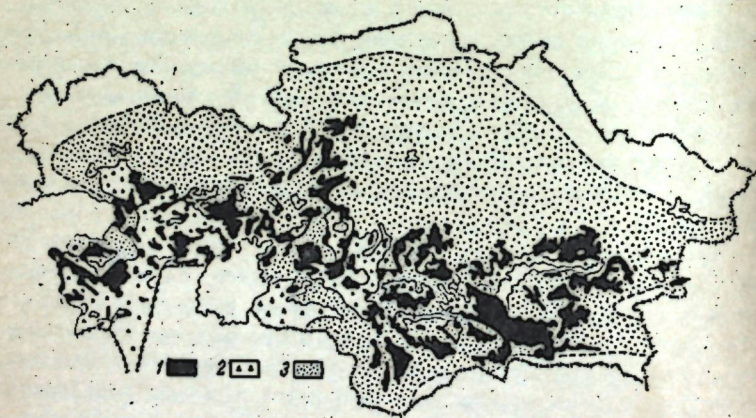


Рис. 3. Северная часть ареала серой полыни (*Artemisia terrae-albae*): 1 — формационная (в том числе в комплексах); 2 — ингрегационная; 3 — ассектаторная часть ареала

мацию (кондоминантная часть ареала); на ингрегационную область, где вид является субдоминантом и вычленяет ингрегацию; на ассектаторную область, где вид входит в состав различных формаций в качестве ассектатора, или ингредиента; на перфорационные области, где вид по тем или иным причинам отсутствует. При составлении карт ареалов доминантов (рис. 3) используют геоботанические карты.

Ареал-минимум — см. минимум-ареал.

Аспект (от лат. *aspectus* — вид местности) — внешний вид фитоценоза, изменяющийся на протяжении года в соответствии с чередованием фаз развития растений. Одно из проявлений ценокинеза. Аспекты растительных сообществ в большей части сезонов постоянны, т. е. наблюдаются ежегодно, но ряд видов может создавать непостоянные аспекты, напр. лишь в годы массового цветения или плодоношения вида (в частности, монокарпического). Называются аспекты по окраске аспекттивных видов (напр., золотисто-желтый аспект адониса, бурый аспект высушенной листвы осоки и т. д.). Для исследования смен аспектов можно с успехом применять цветную фотографию, которая позволяет перевести их оценку даже на математический язык.

Ассектаторы (от лат. *assectator* — постоянный спутник) — см. *ингредиенты*.

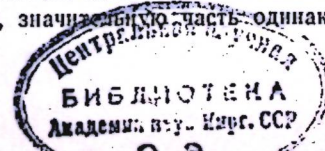
Ассимиляционный коэффициент — отношение поглощенного при дыхании кислорода к выделенной углекислоте, т. е. $Aq = \frac{O_2}{CO_2}$. Образование углеводов идет с $Aq = 1$. Ср. *дыхательный коэффициент*.

Ассимиляция (от лат. *assimilo* — уподобляю) — одна из сторон обмена веществ, заключающаяся в образовании в организме сложных веществ из более простых, получаемых из внешней среды. Обеспечивает рост, развитие, накопление запасов веществ и энергии. Ср. *диссимиляция*.

Ассоциации *викарирующие, замещающие* (Hult, 1881) — ассоциации, которые имеют *слои викарирующие*. Обычно относятся к различным формациям. Напр., *Picea obovata* — *Vaccinium vitis idaea* и *Picea Schrenkiana* — *Arctous alpina* являются викарирующими по близким (в морфологическом и экологическом отношении) слоям брусники и толокнянки.

Ассоциации *корреспондирующие, близнецовые* — имеют в своих сообществах *слои корреспондирующие*. Так, *ass. Picea excelsa* — *Oxalis acetosella* и *ass. Abies sibirica* — *Oxalis acetosella*, *ass. Haloxylon persicum* — *Carex physodes*, *ass. Ceratoides rapposa* — *Carex physodes*, где слои *Oxalis* и *Carex* корреспондируют. Корреспондирующие по определенному слою ассоциации составляют одну *ингрегацию*.

Ассоциация (от лат. *associatio* — соединение: Humboldt, 1805) — основная единица классификации фитоценозов, или биоценозов. Совокупность сообществ, имеющих одинаковые главные *слои* и обычно один из второстепенных, значительную часть одинаковых видов



553020

растений (ср. коэффициент общности), сходную продукцию, одинаковый круговорот веществ, аналогичные почвы и восстановительные смены. Проценозы, значительно отклоняющиеся от типа фитоценоза, но стоящие на пути к его восстановлению, входят в ассоциацию в качестве ее модификаций. Важно различать следующие ассоциации: коренные (в частности, климаксовые) — с очень долго существующими сообществами, расположенными на плакорах зоны или в поясе зональных (северных или южных) склонов и вполне соответствующими зональным или поясным условиям; изменяются они в порядке биоценогеза; подкоренные (проклимаксовые) — с длительно существующими, но не коренными (иногда вторичными) сообществами, находящимися в тех же условиях, что и первые; в порядке длительных экодинамических смен эти ассоциации могут перейти в коренные; некоренные — с менее длительно существующими сообществами, находящимися вне плакоров зоны или вне зональных склонов пояса (вне условий климакса).

Названия ассоциаций образуются различными способами; напр., от родового или видовых названий доминантов с прибавлением к основе суффиксов — *etum*, *osum* или *etosum*: *Piceetum oxalidosum* (от *Picea* и *Oxalis*), а при желании отразить видовые названия — *Rigidi salsoletum herbialbo-artemisiosum* (от *Salsola rigida* и *Artemisia herba alba*). Этому соответствуют русские наименования — кисличный ельник и белополюнный жесткокейреучник. Названия ассоциаций составляют и путем простого перечисления доминирующих в разных слоях растений в нисходящем порядке биоморф (дерево, кустарник, полукустарник и т. д.); напр., *Picea Schrenkiana* — *Aegorodium alpestre* + *Cicerbita azurea* — *Hylocomium proliferum* или *Saragana rugosa* < *Festuca sulcata* — *Orostachys spinosa*. По-русски: ель Шренка — сныть альпийская + цистербита лазурная — гилокомиум или карагана карликовая < типчак бороздчатый — горноколосник колючий. В последнем случае впереди поставлен субдоминант (из-за более высокой по рангу жизненной формы — кустарник), создающий лишь второстепенный (сильно разреженный) слой, почему он и объединен с доминантом знаком <. Знаком «минус» соединены доминанты различных слоев, а знаком «плюс» — кондоминанты одного слоя. Иногда полезно употреблять (в поле и на крупномасштабных картах) условные обозначения ассоциаций; напр., Пч⁺Ф — камфоросово-чернополюнная ассоциация. Не всегда легко отобрать кондоминанты для включения их в название ассоциации. Предлагалось для этого (Быков, 1953) принимать во внимание лишь виды, имеющие процент участия больший, чем 15, а в случае очень сильной полидоминантности — 10 или даже 5.

Ассоциированность, сопряженность (Кац, 1930) видов в биоценозах и ассоциациях — более или менее тесная биологическая и экологическая связанность разных популяций. Благодаря ассоциированности и взаимодействию видов друг с другом и с образуемой ими биоценотической средой складываются стабильные, устойчивые биоценозы с целой системой *трофической сети*. Формы ассоциированности разнообразны: биотрофическая (симбиоз, паразитизм, хищничество), межконсорционная (экзоконсорты), сапротрофическая, биоэкологическая (с биоценотической средой), экотопическая (по одинаковой толерантности к экотопу). По А. А. Уранову (1935), нужно различать вполне отрицательную сопряженность — увеличение численности одного вида сопровождается уменьшением численности другого; вполне положительную — увеличение численности одного вида вызывает увеличение ее у другого; двузначную — при малой численности она положительная, при большой — отрицательная; безразличную и сплошную, выражаемую U-образной кривой. Исследуется с помощью *коэффициентов сопряженности*. Ср. *верность вида*.

Ассоциуля (уменьшительное от ассоциации) — совокупность микроценозов в серии смен (микросукцессий), протекающих внутри сообществ (Clements, 1936).

Атмосфера (от греч. *atmós* — пар и *spháira* — шар) — газовая оболочка, окружающая Землю и вращающаяся вместе с нею. У земной поверхности в основном состоит из азота (78,08), кислорода (20,95), аргона (0,93) и углекислого газа (0,03%). На высоте около 30 км находится слой озона (O₃). Ср. *воздушный режим*.

Атмосфера (атм) — единица измерения давления воздуха, уравновешиваемая столбом ртути высотой 760 мм при 0°C. По международной системе единиц (СИ) 1 атм равна 101 325 ньютонов на 1 м² (н/м²).

Атмосферное давление — давление массы воздуха на поверхность суши и гидросферы (выражается в миллиметрах ртутного столба барометра или ньютонах на 1 м²). Нормальное давление на уровне моря 760 ± 80 мм, или 101 325 н/м². Высотный градиент давления равен 1 мм (1330 н/м²) на каждые 14,4 м высоты (на высоте 5,5 км давление уменьшается вдвое). Как фактор внешней среды градиентные изменения атмосферного давления действуют в комплексе с градиентными изменениями температур и состава солнечной радиации. Горные растения и животные имеют большую или меньшую адаптацию к высотным градиентам. Можно различать виды с узким диапазоном высот (стеногипсы, напр. многие высокогорные виды) и широким диапазоном (эвригипсы, напр. папорот-

ник *Cistopteris fragilis* — от уровня моря до 3000 м или тьянь-шаньский белокоготный медведь — от 500 м до тех же высот). Ср. *гидросферное давление*.

Аутэкология, аутоэкология (от греч. *autós* — сам и экология) — раздел экологии, исследующий взаимоотношения растений, грибов и животных со средой обитания, их устойчивость по отношению к различным ее факторам, адаптированность физиологии и морфологии организмов к среде, наличие и особенности экобиоморф у растений и различных форм поведения у животных. Отдельным разделом аутэкологии является *антэкология*.

Лит.: Поплавская Г. И. Краткий курс экологии растений. Л., 1937; Шенников А. П. Экология растений. М., 1950; Кошкарров Д. Н. Основы экологии животных. 2-е изд. Л., 1944; Наумов Н. П. Экология животных. 2-е изд. М., 1963; Макфедьен Э. Экология животных (пер. с англ.). М., 1965; Ковальский В. В. Геохимическая экология. Очерки. М., 1974; Дажо Р. Основы экологии (пер. с франц.). М., 1975; Лархер В. Экология растений (пер. с нем.). М., 1978; Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы (пер. с англ.). М., 1980; Weaver I. E., Clements F. E. Plant ecology, 2. ed. N. Y.; Lond., 1938; Schwerdtfeger F. Ökologie der Tiere, Bd. 1—3. Hamburg, 1963—1975.

Афилия (от греч. *a* — отрицание и *phylon* — лист) — безлистность растений, развитая в связи с ксеротермическими условиями климата. Функции фотосинтеза переданы при этом стеблям. Напр., у саксаула.

Ацидофилы (от лат. *acidus* — кислый и греч. *philéo* — люблю) — животные, обитающие в биоценозах с кислой реакцией воды (напр., личинки насекомых рода *Tanytarsus*) или почвенных растворов (некоторые виды «сфагнофильных» малощетинковых червей). Ср. *ацидофилы*.

Ацидофиты (от лат. *acidus* — кислый и греч. *phytón* — растение), окислительные растения, предпочитающие кислые почвы. К ним принадлежат ацидогифиты (напр., *Eriophorum vaginatum*), ацидомезогифиты (*Myrica gale*) и ацидомезофиты (*Deschampsia flexuosa*). К ацидофитам относится много различных бактерий, в частности уксуснокислых. Ср. *ацидофилы*.

Аэрация почв (от лат. *aer* — воздух) — количество содержащегося в почве воздуха (об. %) и его обмен с атмосферой. Зависит от воздухопроницаемости почв и их влажности. Важнейший элемент почвенного воздуха — кислород, поступающий из атмосферы. Он обеспечивает дыхание корней, почвенных животных и аэробных микроорганизмов.

Аэриобионты (от лат. *aer* — воздух и *biop* — живущий) — организмы суши. Ср. *гидробионты* и *педобионты*.

Аэробы (от греч. *aér* — воздух и *bios* — жизнь), аэробные организмы, обладающие кислородным типом получения энергии путем окисления органических веществ (дыхание), часть из них облигатна (уксуснокислые и нитрифицирующие бактерии, большинство растений, животные, человек).

Аэрозоль (от греч. *aér* — воздух и нем. *Sol* — раствор) — система газа со взвешенными в нем твердыми и жидкими частицами. Естественными аэрозолями являются туман, воздух, насыщенный пылью растений, пыльный воздух. Очень вредны технические аэрозоли — с радиоактивными веществами, затем кремнеземная, свинцовая, хромовая пыль и др.

Аэротаксис (от греч. *aér* — воздух и *táxis* — расположение) — движение аэробных микроорганизмов к источнику кислорода (положительный аэротаксис) или анаэробных — от него (отрицательный аэротаксис).

Аэротропизм (от греч. *aér* — воздух и *тропизм*) — рост корней в направлении лучше аэрируемой почвы.

Аэрофиты (от греч. *aér* — воздух и *phytón* — растение) — растения, нуждающиеся в хорошо аэрируемой (газообмен почвенного воздуха с атмосферным) почве; в более узком значении — растения, все органы которых находятся в воздушной среде (эпифиты, некоторые лишайники).

Аэрофотосъемка, аэросъемка — фотографирование земной поверхности с летающих аппаратов. Осуществляется автоматическими аэрофотоаппаратами в масштабе от 1:200 до 1:100 000. Употребляются панхроматические и инфрахроматические фотопленки с черно-белым изображением, цветные пленки с натуральной цветопередачей и цветные (двухслойные) спектрально-анализирующие пленки, обеспечивающие утрированное цветоразделение заснятых ландшафтов. Аэрофотопланы при использовании их в качестве основы для эколого-ботанических карт дешифрируются экологами и геоботаниками. Дешифрирование ведется полевым (посещение типичных и сомнительных, по своей принадлежности участков) и камеральным (с применением увеличительных, измерительных и стереоскопических приборов) путем. Карты, составленные на материалах аэросъемки, имеют большую точность.

Лит.: Аэросъемка и ее применение. Л., 1967; Виноградов Б. В. Аэрометоды изучения растительности аридных зон. М.; Л., 1966.

Базис эрозии (от греч. *básis* — основание) — поверхность, расположенная ниже подверженных эрозии склонов, на ее уровне эрозия прекращается (напр., уровень озера).

Базифилы (от греч. *básis* — основание и *philéo* — люблю) — животные, предпочитающие условия щелочных почв. Ср. *базифилы*.

Базифиты (от греч. *básis* — основание и *phytón* — растение) — растения, предпочитающие почвы и воды с щелочной реакцией, т. е. с pH более 7. Сюда относятся уробактерии и некоторые высшие растения, напр., *Suregus laevigatus* (pH 9) и кальцефиты. Ср. *базифилы*.

Бактериолиз (от бактерий и греч. *lysis* — разрушение) — растворение оболочек бактерий и выход цитоплазмы в окружающую среду. Происходит под влиянием бактериофагов или особых, выделяемых бактериями, веществ (бактериолизиннов). Ср. *редуценты*.

Бактериотрофизм (от бактерий и греч. *trophé* — питание) — форма симбиоза, питание высших растений посредством симбионтов — бактерий (напр., клубеньковых).

Барохоры (от греч. *báros* — тяжесть и *choréo* — продвигаюсь) — растения, плоды и семена которых падают на почву без посторонних агентов благодаря силе тяжести; принадлежат к группе автохоров.

Барханы — подвижные формы рельефа в песчаных пустынях, состоящие из перевеянного ветром песка. В песчаных экосистемах являются аккумуляторами пресной воды.

Бентос (от греч. *bénthos* — глубина) — совокупность организмов, занимающих в водных экосистемах донные биогоризонты. Организмы, прикрепленные к поверхности подводной илистой почвы (эпифауна и эпифлора), находящиеся в иле (нифауна), а также ползающие животные (онфауна). Состоит бентос из автотрофных (водоросли, реже высшие растения) и гетеротрофных организмов, часто малоподвижных (протозоа, черви, пиявки, мшанки, моллюски, губки, кишечнополостные, ракообразные, иглокожие). В морях достигает очень больших глубин, на которых представлен лишь гетеротрофами, питающимися оседающими частицами органических остатков (*детритом*). Ср. *планктон*.

Биогенная миграция элементов — их перемещение в ценоэкосистемах (в почвах и организмах) при участии организмов (микроорганизмы, высшие растения, беспозвоночные животные и др.).

Биогенные сукцессии, или смены (от греч. *bios* — жизнь и *géné-sis* — рождение), — один из видов ценодинамических сукцессий, во время которых развитие сообщества определяется внедрением или

усиленным размножением уже находящихся в сообществе видов растений или животных, напр. сукцессия, ведущая сфагново-сосновый биоценоз к биоценозу сфагновому (верховое болото — фитогенная сукцессия) или гибель соснового леса из-за уничтожения сосен сибирским шелкопрядом и длительная демутация биоценоза (зоогенная сукцессия).

Биогенные элементы — химические элементы, играющие существенную роль в составе живых организмов: O, H, Ca, Mg, C, Na, Fe. Из этих элементов кислород составляет 70% массы организмов, углерод — 18, а водород — 10%. Биогенным является весь кислород атмосферы. P, Ca, K, S, C, N обладают меньшей миграционной способностью, чем остальные входящие в организмы элементы.

Биогенный рельеф — рельеф, возникший в результате влияния биоценозов и их ценопопуляций. Различается фитогенный рельеф, напр. мезорельеф, образовавшийся в результате длительной аккумуляции сообществами мортмассы (напр., торфа), микрорельеф, созданный длительной промывкой солей, усиленной особенностями сообщества (напр., западинки в пустынной зоне), микрорельеф и нанорельеф, созданные фитогенной аккумуляцией песка и мелкозема (напр., в сообществах *Tamarix laxa* и *Halospernum strobilaceum*) и аккумуляцией опада в некроподиумах, дерновинах злаков, осок и пр., а также зоогенный рельеф, образованный деятельностью животных, напр. грызунов (сусликовины, колонии песчанок, кротозины), насекомых (муравьиные колонии) и млекопитающих (копаны кабанов).

Биогеоценоз (Сукачев, 1942), **экоценоз** (Kassas, Girgis, 1965), **ценоэкосистема** (Быков, 1970), **геоэкосистема** (Сочава, 1970), **биоценоз** (Йоганзен, 1971), **геоэкобиота** (Герасимов, 1973), **биоэкоз** (Nesterov, 1975); по определению В. Н. Сукачева (1964), «биогеоценоз — это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутреннее противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии».

Поскольку биогеоценоз является элементарной экосистемой, то наиболее подходящим для него названием является *ценоэкосистема*.

Биогеоценология (Сукачев, 1942) — раздел экосистемной экологии, занимающийся исследованием биогеоценозов, или ценоэкосистем. См. *экосистемная экология*.

Биогоризонты (Бялович, 1960) — функциональные подразделения *слоев* в биоценозах, или ценоэкосистемах. Отдельным биогоризонтом может быть полог или его части (напр., биогоризонт генеративных органов в пырейном биоценозе, или верхний, наиболее в фотосинтетическом отношении активный, горизонт листового полога в березовом лесу). К биогоризонтам можно относить некоторые генетические горизонты почв, напр. гумусовый (ср. *почвенные горизонты*). К ним могут относиться также подразделения биотопов энтомологами на *геобий* (местообитание мелких животных ниже поверхности почвы), *герпетобий* (на ее поверхности) и *фитобий* (на зеленых растениях: Догель, 1924). Ср. *ниша*.

Биокомплекс экосистемы космического корабля — отобранный комплекс из автотрофных (напр., хлорелла) и фитотрофных продуцентов (напр., кролик), микроорганизмов (репродуцирующих отходы), а также человека, способный обеспечить совместное длительное существование и необходимый круговорот веществ (особенно кислорода, углерода и воды) в условиях закрытой экосистемы (с вводом только солнечной энергии). Основная проблема космической экологии, разрешение которой откроет путь к межпланетным сообщениям внутри солнечной системы. Ср. *экология замкнутой системы*.

Биолины (от греч. bios — жизнь; Быков, 1961), алломоны (Вгауп, 1970), экомоны (Pasteels, 1973) — более или менее активные продукты жизнедеятельности растений, животных и микроорганизмов, существенно изменяющие биоценотическую среду и благодаря этому (или непосредственно) играющие важную роль в аллелопатии. Разделяются на *фитолины* (Колесниченко, 1965), выделяемые растениями, и *телергоны* (Киршенблат, 1957).

Среди фитолинов преобладают вещества, действующие в качестве ингибиторов (подавляющих развитие и рост): *антибиотики*, *ларазмины*, *фитонциды*, *колины*. Менее распространены фитолины-стимуляторы: *эксцилляторы*, *гиббереллины*, *катаколины* и *интерколины*. Особое место занимают *гонолины* — вещества, стимулирующие выделение животными телергонов.

Среди телергонов выделяются две группы веществ: одни действуют в пределах своего вида — *гомотелергоны*, другие — на организмы других животных — *гетеротелергоны*.

Кроме этих органических биолинов существенную роль играют и неорганические, но тоже биогенные, вещества (гипобиолины), выделяемые растениями и животными, напр. углекислый газ, кислород, азотистая кислота (нитритными бактериями), сульфит (серобактериями), соли (при «плаче» галофильных деревьев). Существенно изменяя биоценотическую среду, они имеют очень сильное влияние

на состояние и численность популяций разных видов растений и животных.

Биологическая очистка сточных вод — один из наиболее распространенных методов очистки воды, при котором происходит минерализация органических веществ микроорганизмами-сапробионтами. Для этого используются мелководные пруды и другие бассейны (биофильтры или аэротенки).

Биологическая продуктивность — см. *продуктивность*.

Биологические методы защиты растений — использование установившихся в биоценозах межвидовых трофических взаимоотношений между видами (хищник — жертва) для контроля численности вредителей и возбудителей болезней растений. Так, для борьбы со зловредным сорняком-паразитом (Orobanchе) успешно применяется паразитирующая на ней мушка *Phytomyza orobanchia*, для борьбы с одичавшим кроликом (Австралия) — вирус миксоматоза, наездник *Telenomus* — для уничтожения соснового шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus*). Ср. *интегральные* и *химические методы защиты*.

Биологические «часы» — способность организмов к ориентации во времени, возникшая в процессе их эволюционной адаптации к цикличности ряда процессов, происходящих в окружающей среде (смена дня и ночи, времен года), и объясняющаяся установившейся периодизацией физиологических процессов. См. *ритмика жизнедеятельности организмов*.

Биологический спектр — состав биоморф растений или животных какой-либо территории, выраженный в процентах. Напр., биологический спектр доминантов и субдоминантов Советского Союза (папоротники, голосеменные, покрытосеменные) таков:

| Деревья | | Кустарники | | Полукустарники | Травы | |
|---------------|---------------|---------------|---------------|----------------|-------------|------------|
| летне-зеленые | вечно-зеленые | летне-зеленые | вечно-зеленые | | многолетние | однолетние |
| 11 | 3 | 14 | 2 | 7 | 57 | 6 |

Ср. *нормальный спектр*, *биоэкологический спектр* и *экологический спектр*.

Биологическое выветривание — механическое дробление и биохимическое изменение горных пород в результате жизнедеятельности растений, животных и микроорганизмов.

Биом (от англ. biome; от греч. bios — жизнь; Carpenter, 1940) —

совокупность биоценозов крупной экосистемы, «биотическое сообщество, состоящее из сообществ растений и животных, включающее сукцессионные стадии» (Hanson, 1962).

Биомасса (от греч. *bios* — жизнь и *massa*) — выраженное в единицах массы количество живого функционирующего вещества тех или иных организмов (популяций, сообществ), отнесенное к единице площади или объема (напр., в $г/м^2$ или $г/м^3$). Определяется для сырого, сухого, иногда обезволенного состояния (рис. 4). Общий запас биомассы Земли достигает $18,4 \cdot 10^{11}$, из которых лишь $3,9 \cdot 10^9$ т в морях и океанах (по Уиттенеру, 10^{13} — 10^{14} ; по Ковде, 10^{12} — 10^{13} т).

Различаются *фитомасса*, *зоомасса* и *масса микроорганизмов*.

Вместе с *мортмассой* и органическим веществом почвы (в основном *гумусом*) биомасса составляет *органическое вещество ценоэкосистем*.

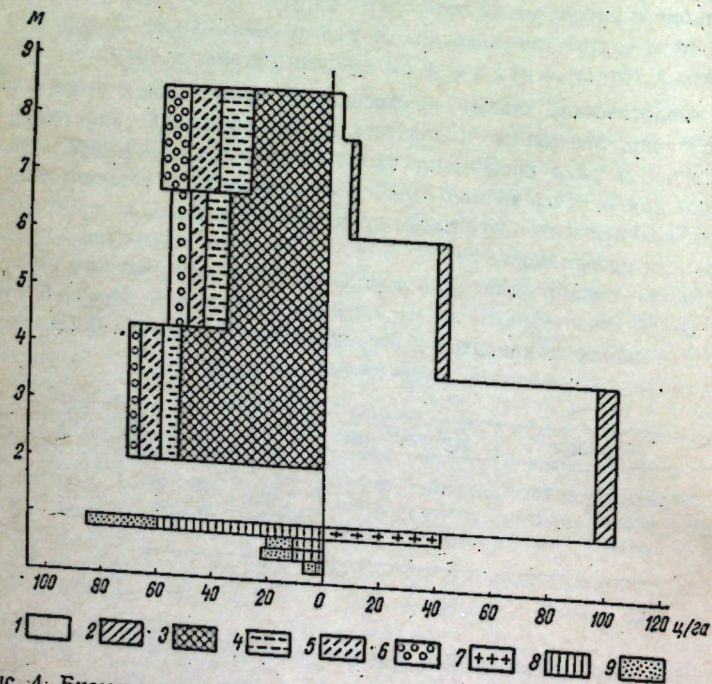


Рис. 4: Биомасса ценопопуляции яблони (*Malus sieversii*) в ее сообществе: 1 — древесина ствола; 2 — кора ствола; 3 — древесина толстых ветвей; 4 — древесина тонких ветвей; 5 — кора тонких ветвей; 6 — листья; 7 — комли; 8 — толстые корни; 9 — тонкие корни (Родионов и др., 1974)

Биоморфы (от греч. *bios* — жизнь и *morphé* — форма), феноиды (Negri, 1954) — жизненные формы, определяемые систематическим положением видов, их формами роста и биологическими ритмами. К особым группам биоморф относятся, напр., лишайники, мхи, хвощи, плауны, папоротники. Основными биоморфами среди высших растений являются деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички, полутравы и травы.

В мире животных классификация биоморф менее разработана. Назовем в качестве примера такие группы биоморф, как птицы, рыбы, или такие биоморфы, как бегающие хищники, бегающие травоядные, прыгающие травоядные (тушканчик, кафрский долгоног, кенгуру). Ср. *экоморфы* и *экобиоморфы*.

Бионт (от греч. *bion* — живущий) — отдельный организм, приспособленный к обитанию в определенных условиях биотопа. Различаются *ценобионты*, *аэробиионты* (обитатели суши), *гидробионты* (воды), *геобионты* (почвы) и др.

Биоритмы — см. *ритмика жизнедеятельности*.

Биострома (от греч. *bios* — жизнь и лат. *stroma* — ложе: Лавренко, 1964), слой живого вещества (Вернадский, 1926), *фитострома* (Высоцкий, 1925) — наиболее сложный и деятельный горизонт биосферы, область сопряженной эволюции видов (биоты) и биоценозов, т. е. *биотоценогенеза*. В экологическом отношении биострома разделяется на экосистемы разных рангов, начиная от соответствующих биоценозу ценоэкосистем. Мощность биостромы значительно уступает мощности всей биосферы; на суше она не превышает 50—60 м.

Биосфера (от греч. *bios* — жизнь и *sphaira* — шар: Зюсс, 1875; Вернадский, 1926), *эксфера* (многие западноевропейские авторы), *биогеосфера* (Дылис, 1964) — одна из земных оболочек (геосфер), в которой благодаря живым организмам преобразуется солнечная энергия, совершаются биогеохимические превращения веществ и преобладают вещества биогенного происхождения. Биосфера распространяется на стратосферу, тропосферу, гидросферу (воды океана и суши), часть литосферы. Верхняя граница биосферы ограничена озоновым экраном, задерживающим большую часть губительных для живых существ ультрафиолетовых лучей, а нижняя — тепловым барьером. Общая мощность биосферы может достигать 40 км. От всех других геосфер биосфера отличается наиболее энергичными химическими превращениями. По В. И. Вернадскому, она в этом отношении имеет следующие функции: газovou — все газы биосферы, в том числе кислород, так или иначе связаны с жизнью; окислительную — окисление более бедных кислородом соединений; кальциевую — выделение кальция в виде чистых солей;

восстановительную — создание сульфатов; концентрационную — скопление отдельных элементов из ранее рассеянных; разрушение органических соединений с выделением H_2O , CO_2 , N_2 . Та область биосферы, которая представлена биоценозами, «слоем живого вещества» (Вернадский, 1926), называется *биостромой* (Лазаренко, 1964), в ней находится основная часть биомассы. Современная биосфера — результат длительной эволюции (рис. 5), начавшейся после возникновения на планете жизни.

Лит.: Вернадский В. И. Избр. соч. М., 1960. Т. 5.

Биота (от греч. *bios* — жизнь) — совокупность видов растений и животных (флоры и фауны) биоценоза или биотической ассоци-

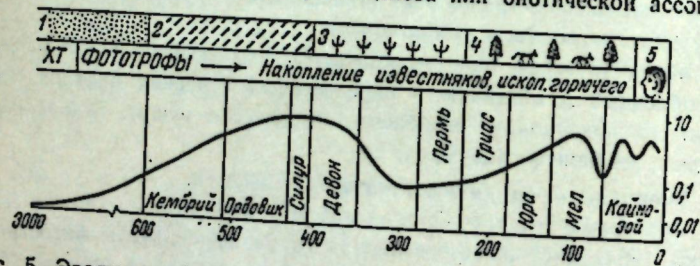


Рис. 5. Эволюция биосферы: 1 — только одноклеточные; 2 — многоклеточные организмы; 3 — наземная растительность и появление позвоночных животных; 4 — высшие растения и животные; 5 — взрыв популяции человека; ХТ — анаэробные хемотрофы. Кривая линия — колебание уровня кислорода в атмосфере (относительно современного уровня, принятого за единицу, — шкала по оси ординат: Одум, 1975)

ции, а также более крупных таксонов. Организмы биоты (*биоты*) связаны друг с другом сложными биотическими, а со средой — трансбиотическими взаимоотношениями.

Биотические взаимоотношения: контактные коакции (частично: Сукачев, 1953) — различные формы отношений организмов друг к другу в биоценозе. Их можно разделить на две группы: *квартиранство* — отношения, не сопровождающиеся передачей вещества и энергии, и *биотрофия* — сопровождающиеся такой передачей. Те и другие могут носить характер как внутривидовой (внутривидовой), так и межпопуляционный (в том числе межвидовой). Благодаря биотическим взаимоотношениям в сообществах наблюдаются очень сложные системы биотических связей (ср. *консорция*, *трофическая сеть*), приводящие к значительной ассоциированности видов. Ср. *трансбиотические взаимоотношения*.

Биотический потенциал — потенциальный рост численности по-

пуляции при ее размножении в геометрической прогрессии и в неконтролируемых условиях, т. е. без влияния каких-либо внешних факторов (Шарпан, 1930). При этом количество особей после некоторого времени (t) беспрепятственного размножения будет равно $N_t = 2^t \Delta$, где Δ — коэффициент, характеризующий темп размножения вида. Время, требуемое для удвоения численности популяции, равно $0,6931 : N_t$ (Одум, 1975); в экспериментальных условиях N_t крысы оказалось равным 0,104 в неделю, причем удвоение численности ее популяции происходит в 6,76 недели. В обычных условиях к величине биотического потенциала близка скорость размножения организмов с коротким жизненным циклом (бактерий при вспышке эпидемии, водорослей при цветении воды).

Биотоп (от греч. *bios* — жизнь и *topos* — место: Hesse, 1924) — однородный в экологическом отношении участок, соответствующий отдельным частям биоценоза или экосистемы, являющийся местом обитания того или иного вида животных или растений. Можно различать: *полипедон*, т. е. почвенные и донные местообитания, *климатоп*, т. е. местообитания в надземной части фитоценозов, и *гидротоп* — в наддонной части (водного) сообщества. Независимо от этого выделяются различные *микротопы*, являющиеся местом обитания микропопуляций (ср. *экогон*, *ценогон*).

Биотоценогенез (от биота, ценоз и греч. *genesis* — происхождение: Быков, 1970) — единый процесс эволюции видов (биота) и биоценозов как ценоэкосистем. Эволюция видов (биотоценогенез, *видообразование*) происходит параллельно с эволюцией биоценозов (в смене их *биоценогенезов*). Осуществляется путем все возрастающей ассоциированности видов, особенно в связи со специализацией биотрофии, усложнением трофических сетей (включая консорции), усложнением обмена веществ с внешней средой, особенно по линии биохимических процессов почвообразования.

Как эволюция видов, так и эволюция биоценозов регулируются одними и теми же каналами связей — трофическими и медиопативными. А осуществляются они под контролем изменяющихся климатических факторов. Ср. *авторегуляция биоценозов* и *коэволюция*.

Биотрофия (от греч. *bios* — жизнь и *trophé* — питание) — питание организмов (биотрофов) биомассой других организмов, одна из форм биотических взаимоотношений, обеспечивающая перенос энергии и веществ от продуцентов (их первичная продукция) к консументам (биосинтез вторичной продукции) и редуцентам.

Эффективность (\mathcal{E}) «работы» организмов на каждом из этих трофических уровней равна $\frac{100 \cdot A_2}{A_1}$, где A_1 — ассимиляция на

предшествующем уровне, а A_2 — на данном уровне.

Энергетический баланс биотрофного животного соответствует формуле $P_2 = M_3 + P_3 + R$, где P_2 — потребленная на питание продукция фитотрофа или биотрофа (заклученная в ней энергия), M_3 — не использованная организмом ее часть (выделенная с экскрементами) и мортмасса отмерших клеток и тканей, P_3 — чистая, или нетто-продукция животного и R — энергия, ушедшая в связи с дыханием.

Биотрофия имеет характер хищничества, или эпизатизма, паразитизма и симбиоза. Ср. *автотрофия* и *сапротрофия*.

Биотрофы — организмы, питающиеся биомассой других организмов, — *хищники*, *паразиты* и *симбионты*.

Биоценогенез (от биоценоз и греч. *genesis* — рождение), вековые смены (Gams, 1918), еосериум (Clements, 1936), филоценогенез (Сукачев, 1942), фитоценогенез (Сукачев, 1945) — исторический процесс формирования и развития биоценозов. Происходит путем смены (эзогенеза) доминирующих видов (с их консорциями), изменения состава биоценозов включением и исключением (трансгене-

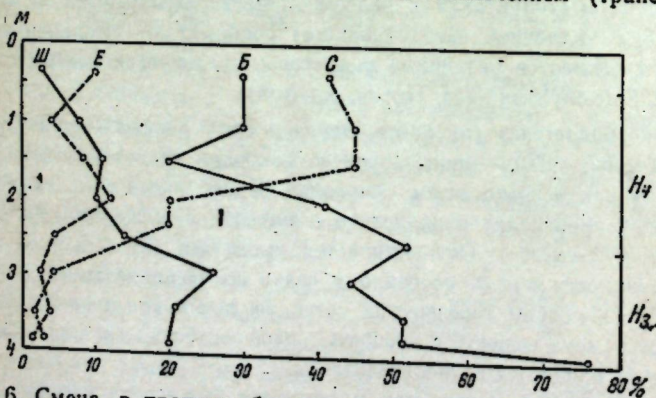


Рис. 6. Смена, в процессе биоценогенеза, широколиственных лесов на Дальнем Востоке сосновыми и кедровыми в среднем (H_3) и позднем (H_4) голоцене. Обозначения: Ш — широколиственные породы; С — сосны; Е — ели; Б — березы (по пылевой диаграмме: Нейштадт, 1957)

зом) видов и некоторой их трансформацией (специогенезом). На древних равнинах тропической зоны каждый этап биоценогенеза длился весьма продолжительное время (несколько миллионов лет); в умеренном климате он был более динамичным и происходил на протяжении лишь нескольких тысячелетий (рис. 6). Биоценогенез со-

проводился формированием новых разностей почв и являлся, таким образом, частью общего *биоценогенеза*.

Биоценозы (от греч. *bios* — жизнь и *koínos* — общий; Möbius, 1877) — устойчивые системы совместно существующих на некотором участке суши или водоема взаимодействующих автотрофных и гетеротрофных организмов (биоты) и созданной ими биоценотической среды (в том числе почвы, сапротелы и биоклимата). Организмы в биоценозах связаны между собой сложными *биотическими взаимоотношениями* и *трофическими связями*, в них протекают сложные процессы (*ценокинез*) продуцирования и распределения биомассы, круговорота веществ (*трансабиотические взаимоотношения*), *биоценотический отбор* видов. Являясь частями биостромы, биоценозы функционируют как продуктивные *ценоэкосистемы*, работая на получаемой автотрофами солнечной энергии и обладая способностью *авторегуляции* и восстановления путем сукцессий. Биомассу наземных биоценозов составляют преимущественно высшие растения (*продуценты*), масса животных (*консументов*) имеет лишь 0,010—0,001%. Несколько больших величин достигает биомасса микроорганизмов и грибов (*редуцентов*). Фитомасса автотрофных организмов в морских биоценозах благодаря гораздо более коротким срокам их жизни и значительно более высоким темпам размножения составляет лишь 35—50% от общей биомассы.

Биоценология (от биоценоз и греч. *lógos* — учение, наука; Gams, 1918) — наука о биологических сообществах или биоценозах, их составе, структуре, внутренней, или *биоценотической среде*, совершающихся в сообществах биотрофических и медиопативных процессах, механизмах регуляции и развития (*биоценогенеза*), продуктивности, использовании и охране сообществ.

Лит.: Dice L. R. *Natural communities*. London, 1952; Balogh J. *Grundzuge der Zoozoologia*. Budapest, 1953; Molinier R., Vignes P. *Ecologie et biocenotique*. Neuchatel, 1971. См. также литературу в статье *геоботаника и экология*.

Биоценометрия (Фрей, 1969) — раздел биоценологии, исследующий методы изучения биоценозов и экосистем (многомерная статистика, анализ распределения особей, моделирование и пр.).

Биоценотическая среда, фитоценотическая среда (Лавренко, 1959), фитосоциальная среда (Сукачев, 1928), фитосреда (Ревертатто, 1935), эндогенная среда (Gouinot, 1956) — внутренняя среда биоценоза (его ценоэкосистемы), созданная совокупным влиянием организмов на внешнюю среду интеграцией эдасфер, трансабиотическими взаимоотношениями, особенно круговоротом веществ, арена биотических взаимоотношений. В основе биоценотической среды

лежат особенности внешней среды (воздушной, минеральной, водной). Может быть разделена на две части: почвенную (полипедон) с ее гумусом, мортмассой и другими органическими веществами, часто в форме гидрогелей, и воздушную (климатон) с измененной интенсивностью и составом солнечной радиации, со специфическим аэрозолем (наличие в нем библинов, пыльцы и спор) с измененным составом газов.

Биоценотическая среда в морских биоценозах имеет свои особенности: наличие в воде растворенных органических веществ, продуктов метаболизма (белки, полисахариды, нуклеиновые кислоты, ферменты), которые, вероятно, играют и роль библинов. Их концентрация около 2,3 мг/л с общей массой в $3,25 \cdot 10^{12}$ т (Хайлоз, 1971). Здесь же постоянно находится детрит (в виде гидрозоля).

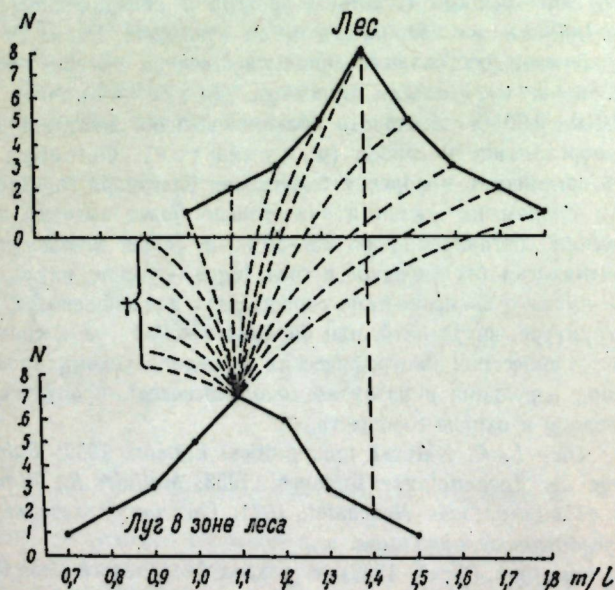


Рис. 7. Две ценопопуляции разных ценоэкотипов сняты (*Aegorodit alprestre*), могущие служить моделью биоценотического отбора. По оси абсцисс — отношение ширины (m) пластинок листьев к их длине (l), по оси ординат — число растений.

Биоценотические среды являются неотъемлемой частью биоценозов, превращающей их в ценоэкосистемы. Они претерпевали эволюционные изменения вместе с биоценозами в процессе биотоценогенеза. См. световой, тепловой, водный, воздушный и солевой режимы.

Биоценотические связи — связи, возникающие в процессе взаимоотношений организмов друг с другом и со средой. Разделяются на биотические и трансбиотические взаимоотношения, приводящие, в частности, к разным типам ассоциированности видов. Являются каналами передачи сигналов при авторегуляции биоценозов как ценоэкосистем.

Биоценотический отбор (естественный отбор второго порядка: Ревердатто, 1935) — постоянно происходящий при формировании и жизнедеятельности биоценозов отбор видов для совместного существования. Обуславливает стабильность биоценозов. Особенно интенсивен при синценогенезе. Происходит под непрерывным контролем биотрофии, аллелопатии и аллелосполии. Сопровождается значительной гибелью (элиминацией) особей и ведет к становлению хорошо адаптированных ценопопуляций (рис. 7). Без его участия не могли бы возникнуть и существовать саморегулирующиеся ценоэкосистемы биоценозов. Важнейшая форма стабилизирующего отбора. Биоценоческому отбору может предшествовать или сопутствовать экотопический отбор. Является частью и повседневным проявлением естественного отбора.

Биоцид (от греч. *bios* — жизнь и *cida* — убивать), экоцид — полное истребление жизни и экосистем на больших территориях. Термины появились в связи с практиковавшимся военщиной США тотальным уничтожением растительности и всего живого ядами, напалмом и бомбардировками на огромных территориях Индокитая.

Биоэкологический спектр — состав *экобиоморф* какой-либо территории, типа растительности, формации и пр., выраженный в процентах или абсолютных цифрах (ср. биологический, экологический спектры и нормальный спектр). Приведем биоэкологический спектр доминантов и субдоминантов СССР (папоротники, голосемянные и покрытосемянные; количество видов, — Быков, 1957: см. таблицу на с. 34).

Бисекта (от лат. *bisecta* — двурасщеченная) — см. вертикальная проекция.

Бонитет леса (от лат. *bonitas* — добротность) — показатель продуктивности леса. Различаются 5(7) классов бонитета, от I (и Ia) высшего до V (и Va) низшего (Орлов, 1911). Определяется бонитет (бонитировка) по средним высоте и возрасту деревьев с помощью особых таблиц.

Борьба за существование — термин, принятый Ч. Дарвином «в широком и метафорическом смысле», для обозначения противодействия организмов друг другу и условиям среды. Происходит в биоценозах и приводит к экотопическому и биоценоческому отбору,

| Биоморфы | Экоморфы | | | | | | | Всего |
|-------------------|--------------|------------------|----------------|-------------|-------------------|--------------|--------------|-------|
| | ксеро-фитные | мезоксеро-фитные | ксеро-зофитные | мезо-фитные | гигро-мезо-фитные | гигро-фитные | гидро-фитные | |
| Деревья | 15 | 13 | 18 | 129 | 15 | 4 | — | 194 |
| Кустарники | 50 | 20 | 12 | 146 | 130 | 5 | — | 363 |
| Полукустарники | 61 | 29 | — | 5 | 13 | — | — | 108 |
| Травы многолетние | 45 | 127 | 9 | 196 | 55 | 84 | 63 | 580 |
| Итого | 172 | 189 | 39 | 476 | 213 | 93 | 63 | 1245 |

а в конечном счете — к естественному отбору более приспособленных к условиям жизни организмов, в том числе и новых видов. Борьба за существование происходит в процессе: биотрофии, т. е. прямых взаимоотношений организмов, сопровождающихся непосредственным переходом органических веществ (и энергии) от одного организма к другому (при паразитизме, хищничестве и симбиозе), что часто приводит к конкуренции; при медиопатии, или средовлиянии, т. е. влиянии организмов друг на друга посредством изменения ими биоценотической среды: пертиненции — физического изменения среды (затенение, образование парникового эффекта и пр.), аллелопатии — изменения среды выделением в нее более или менее активных веществ — биолинов, аллелосполинов — изменения среды изъятием ряда веществ и физиологически активной радиации; медиопатия тоже может приводить к острой конкуренции (напр., при сильном затенении или критическом понижении количества пищи).

Брожение — разложение органических веществ бактериями и грибами с помощью выделяемых ими ферментов. Происходит путем экзотермических окислительно-восстановительных реакций с использованием освобождающейся энергии для биосинтеза аминокислот, белка и других органических веществ. При этом биосинтезе могут накапливаться конечные продукты реакций (напр., молочная кислота при молочнокислом брожении). Важное значение в ценоэкосистемах имеет сбраживание белков и аминокислот гнилостными бактериями (*Clostridium*). Ср. дыхание анаэробное и дыхание аэробное.

Брутто-продукция ценоэкосистемы (от итал. brutto — нечистый), общая первичная или вторичная продукция — общее накопление органического вещества автотрофными растениями или биотрофны-

ми животными за единицу времени (год) и на единицу площади. Ср. нетто-продукция.

Буферность почвы — большая или меньшая способность почвы (и почвенных растворов) сохранять реакцию среды (рН) при действии кислот и щелочей. Так, слабоподзолистые почвы имеют буферность (по отношению к кислоте) 2—3, черноземы — 5—8, каштановые почвы — 8—10, солонцы — 10 (по сравнению с песком, где она равна 1). Один из важных показателей стабильности, или устойчивости, ценоэкосистем.

Вековая ритмика, разногодичная, климатическая — изменения сообществ, происходящие на протяжении многих лет в связи с циклическими колебаниями солнечной активности и ежегодными колебаниями климата, одна из форм ценокинеза. Выражается в значительных колебаниях прироста биомассы как в лесных, так в степных и пустынных биоценозах, продуктивность которых может в 1,5—2 раза отклоняться от многолетней средней. Вековые изменения луговых сообществ могут быть настолько значительными, что соз-

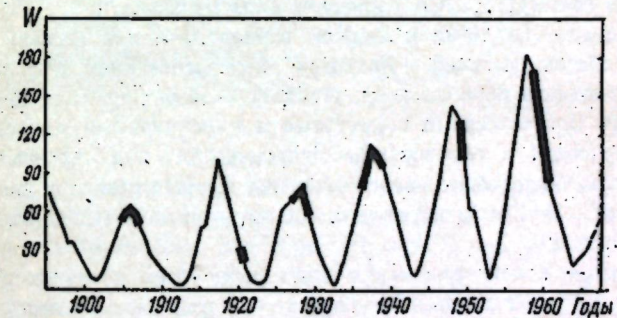


Рис. 8. Связь массового размножения (отмеченные участки на кривых чисел Вольфа) водяной полевки (*Arvicola terrestris*) с периодами солнечной активности. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — числа Вольфа (Пантелеев, 1968).

дается впечатление о их переходе в разряд других ассоциаций (Работнов, 1955). Происходят колебания и возрастного состава ценопопуляций, смещение или неполное прохождение фенологических фаз у растений. Соответственные изменения наблюдаются у гетеротрофных компонентов (рис. 8). Ср. годовую ритмику и сезонную ритмику.

Вековые смены (Gams, 1918), филогенотические смены, или

филоценогенез (Сукачев, 1928, 1948), фитоценогенез (Сукачев, 1945; Быков, 1953), общие смены (Ярошенко, 1964) — этими терминами обозначалась «эволюция типов сообществ» (Александрова, 1964), точнее, биоценозов, т. е. биоценогенез.

Верность видов (Вауп-Blanquet, 1928) — показатель привязанности вида к определенной ассоциации, формации или типу растительности. Различаются следующие степени верности (шкала):

5 — верные виды, встречающиеся только в данной категории растительности;

4 — постоянные, встречающиеся преимущественно в ней;

3 — благосклонные, встречающиеся во многих категориях, но предпочитают данную;

2 — спутники, встречающиеся в разнообразных ассоциациях;

1 — случайные, чуждые данной категории растительности. Ср. ассоциированность.

Вертикальная проекция, бисекта (Clements, 1965) — уменьшенная проекция растений на параллельную вертикальному разрезу биоценоза поверхность бумаги. На бисекте фиксируется структура сообщества, составляющие его слои, ярусы и биогоризонты, их вертикальная сомкнутость. Ср. горизонтальная проекция.

Веткопад — опадение в жаркий период лета или осенью однолетних побегов растений. Является приспособлением к условиям неблагоприятного периода года. Придает особый характер обогащению почвы органическими веществами и минеральными веществами, иногда приводит к образованию микроценозов под кронами и к общей мозаичности биоценозов. Веткопад имеется, напр., у саксаула (*Haloxylon aphyllum*), некоторых видов жузгунов (*Calligonum*) и др. Ср. листопад.

Ветры — потоки воздуха в атмосфере. Один из существенных факторов внешней среды. Так, ветры распределяют атмосферные осадки, приводят к гибели урожая и снижают активность и численность животных (суховеи). Могут оказывать формирующее влияние на фитоценозы, вызывая, напр., образование сообществ флаговых форм деревьев. Внутри сообществ воздушные течения значительно ослабляются. Тем не менее и здесь они играют большую роль в переносе спор, пыльцы и семян (анемофильных и анемохорных) растений. Являются одной из особенностей воздушного режима сообществ. Ср. акустику биоценозов.

Взаимовлияние ценозосистем или биоценозов — влияния, осуществляемые посредством экотонных сукцессий и пертиненции на границе сообществ, смещения видоизмененной биоценозами среды, напр., течением влажного и прохладного воздуха (от мезофитных

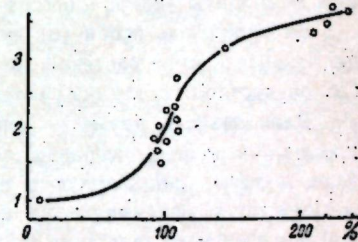
сообществ) и стоком и притоком гравитационной и грунтовой воды, обогащенной или, наоборот, обедненной органическими и минеральными веществами. Воздушные и водные течения способствуют также перемещению плодов и семян, спор и пыльцы от одного ценоза к другому. Немалое значение имеют также регулярные перемещения особей полиценотических популяций животных.

Взаимоотношения организмов — см. биотические взаимоотношения.

Взаимоотношения организмов со средой — см. трансбиотические взаимоотношения.

Видовой состав биоценоза, его биота — число видов растений (и животных) или входящих в него ценопопуляций. В большинстве

Рис. 9. Зависимость разнообразия видов птиц от покрытия растительности. По оси абсцисс — сумма процентов ярусного покрытия, по оси ординат — разнообразие видов по формуле Шенона (Уиттекер, 1980)



случаев определяется путем внимательного осмотра значительной части сообщества. Чем крупнее исследуемая территория, тем полнее выявляется биота. Так, для площадей в 2, 16 и 64 м² число регистрируемых видов растений, по Арреннису, возрастало соответственно от 12,6 до 25,2 и 40,0. Видовое разнообразие, как правило, увеличивается по мере происходящей сукцессии (в связи с возрастанием количества ниш) вплоть до установления его стабильной структуры (рис. 9). Применяется несколько индексов разнообразия видов. Ср. участие вида.

Видообразование — процесс трансформации (формообразования) и возникновения новых видов путем естественного отбора форм, наиболее приспособленных к условиям тех или иных типов биоценозов (ценозосистем) и климатических условий, из числа постоянно изменяющихся, гибридизирующих и мутирующих особей и популяций. Биоценозы оказывают разностороннее влияние на этот процесс: воздействие биотической среды и адаптация к ней (умброфильность, эпифильность, сапрофильность), опосредствованное влияние организмов при питании (конкуренция при аллелопатии), микромутационное воздействие биотических (при аллелопатии), слож-

ные трофические отношения с конкуренцией (при биотрофии). Видообразованию способствует *адаптивная радиация* популяций. Как видообразование, так и вся эволюция видов регулируются теми же каналами связей (биотрофическими и медиопативными), что и биоценогенез; это в общем итоге и связывает их в единый эволюционный процесс (*биотоценогенез*).

Виоленты (от лат. *violens* — неистовый; Раменский, 1938) — виды, наиболее мощные по способности образовывать сообщества или стойко внедряться в них. Энергично развиваются; захватывая территорию, удерживают ее за собой, подавляя и заглушая соперников превосходящей энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды. Л. Г. Раменский называл их «двумя растительного мира». Сюда относятся многие, особенно мезофильные доминанты (напр., *Quercus robur*).

Виргинильные особи (от лат. *virginitas* — девственный) — хорошо развитые особи растений, но еще не цветущие и не плодоносящие. См. *возрастной состав популяций*.

Влагодкость почвы — способность почвы поглощать и удерживать (в данных условиях) то или иное количество воды. Различают полную, капиллярную и наименьшую влагодкость. Последняя соответствует максимальному количеству влаги, удерживаемой почвой при глубоком залегании грунтовых вод.

Влагооборот — процесс перемещения воды в атмосфере, биосфере и гидросфере Земли (частично внутри экосистем). Состоит из испарения воды, переноса водяных паров воздушными потоками, конденсации и возвращения в виде осадков (дождя, снега, града) в наземные или морские экосистемы. Перемещение воды речными потоками в озера, моря и океаны.

Влажность воздуха — количество водяного пара в воздухе. Определяется, в частности, абсолютная (масса водяных паров, г/м³) и относительная (отношение содержащихся в воздухе паров к максимально возможному при данной температуре, %) влажность воздуха. Основным прибором для определения влажности является аспирационный психрометр. Влажность воздуха оказывает существенное влияние на жизнедеятельность ценобионтов как растений (напр., влияние на интенсивность транспирации), так и животных (напр., влияние на развитие, плодовитость и даже поведение насекомых). См. *гидротермический коэффициент*.

Влажность завядания — влажность почвы при устойчивом завядании растения, произрастающего на этой почве (растение увядает и уже не восстанавливает тургора при переносе в атмосферу, насыщенную водяными парами). Может служить показателем боль-

шей или меньшей ксерофильности растений. Ср. *водный дефицит*.

Влажность почвы — количество воды в почве. Различают абсолютную (в % к ее массе) и относительную (отношение абсолютной влажности к полевой влагодкости почвы, %) влажность. Абсолютная влажность почвы определяется после взвешивания ее проб (в алюминиевых биксах) в сыром и сухом (после сушки при 105—110° до постоянной массы) состоянии по формуле

$$W = \frac{P_b - P_c}{P_c - P_n} \cdot 100,$$

где P_b , P_c , P_n — соответственно масса биксов с влажной почвой, сухой почвой и масса пустого бикса. Образцы почвы берутся из разных почвенных горизонтов.

Внешняя среда — среда, окружающая биоценозы (ценоэкосистемы), физическая основа их биоценотической среды, атмосфера и ее циркуляция, солнечный свет и теплота, материнская порода почвы, ее химические вещества, газы и растворы, вода и влажность атмосферы и почвы, общий климат территории или акватории. Режим всех этих факторов отличается ритмичностью: суточный, обусловленной вращением Земли — изменение прихода солнечной радиации и теплового режима и влажности в течение суток; годовой, связанной с вращением Земли вокруг Солнца — колебания прихода солнечной радиации и тепла, изменение альбедо поверхности планеты по сезонам года; вековой — особенно связанной с циклами солнечной активности. См. *водный, воздушный, световой, солевой и тепловой режимы*. Ср. *ритмику жизнедеятельности организмов и ценокинез*.

Вода — окись водорода (H₂O), встречается в жидком, твердом (снеговой покров, лед) и газообразном (туман) состоянии. Входит в состав почв, растений, грибов, животных, находится в атмосфере ценоэкосистем. Играет важную роль в выветривании. Образует гидросферу. Имеет большую или меньшую минерализацию (воды с минерализацией выше 5% называются рассолами, от 0,1 до 5% — минеральными, а меньше — пресными). Вода в почве содержится в нескольких формах: парообразная, находящаяся в составе почвенного воздуха; гигроскопическая, адсорбированная почвенными частицами; пленочная, находящаяся на поверхности почвенных частиц (способна передвигаться от более влажных к менее влажным частицам); капиллярная, удерживаемая в мелких порах почвы силами вогнутых менисков; гравитационная, преимущественно вода атмосферных осадков, стекающая по крупным порам почвы, питает грунтовые воды, которые могут

течь и скапливаться в меньших («верховодка») или больших количествах, особенно на водоупорных горизонтах. Парообразная и гигроскопическая вода обычно недоступна для высших растений. Нижним пределом доступной почвенной влаги является влажность, близкая к *влажности завядания*.

Водный дефицит — недостаток влаги в тканях растений, возникающий при дефиците влаги в почве и низкой влажности воздуха. Приводит к потере тургора и завяданию растений. Устойчивому их завяданию соответствуют летальные величины водного дефицита. Выражается в процентах от полной обводненности тканей. Наибольших величин водный дефицит достигает у ксерофитов. Так, у *Artemisia terrae-albae* он достигает 70% (Ю. И. Васильев).

Водный режим — особенности и изменения объемов находящейся в биоценозах (ценоэкосистемах) воды. Имеет суточную, годовую и вековую ритмику: поступления воды в системы (осадки, принос снега ветрами, поверхностный и почвенный приток, подъем грунтовых вод, конденсация водяных паров в поверхностных слоях почвы, адсорбция их растениями — корой древесных растений, растениями-подушками, мхами, лишайниками, колониальными водорослями и пр.), передвижения внутри систем (использование организмами, удержание биомассой, почвой и атмосферой, транспорт по трофическим каналам), накопления и расхода воды (на транспирацию и дыхание, испарение с поверхности почвы, потери с турбулентными потоками атмосферы, с поверхностным и почвенным оттоком, со снегом и пр.).

Различаются следующие типы водных режимов почв:

мерзлотный — в области вечной мерзлоты;

промывной — в областях с преобладанием годовой суммы осадков над испаряемостью; часть влаги через толщу почвы уходит в горизонт грунтовых вод;

периодически промывной — в областях с более или менее равным количеством осадков и испаряемости; нисходящее передвижение влаги происходит лишь в отдельные годы;

непромывной — в областях с суммой осадков меньшей, чем величина испаряемости; грунтовые воды на большой глубине;

десуктивно-выпотной — в областях, где сумма осадков тоже меньше величины испаряемости, но грунтовые воды находятся на небольшой глубине и верхняя часть капиллярной каймы входит в почвенный слой;

выпотной — там же, но с более обильным питанием грунтовыми водами; преобладает восходящее передвижение влаги.

Водоохраняющие зоны лесов — лесные зоны в бассейнах рек.

Установлены и устанавливаются для обеспечения наиболее благоприятного водного режима рек.

Водопроницаемость почвы — способность пропускать воду, определяемая мощностью слоя воды, поступающей в почву через ее поверхность в единицу времени.

Водоупорный горизонт — слой грунта или почвы с очень низкой водопроницаемостью или полной непроницаемостью.

Воздухоёмкость почвы — максимальный объем воздуха, содержащийся в воздушно-сухой почве (полная воздухоёмкость) или его содержание при данной влажности почвы (% объема).

Воздушный режим — подвижное состояние атмосферы и ее газов в биоценозах (ценоэкосистемах). Прежде всего, это обмен воздушными массами между атмосферой внешней и биоценотической среды (в частности, почвы). Носит турбулентный (беспорядочный), ламинарный (параллельными струями — *ветер*) и конвекционный (встречными объемами) характер. Все это имеет большое значение в круговороте ряда веществ, в том числе воды (см. *влажность воздуха*). Воздух является источником кислорода и углерода, а также азота для питания организмов, что придает особый характер обмену этих газов, происходящему к тому же в циклическом суточном и годовом ритме. Воздушная среда ценоэкосистем как в надземных, так и в почвенных горизонтах сильно изменена совершающимися биогенными круговоротами веществ и особенно различными *биолинами* (в том числе ароматическими веществами). Воздушный режим может быть сильно нарушен *загрязнением* атмосферы.

Возобновление — непрерывный процесс обновления ценопопуляций в биоценозах. Обеспечивается размножением. В ценных и охраняемых биоценозах применяется контроль за состоянием возобновления. Его надежность может быть выяснена при помощи индекса возобновления: $J = \frac{N \cdot k}{t}$, где N — количество половозрелых особей на единицу площади; t — средняя продолжительность жизни особи; k — отношение n -количества всходов и подроста (до 0,1 t) к $20 N$, т. е. $\frac{n}{20 N}$. (Индекс применим только для растений с $t > 10$).

Для оценки возобновления доминирующих лесных пород применяются *шкалы возобновления*.

Возраст растений и животных — продолжительность существования их особей. У растений различают собственный, общий, средний и предельный возраст. Собственный возраст — продолжительность существования от прорастания растения до настоящего времени. Общий возраст определяется у растений, размножающихся

вегетативным путем. Он складывается из собственного возраста материнского растения и собственного возраста дочернего организма. Определяется возраст по годичным слоям (у древесных и кустарниковых растений подсчет ведется на спице или цилиндре древесины, извлеченном с помощью бурава Плеслера), количеству годичных приростов (у деревьев и кустарников), годичным рубцам, количеству парциальных кустов и путем продолжительного наблюдения за ростом (травянистые растения). Более 100 лет живут многие древесные растения. Секвойя гигантская и новозеландская каури живут более 3 тысяч лет.

У животных также различают собственный, средний и предельный возраст. Применяют самые различные методы определения возраста, в зависимости от систематического положения и морфологии видов. Более 100 лет живут осетры и грифы, более 150 — слоновая черепаха, более 300 — сом.

Возрастной состав популяции — распределение особей ценопопуляции по возрастам и фазам развития. У растений различаются особи: латентные (покоящиеся в виде семян, луковиц, клубней, корневищ, спор), инфантильные (всходы однолетников и однолетние особи многолетников — самая уязвимая часть популяций с наибольшим процентом гибели), ювенильные (юношеские, интенсивно растущие), виргинильные (хорошо развитые, но еще не спороносящие или не цветущие и не плодоносящие), генерирующие (спороносящие и плодоносящие), сенильные (старческие, со сниженной интенсивностью фотосинтеза и синтеза ауксинов, неспороносящие и неплодоносящие). Доминирующие деревья и кустарники распределяются по классам возрастов — у хвойных и «твердолиственных» деревьев установлены 20-летние классы, у мягколиственных — 10-летние, у кустарников — 5-летние.

У животных тоже различаются ювенильные, или младенческие, группы (новорожденные, малышки), подрастающие (птены, особи молочного питания), половозрелые и старческие особи. В устойчивой ценоэкосистеме популяция стремится к установлению устойчивой возрастной структуры (рис. 10).

Воссоздание биоценозов — одна из новейших проблем биоценологии — восстановление исчезнувших с лица земли или на определенной территории биоценозов (ценоэкосистем).

Владимы делювиальные и аллювиальные — сравнительно небольшие бессточные равнины — такры, соры, фульджии, вадии, котловины выдувания. Их водный режим определяется характером грунта и окружающего рельефа, а развивающиеся ценоэкосистемы носят субклимаксовый характер.

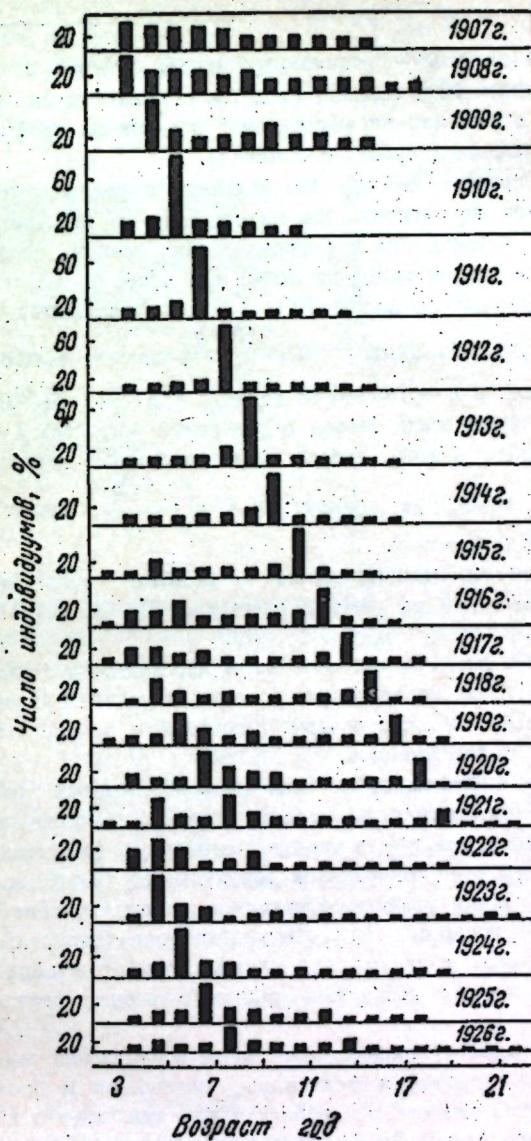


Рис. 10. Возрастная структура популяции сельди (*Clupea harengus*) Тимофеев-Ресовский, 1973)

Вскипание почвы — реакция карбонатов кальция с нанесенной на почву каплей 10% соляной кислоты, показывающая присутствие карбонатов в том или ином горизонте почвенного профиля и место их в этом профиле (глубина вскипания).

Встречаемость — частота нахождения определенного вида в биоценозе или вероятность его нахождения на пробной площадке. Зависит от численности и распределения особей ценопопуляции. Определяется учетом видов на более или менее большом количестве проб или пробных площадок (0,1—1 м²) и выражается процентом площадок с участием вида, т. е. $R = \frac{100 \cdot n}{n_0}$, где n_0 — общее число взятых площадок, а n — с особями данного вида. $R > 80$ (90) % определяет константные виды. Метод определения встречаемости разработан С. Raunkiaer (1909). Установлена зависимость встречаемости от численности особей на квадрат: $m = \ln \left(1 - \frac{R}{100} \right)$, где m — среднее число особей на квадрат.

Встречаемость доминирования — частота нахождения вида с его доминированием на учетной площадке (De-Vries, 1937). См. *метод порядка*.

Всхожесть семян — их способность переходить в стадию всходов (прорасти). Зависит от возраста семян и условий внешней среды (температуры, влажности почвы). Выражается в процентах проросших семян. Ср. *рождаемость*.

Выборка информации — исследование сложных объектов (в том числе биоценозов и популяций) изучением множества их частей, что позволяет получать вполне достоверную (репрезентативную) характеристику всей генеральной совокупности (напр., всего биоценоза). Этому более всего удовлетворяет вполне случайное размещение пробных площадок или систематическая (напр., с распределением площадок в шахматном порядке) выборка образцов. Статистические методы позволяют судить о репрезентативности выборки.

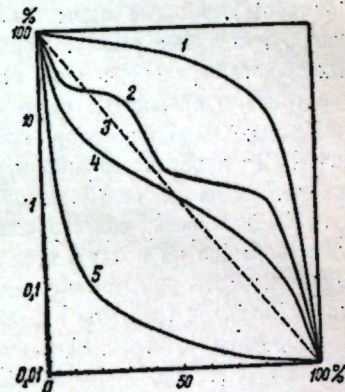
Выветривание — процесс разрушения и изменения горных пород литосферы под влиянием физических, химических и биологических факторов (механическое раздробление корнями, химическое изменение их выделениями корней и ризондов, биохимическое действие в процессах почвообразования).

Выделение веществ — см. *экскреция веществ*.

Выживаемость — средняя вероятность сохранения организмов того или иного поколения для жизни и участия в воспроизведении популяции или вида (в биоценозе, экосистеме). В общем ходе эво-

люции выживаемость возросла на много порядков, так как средняя выживаемость у бактерий 10⁻⁷—10⁻⁸%, а у высших животных 10—30% (Завадский, 1971). Число выживших особей потомства (к данному моменту) может быть показано в виде кривых выживаемости (рис. 11). Ср. *возобновление*.

Рис. 11. Типы кривых выживаемости: 1 — гибель в основном в конце жизни; 2 — в разных фазах онтогенеза; 3 — выживаемость равномерна; 4 — S-образная кривая выживаемости; 5 — высокая смертность в начале жизни. По оси ординат — гибель в %, по оси абсцисс — выживаемость в % (Одум, 1975)



Выносливость организмов — их способность переносить экстремальные условия внешней среды. Особенно важна засухоустойчивость и термоустойчивость видов. По термоустойчивости различают stenotherмные виды, приспособленные к ограниченным колебаниям температур (напр., водные растения и животные), megatherмные — к высоким температурам (см. *жаростойкость*), microtherмные — к низким (см. *зимостойкость*) и эври-термные — к значительным колебаниям температур (напр., *Haloxylon aphyllum*, *Bubo bubo*). Ср. *термофильность*.

Выщелачивание — процесс перехода в раствор водорастворимых веществ горной породы или почвы и вынос из экосистемы или перевод их в глубокие (в частности, подпочвенные) горизонты. Особенно активно в экосистемах с промывным водным режимом при осадках, превышающих расход влаги на транспирацию (выщелоченные черноземы и выщелоченные лесные почвы некоторых районов). Ср. *щелочность почв*.

Газоустойчивость растений — их способность сохранять жизнеспособность в условиях загрязнения воздушной среды вредными газами (особенно опасны из них сернистый ангидрид, фтор, хлориды, двуокись азота).

Галофиты (от греч. *hals* — соль, *eidos* — сходный и *phyton* —

растение), галоидофильные растения — растения солонцовых почв. Чаще всего это галоидоксерофиты.

Галофилы (от греч. *hals* — соль и *philéo* — люблю) — солелюбивые животные. На суше значительной галофильностью обладают насекомые солончаков (напр., некоторые жуки — *Cicindela cinctata*). Многие виды имеют значительную эвригалофильность (напр., проходные рыбы). Кроме них большинство морских животных стеногалофильно, причем животные планктона имеют концентрацию солей в организме, очень близкую к их концентрации в морской воде. Однако некоторые костистые рыбы выделяют избыток Na^+ и Cl^- ионов через жабры, а птицы — через специальные солевые железы на голове. Ср. *галофиты*.

Галофильность, солестойкость — адаптированность организмов к существованию на почвах, в почвах и водах, более или менее богатых легкорастворимыми солями. Солеустойчивые организмы делятся на *галофитов* (растения) и *галофилов* (животные).

Галофиты (от греч. *hals* — соль и *phytón* — растение) — солеустойчивые растения, принадлежащие к разным экоморфам по галофильности. Особенно интересны галофиты группы галоксерофитов, обладающие значительной устойчивостью к высоким концентрациям солей и часто имеющие суккулентность (напр., *Halospermum strobilaceum* — эвгалофит и *Rubia cretacea* — базифит). Некоторые из них развивают огромное осмотическое давление. Так, у *Atriplex confertifolia* оно достигает 153 атм, или $155 \cdot 10^5$ паскалей (Horris, 1921); галомезоксерофиты способны выделять излишек солей специальными железками (напр., *Limonium gmelinii* — криногалофит) или имеют возможность регулировать проницаемость клеточных мембран при карбонатной солености почв (кальциевые и натриевые соли углекислоты, напр. *Artemisia lerschiana* — гликогалофит); галоксеромезофиты (напр., *Elymus sabanus*); галомезофиты (*Salicornia europaea*) — развивающее осмотическое давление до 100 атм, или $101 \cdot 10^5$ паскалей (Келлер, 1920); галогидрофиты (*Zostera marina*). К галофитам относятся и некоторые бактерии (выносят присутствие в воде NaCl в концентрации до 25%), а также все водоросли морей и океанов. Концентрация солей в их организмах очень близка к их концентрации в морской воде. Ср. *базифиты* и *галофилы*.

Гелиофильность (от греч. *hélios* — солнце и *philéo* — любить) — отношение организмов к свету. Различают растения светлюбивые (гелиофиты), теневыносливые (умбративные), тенелюбивые (сциофиты), не нуждающиеся в свете, напр. грибы и бактерии (агелиофиты). Морские водоросли имеют очень широкий диапазон освеще-

ния: флюктофиты — водоросли литоралей, обитающие в условиях приливно-отливной ритмики освещения, плезифиты — водоросли сублиторали, находящиеся в зоне поглощения красных лучей спектра (до глубины 10 м), диафиты — водоросли, обитающие в зоне поглощения оранжевых лучей спектра (до 100 м) и батофиты — мельчайшие кокколитофоридные водоросли, имеющие красный фотосинтезирующий пигмент и обитающие в зоне поглощения зеленых и голубых лучей спектра (до 500 м).

Животные тоже имеют большую или меньшую гелиофильность. Большинство из них относится к гелиофилам; имеются и сциофилы, и обитатели лишенных света пещер — агелиофилы (напр., пещерная саламандра), а также афотической, тоже лишенной света зоны океана (напр., сифонофора *Physalia*).

Гелофиты (от греч. *hélo* — болото и *phyton* — растение) — болотные растения, в большинстве случаев являются *гигрофитами*.

Гемикриптофиты (от греч. *hēmi* — полу-, *kyruptós* — скрытый и растение) — растения, у которых зимующие органы и почки возобновления находятся на уровне поверхности земли; почки защищены чешуйками, снежным покровом и подстилкой. Ср. *экобиоморфы*.

Генерирующие особи (от лат. *generatio* — рождение) — половозрелые и размножающиеся особи. Из них приступившие к размножению в раннем возрасте называются *прематурными* (от лат. *praematurus* — весьма ранний). Ср. *возрастной состав популяции*.

Геном (нем. *Genom*; Winkler, 1920) — гаплоидный набор хромосом или совокупность генов данного организма, несущих генетическую информацию о видовых и индивидуальных особенностях организма. В геномах, особенно доминантов и преобладающих, закодированы основные трофические связи и адаптированность к определенной биоэкологической среде.

Генофонд (от греч. *gēnos* — род и фонд) — более или менее богатый состав аллелей, или генов, у популяций или видов, о котором часто судят по элементарным особенно ценным признакам видов (формы, разновидности и полезные качества), по их фенотипу.

Генэкология (от греч. *gēnesis* — происхождение и экология), биосистематика — раздел систематики животных и растений, изучает внутривидовые таксоны, особенно экотипы и популяции, их *генофонд*.

Геобий (от греч. *ge* — земля и *bios* — жизнь). См. *биогеографические зоны*.

Геоботаника (от греч. *ge* — земля и *botanikós* — относящийся к растениям; Рупрехт, 1866), фитосоциология (Пачоский, 1896),

фитоценология (Gams, 1918) — наука о растительных сообществах, или *фитоценозах*, их составе, строении, особенностях биоценотической среды, а также продуктивности, использовании и преобразовании. Объектом геоботаники являются фитоценозы и создаваемый ими растительный покров. Она исследует морфологию фитоценозов, биотические взаимоотношения в них, особенности внутренней среды фитоценозов (*синэкология*), историческое развитие (*ценогенез*) и классификацию фитоценозов. Формируется и агроценология — наука об агроценозах, или культурэкосистемах. Геоботаника тесно связана с экологией растений и животных, почвоведением и климатологией, географией растений и животных, геоморфологией и рядом других наук.

При рассмотрении вопросов авторегуляции и ценогенеза геоботаника привлекает нужные материалы о биоценозах, и в этом случае рассматривает фитоценозы как биоценозы суши или как *ценоэкосистемы*.

Лит.: Пачоский И. К. Основы фитосоциологии. Херсон, 1921; Сукачев В. Н. Растительные сообщества. 4-е изд. М.; Л., 1928; Полевая геоботаника. (Под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина). М.; Л., 1959, т. 1; 1960, т. 2; 1964, т. 3; Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.; Л., 1961; Воронов А. Г. Геоботаника. М., 1963; Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964; Раменский Л. Г. Избранные работы. Л., 1971; Трасс Х. Х. Геоботаника: (История и современные тенденции развития). Л., 1976; Работнов Т. А. Геоботаника. М., 1978; Быков Б. А. Геоботаника. 3-е изд. Алма-Ата, 1978; Уиттекер Р. М. Сообщества и экосистемы: Пер. с англ. яз. М., 1980. Weaver I. E., Clements F. E. Plant ecology. N. Y.; London, 1929—1930. Klika J. Nauka o rostlinnych spolecenstvech (fytocenologie). Praha, 1955; Scamoni A. Einfuehrung in die praktische Vegetationskunde. Berlin, 1955; Tomaselli R. Introduzione allo studio della Fitosociologia. Milano, 1956; Braun—Blanquet J. Pflanzensoziologie. 3 Aufl. Wien; N. Y., 1964; Knapp R. Einfuehrung in die Pflanzensoziologie. 3 Aufl. Stuttgart, 1971; Walter H. Allgemeine Geobotanik, Stuttgart, 1973.

Геоморфологическое положение экосистем. На суше это в основном водораздельные равнины (*плакоры*, *предплакоры*, *впадины аллювиальные или делювиальные*), равнины низменные, озерные и речные долины (*плаккаты*), горные склоны и шлейфы.

Геосферы (от греч. *ge* — земля и *sphaîra* — шар) — концентрические сферы, слагающие Землю. Верхняя из них *атмосфера*, затем *биосфера* и *гидросфера*, *литосфера*, или земная кора, мантия и ядро Земли.

Геофилы (от греч. *ge* — земля и *philéo* — люблю) — животные, обитающие в почвах, илах, иногда и в более плотных породах (напр., дождевые черви, морской моллюск, обитающий в иле, — *Modiola phaseolina*).

Геофиты (от греч. *ge* — земля и *phytón* — растение), геофильные растения, имеющие почки возобновления и запасные питательные вещества в органах, находящихся в почве. К геофитам относятся луковичные, клубневые и корневищные растения. Большинство геофитов имеет способность углублять луковицы, клубни и корневища путем втягивания сократимыми корнями или путем геотропического вставания побега в почву (ср. *экобиоморфы*). К геофитам относятся, напр., многие виды *Allium*, *Crocus*, *Scaligeria*, *Tulipa*, *Leontice*, *Rheum*.

Геохимические факторы — влияющие на организмы и биоценозы особенности минерального состава грунтов, почв, почвенных растворов и воды в водоемах. Часто отличаются очень большими градиентами. Напр., по среднему количеству йода экотопы могут отличаться друг от друга в 100—450, по бору — в 500, кобальту — в 2000 раз (Ковальский, 1974) и далеко выходить за границы амплитуд толерантности организмов. Вместе с тем многие химические элементы — необходимое условие существования видов.

Геохимия ландшафта — раздел геохимии, исследующий процессы аккумуляции, размещения, миграции и выноса химических элементов в современных и древних *ландшафтах*.

Гербициды (от лат. *herba* — трава и *cida* — убивать) — вещества, применяемые для уничтожения растений, особенно сорняков, путем опрыскивания, опыливания или внесения в почву. Служат для улучшения агроценозов и фитоценозов (особенно луговых). Употребление ядовитых (напр., пентахлорфенолята натрия) или очень стойких гербицидов (напр., производных триазинов) может приводить к нежелательным последствиям и их употребление должно строго контролироваться.

Герпетобий (от греч. *herpetón* — пресмыкающееся и *bios* — жизнь). См. *биэгоризонты*.

Гетеротелергоны (от греч. *héteros* — другой и *телергоны*: Киршенблат, 1968) — биолиты животных, действующие на животных других видов. Разделяются на *лихневмоны* — вещества, выделяемые мирмекофилами (постоянными обитателями муравейников и термитников), вызывают у муравьев и термитов определенное поведение, напр. уход за отложенным мирмекофилами потомством; *аминоны* — вещества для защиты от врагов (у многоножек, насекомых, амфибий); *ксеноблаптоны* — токсины эндопаразитов.

тов. (Некоторые из выделяемых в биоценотическую среду телергонов оказывают действие не только на животных, но и на растения. В этой функции их можно именовать фитогонами. — Б. Б.). Ср. *гомелергоны*.

Гетеротрофизм (от греч. *heteros* — другой и *trophé* — питание) — питание животных и некоторых растений (неспособных синтезировать органические вещества из неорганических) готовыми органическими веществами. Различается *биотрофизм* и *сапротрофизм*. Гетеротрофы играют роль консументов, производящих вторичную продукцию, и редуцентов, преимущественно расщепляющих органические вещества до простейших. Ср. *автотрофия*.

Гетеротрофная фаза сукцессии — фаза развития биоценоза (ценоэкосистемы), при которой (на ранних стадиях) количество энергии, заключенной в первичной продукции (P), меньше, чем количество энергии, затрачиваемой на дыхание (R), т. е. $P: R < 1$. Ср. *автотрофная фаза сукцессии*.

Гиббереллины (от *Gibberella* — род грибов) — группа различных веществ, содержащихся в некоторых низших растениях и играющих в фитоценозах роль биолинов, стимулирующих рост и отчасти развитие высших растений. Напр., гиббереллины (гиббереллиновая кислота), выделяемые *Gibberella fujikuroi*, сильно ускоряющие деление клеток (сильнее фитогормона ауксина) высших растений.

Гигроскопичность почвы максимальная — наибольшее количество парообразной влаги, которую почва может поглотить из воздуха, насыщенного влагой (на 98%). Влага максимального насыщения почвы парами для растений считается недоступной («мертвый запас влаги»).

Гигрофилы (от греч. *hýgra* — влага и *philéo* — люблю) — влаголюбивые животные (напр., *Tettigonia cantens* среди прямокрылых). Различается и промежуточная группа между гигрофилами и мезофилами — мезогигрофилы (напр., *Decticus verrucivorus* тоже из прямокрылых: Druex, 1961). Ср. *гигрофиты*.

Гигрофиты (от греч. *hýgra* — влага и *phýton* — растение) — влаголюбивые растения, обитающие на избыточно увлажненной почве; часто имеют слабо развитые механические ткани, воздухоносные полости в корнях, стеблях и листьях. Избыток внутренней влаги могут выделять путем гуттации через водяные устьица-гидатоды, транспирируют слабо. Некоторые гигрофильные злаки (напр., *Phragmites communis*) из-за относительно мощного и быстрого роста (отношение диаметра стебля у оснований к его высоте $\frac{d}{h} = 0,005-0,010$,

тогда как, например, у деревьев — 0,1—0,5), требующего более прочных стеблей, обладают значительной склероморфностью (твердостью), принимаемой иногда за ксероморфность, что неверно. Кроме типичных гигрофитов различают мезогигрофиты — растения, обитающие на почвах несколько умеренной влажности (напр., *Orchis umbrosa*). Ср. *гигрофилы*.

Гидробионты (от лат. *hydros* — вода и *bion* — живущий) — водные организмы. Ср. *аэробиионты*.

Гидрогенные сукцессии (от греч. *hýdor* — вода и *genesis* — происхождение) — экзодинамические смены, происходящие от подтопления и затопления почвы.

Гидролиз органических веществ — происходящее в почве расщепление органических веществ водой в присутствии кислот или щелочей.

Гидросфера (от греч. *hýdor* — вода и *spháira* — шар) — прерывистая водная оболочка земли между атмосферой и литосферой. Область развития водных экосистем и биоценозов. Общий объем воды на планете 1456 млн. км³; при этом морские воды составляют 94, грунтовые — 4, льды и вечные снега — 2, озера и водохранилища — 0,4%. Морские воды имеют соленость 35‰ (промиле, или г/кг воды). Ср. *соленость почв и соленость водных бассейнов*.

Гидросферное давление — давление массы воды в водных бассейнах на поверхность дна. Глубинный градиент давления приблизительно равен 1 атм (101 325 н/м²) на каждые 10 м. На глубине в 10 км давление достигает ~1000 атм (101 325 · 10³ н/м²). Как фактор внешней среды гидросферное давление действует в комплексе с градиентами изменения освещения (см. *световой режим*) и температур (уменьшение до +7°C). Глубинные животные имеют большую или меньшую адаптацию к величинам давления (и вертикальным миграциям). См. *стенотатные и эврибатные организмы* (ср. *атмосферное давление*).

Гидротермические коэффициенты — показатели влажности климата. По М. И. Будыко (1950), $Kh = \frac{R}{L \cdot r}$, где R — радиационный баланс; L — скрытая теплота испарения и r — количество осадков. По А. М. Рябчикову (1972), $K = \frac{W}{R}$, где W — продуктивное (валовое) увлажнение, мм за год. Для пустынь этот коэффициент — меньше 2, для полупустынь — 2—4, степей — 4—7, лесостепей — 7—10, широколиственных лесов и тайги — 10—13, лесотундры и тундры — более 13. Ср. *индексы аридности*.

Гидрофилы (от греч. *hýdor* — вода и *philéo* — люблю) — животные, хотя бы в личиночной стадии (напр., примокрыло: *Tettigonia sapians*) обитающие в воде. Особой группой является: животные, адаптированные к условиям быстротекущих рек (*реофилы*). Ср. *гидрофиты*.

Гидрофильность — отношение организмов к воде. Различаются пойкилогидридные организмы: — с непостоянной влагонасыщенностью клеток, которая находится в относительном равновесии с водной средой (бактерии, водоросли, некоторые мхи, протозои) и гомогидридные — с регулируемым водным обменом. Последние разделяются: растения — на *гидрофиты*, *гигрофиты*, *мезофиты*, *ксерофиты*, а животные — на *гидрофилы*, *гигрофилы*, *мезофилы* и *ксерофилы*.

Гидрофиты (от греч. *hýdor* — вода и *phýton* — растение) — водные растения, свободно плавающие или укоренившиеся на дне водоема и полностью погруженные в воду (никогда с плавающими на поверхности листьями или выставленными над водой стеблями). Имеют хорошо выраженную гидроморфию: сильные разрывы воздухоносных межклеточков, большое количество устьиц у плавающих листьев, слабую дифференциацию губчатой и столбчатой паренхимы (исключая плавающие листья), слабое развитие механической ткани и корневых систем, иногда разветвленность (гетерофилия), низкое осмотическое давление (напр., *Lemma gibbosa*, *Maritima limicola*). Растения, живущие в быстротекущих реках, называются *реофитами*. Ср. *гидрофилы*.

Гидрохоры (от греч. *hýdor* — вода и *choro* — предвзвешивать), *гидрохорные растения*, веточки которых распространяются водными течениями. Относятся к большой группе *альгочоры*.

Гипсование почвы — внесение гипса для устранения избыточной щелочности почвы.

Гликофиты (от греч. *glykys* — сладкий и *phýton* — растение) — растения незасоленных почв и пресных водоемов, т. е. *мезофиты*, *гигрофиты* и *гидатофиты*.

Гнездостроение — построение животными гнезд для выведения потомства и укрытия. Строят гнезда самые разнообразные животные и из различных материалов: из выделяемой железами паутины (пауки, насекомые), из воска (пчелы, шмели), из изготавливаемой бумагообразной массы (осы), из застывающей слюны (съедобные гнезда стрижей-саланганов), из зеленых листьев (сшиваемые гнезда славки-портняжки, свертываемые листья жуков-трубковертов), из водорослей (рыба трехглая колюшка), из растительного «пуха» (колбообразные гнезда ремеза), из скрепляемой слюной глины и земли (лас-

точки), из ветвей и сучьев (орлы, аисты). Строят гнезда в норах и дуплах. Целый ряд сооружений служит постоянным местобитанием, особенно колоннальных животных (пчел, муравьев, термитов). Почти все гнезда являются пристанищем для ряда сожителей-комменсалов (блох, пухоедов и др.). Ср. *заготовки кормов животными*.

Годовая ритмика, сезонная ритмика — изменение состояния и функционирования организмов, ценопопуляций, биоценозов и ценоэкосистем на протяжении года. При этом организмы и ценопопуляции изменяют темпы своего роста и развития (ср. *феноритмику*),

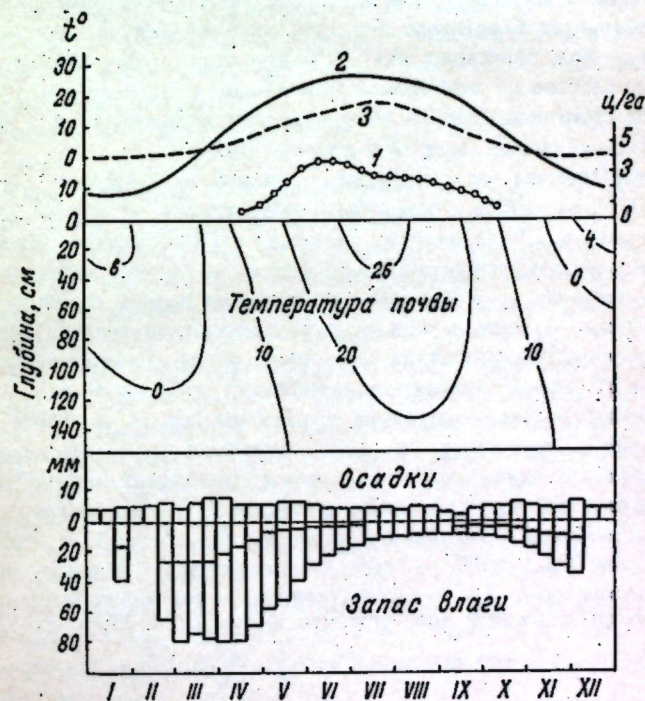


Рис. 12. Годовая динамика запаса кормов (1) на полынно-бояльцевом пастбище и экологических факторов: среднедекадной температуры воздуха (2), дефицита влажности (3); в середине — кривые температуры почвы; внизу — диаграммы количества осадков, влажности завядания и запаса влаги в почве (Федосеев, 1964)

биоценозы и ценоэкосистемы — свои аспекты, темпы продуктивной деятельности, общее состояние, в том числе состояние почв (рис. 12). Одна из форм ценокинеза. Ср. *сезоны климатические*.

Гологенетические смены (от греч. *hólos* — целый и *génesis* — происхождение) — длительные смены растительности, вызываемые постепенными изменениями географической среды в целом (Сукачев, 1945). См. *биоценогенез*.

Гомеостазис биоценозов (от греч. *homoiós* — подобный и *statós* — неподвижный) — их устойчивость, или стабильность, в том числе постоянство и сходство процессов *синценогенеза*, способность поддерживать регулярное возобновление ценопопуляций и стабильность биоценотической среды, противостоять (до известных пределов) влиянию факторов внешней среды, сохранять связанную с ними ритмику.

Гомогенит биоценозов (от греч. *homós* — общий, одинаковый и *génos* — род, происхождение) — биотическая и структурная однородность ценозов на занимаемой ими площади. Выражается в однородности размещения особей доминирующих ценопопуляций, в равномерности размещения парцелл и микроценозов.

Гомотелергоны (от греч. *homós* — равный и телергоны: Киршен-блат, 1968) — биолиты животных, действующие на особей одного и того же вида. Разделяются на *эпагоны* — пахучие вещества привлекающего действия; *одмихионы* — пахучие вещества для меток-ориентиров (у общественных насекомых и ряда позвоночных); *торибоны* — вызывающие тревогу, бегство, нападение и защиту; *гонофионы* — вызывающие формирование или изменение признаков пола (у червей, моллюсков, насекомых); *гамофионы* — стимулирующие половое созревание и размножение (у многощетинковых червей, насекомых и др.); *этофионы* — вызывающие характерное поведение или проявление определенных инстинктов (у насекомых и др. животных). Ср. *гетеротелергоны* и *гонолиты*.

Гомотонность описаний (от греч. *homós* — равный и *tonós* — напряжение: Dahl, 1956) — степень концентрации, кучности описаний фитоценозов около среднего. Флористическая гомотонность зависит от встречаемости и константности видов. По I. Moravec (1973), ее можно вычислить по формуле $H = \frac{1}{d} \cdot \sum C \cdot \frac{1}{1+f}$, где l — число видов со встречаемостью $\geq 61\%$; d — среднее число видов в описаниях; C — константность видов; $f = \frac{0,5(e-g)}{d}$, где e — наибольшее число видов в описании, а g — наименьшее.

Гонолиты (от греч. *gone* — семя, пол, — Б. Б.) — биолиты, выделяемые растениями и стимулирующие выделение половых гомотелергонов (гонофионов) животными. Напр., гонолиты листьев дуба (*2-гексеналь*) вызывают выделение половых гормонов у самки бабочки *Polyphemum*.

Господство — преобладание более жизнеспособных особей над другими особями того же (ср. *шкала Крафта*) или другого вида (см. *доминирование*).

Горизонтальная проекция, *плансекта* — нанесенная на бумагу (обычно уменьшенная) проекция растений на поверхность почвы небольшого участка фитоценоза. Позволяет судить о характере размещения основных растений сообществ, их сомкнутости и проективном покрытии. Горизонтальное проектирование иногда ведется при помощи полевых пантографов. Ср. *вертикальная проекция*.

Градиентность — закономерное изменение роста, продуктивности и других функциональных особенностей организмов и ценопопуляций в связи с убывающим или возрастающим влиянием того или иного фактора среды.

Градиентный анализ (от греч. *gradientis* — шагающий). См. *ординация*.

Границы биоценозов и ценоэкосистем — линии или переходные полосы между отдельными сообществами. Различаются границы резкие, мозаичные (с комплексом фрагментов граничащих сообществ), каемчатые (с одной или несколькими переходными полосами) и диффузные. Изменение границ происходит путем приобщающих или *экотонных сукцессий*. При этом наблюдается диффузное (заселение переходных полос семенным путем) или фронтальное (наполнение вегетативно размножающегося доминанта или субдоминанта) изменение границ. Некоторые границы сообществ обусловлены более или менее резкими границами экотопов, поэтому следует различать сукцессивные и несукцессивные границы (напр., в виде водной преграды). Границы многих сообществ нарушены деятельностью человека (*антропогенные границы*). Ср. *экотон*.

Гранулометрический состав почв, *механический состав* — соотношение разных по размерам частиц почвы. По механическому составу различается много видов почв (по Качинскому, 1966; см. таблицу на с. 56).

От гранулометрического состава почвы зависят такие ее свойства, как поглощение и обмен ионами, запас питательных веществ, а также размещение корневых систем растений и распределение почвенной флоры (грибов, бактерий) и фауны (червей, насекомых, мелких ракообразных).

Группа ассоциаций — в биоэкологической классификации фитоценозов к ней относят близкие по одному из второстепенных слоев ассоциации, принадлежащие к одной формации (напр., группа зеленомошных боров: *ass. Pinus silvestris* — *Hylocomium schreberi*,

| Почвы по механическому составу | Физическая глина, % (<0,01) | | | Физический песок, % (>0,01 мм) | | |
|--------------------------------|-----------------------------|---------|---------|--------------------------------|---------|---------|
| | Подзолистые | Степные | Солонцы | Подзолистые | Степные | Солонцы |
| Песчаные | 0—10 | 0—10 | 0—10 | 100—90 | 100—90 | 100—90 |
| Супесчаные | 10—20 | 10—20 | 10—15 | 90—80 | 90—80 | 90—85 |
| Легкосуглинистые | 20—30 | 20—30 | 15—20 | 80—70 | 80—70 | 85—80 |
| Среднесуглинистые | 30—40 | 30—45 | 20—30 | 70—60 | 70—55 | 80—70 |
| Тяжелосуглинистые | 40—50 | 45—60 | 30—40 | 60—50 | 55—40 | 70—60 |
| Легкоглинистые | 50—65 | 60—75 | 40—50 | 50—35 | 40—25 | 60—50 |
| Среднеглинистые | 65—80 | 75—85 | 50—65 | 35—20 | 25—15 | 50—35 |
| Тяжелоглинистые | 80 | 85 | 65 | 20 | 15 | 35 |

Pinus silvestris — *Hylocomium schreberi* + *Phytidiadelphus triquetrus* и др.)

Группа пастбищ — объединяет близкие типы пастбищ, обычно в рамках одной формации. Напр., группа чернополюнных пастбищ включает биоргуново-чернополюнные и камфоросово-чернополюнные их типы. Группы пастбищ объединяются в классы, напр. класс полюнных, класс ковыльных пастбищ.

Группы леса — деление лесных массивов Советского Союза на три группы по их народнохозяйственному и природоохранному значению: леса I группы — водозащитные, курортные, лесопарки, памятники природы; в них практикуются только рубки ухода (в частности, для санитарной очистки леса от зараженных деревьев); леса II группы имеют лишь местное значение (бедные лесами районы), в том числе поле- и водозащитное; практикуется комплексное непрерывное использование и воспроизводство леса с увеличением его продуктивности; леса III группы — леса промышленного значения (эксплуатационные и резервные).

Гумификация (от лат. *humus* — почва) — биохимические процессы превращения продуктов разложения мортмассы растений и животных в гумус, происходящие при участии микроорганизмов почвы. Осуществляется путем окисления и полимеризации веществ. Степень гумификации измеряется отношением суммы гумусовых веществ к общей сумме органических веществ почвы (%).

Гумми (от лат. *gummi* — камедь) — комплексные полисахариды и растительные смолы (гумми-смолы), выделяемые (экскреция) различными растениями (в частности, розоцветными, зонтичными и бобовыми). Растворимы в воде. Некоторые (напр., гуммиарабик акаций) используются человеком. См. *гуттаперча*.

Гумус (от лат. *humus* — земля, почва), перегной — образовавшиеся в процессе биохимических превращений веществ мортмассы (как растительного, так и животного происхождения) гуминовые и фульвокислоты. Придает почве темную окраску, обладает значительной стойкостью, а гуминовые кислоты — плодородием. Вместе с биомассой и мортмассой составляет основную массу органических веществ в ценоэкосистемах и является своеобразным депо этих веществ и заключенной в них энергии. В биостроме планеты содержится (Ковда, 1973) около $2,4 \cdot 10^{12}$ т гумуса с $1,3 \cdot 10^{19}$ ккал энергии ($54,3 \cdot 10^{20}$ дж).

Гуттаперча (от англ. *guttapercha*) — выделяемая каучуконосными растениями смола (гутта) — высокомолекулярный полиизопрен каучук (натуральный). Основные каучуконосы в тропиках: деревья из родов *Bassia*, *Palaquium*, *Payena*; в Советском Союзе — *Taraxacum kok-saghyz*, *Scorzonera tau-saghyz*, *Euphorbia verrucosum*. Добыча гуттаперчи сокращается, а в нашей стране прекращена (освоен синтез каучука). В природе гуттаперча играет роль изолятора ранений у растений; поедается некоторыми животными.

Гуттация (от лат. *gutta* — капля) — выделение листьями растений (особенно гигрофитов) капель воды через водные устья — гидатоды. Один из видов экскреции. Особенно активна в периоды туманов и дождей, когда прекращается транспирация. Орбиолиты.

Давление осмотическое — внутриклеточное давление, превышение которого над давлением в соседней клетке или в почвенном растворе позволяет получать воду и растворенные в ней вещества или, наоборот, отдавать их им более энергично, чем при равновешенном давлении. У галофитов может превышать 153 атм ($155 \cdot 10^5$ паскалей у *Atriplex confertifolia*: Harris, 1921). По отношению к осмотическому давлению в окружающей среде (особенно в воде, почвенных растворах) различаются организмы по их килоосмотическим, т. е. не способным поддерживать внутриклеточное давление значительно отличающимся от окружающей среды (многие беспозвоночные и одноклеточные), и гомойоосмотическим, внутреннее давление у которых значительно выше наружного (напр., пресноводные беспозвоночные и рыбы), или, наоборот, ниже, что достигается выделением мочи и солей (в частности, у рыб — через жабры).

Движения животных — формы их поведения, выражающиеся в активном изменении своего положения в пространстве и времени.

Происходят с помощью таксисов, рефлексов, инстинктов, а у некоторых позвоночных животных — и примитивных рассудочных действий. Играют огромную роль в питании, сохранении жизни, размножении животных и тесно связаны с установившимися трофическими связями и условиями биоценологических сред в экосистемах. Различаются амёбовидные движения («переливанием» цитоплазмы внутри клетки), реснитчатые и жгутиковые (у Protozoa), реактивные (у медуз, осьминогов), змееобразные (у змей), с помощью хвоста (у рыб) и конечностей — ног, рук, крыльев. Имеют самое разнообразное значение: поиск пищи, преследование «жертвы» и борьба, уход от преследования, защита, размножение, устройство гнезд, кормление, защита и «обучение» потомства, охрана ниши, групповое поведение (в стае, стаде), регулярные миграции и пр.

Движения растений — форма их поведения, изменение положения растений или их органов в пространстве. Различаются автономные движения одноклеточных водорослей (Pyrrophyta, Chyrophyta, Diatomeae, Euglenophyta, некоторые Chlorophyta, напр. Chlamydomonas) и миксомицетов (Mycetozoa), выражающиеся в виде таксисов, выполняемые амёбообразно или гораздо чаще при помощи жгутиков; активные движения органов растений, связанные с их ростом и внешними раздражителями, выражаются в виде различных тропизмов и настий; пассивные движения, связанные с изменением количества воды в каллоидах клеток некоторых тканей (разбрасывание семян недотрогой, бешеным огурцом, ввинчивание зерновки ковылей в почву).

Дезинсекция (от фр. приставки des — уничтожение и insectum — насекомое) — уничтожение членистоногих (насекомых и клещей) химическими (инсектицидами) и др. методами защиты растений.

Декумбация (от лат. decumbens — лежащий снизу) — «снятие», исчезновение верхнего яруса при смене фитоценозов (Сочава, 1930), напр. декумбация яруса бука (Fagus orientalis) в рододендроновой бучине с образованием зарослей рододендрона (Rhododendron caucasicum). Ср. инкумбация.

Делювий (от лат. deluo — смываю) — отложения (напосы) у подножия склонов, образованные смыыванием продуктов выветривания и разрушения горных пород и поверхностных почвенных агрегатов.

Дём (от англ. deme — группа индивидуумов) — местная или локальная популяция, в которой происходит свободное скрещивание особей, в том числе ценопопуляция.

Демутация (от лат. de — от и mutatio — изменение: Высоцкий,

1915) — сукцессия, происходящая после нарушения биоценоза при восстановлении его прежней структуры, напр. восстановление естественного покрова на залежах или лесных вырубках. Термин чаще всего применяется к антроподинамическим сукцессиям. Ср. дизрессия.

Дендроклиматология (от греч. dendron — дерево и климатология) — раздел климатологии, исследующий изменения местных климатов в исторический период времени преимущественно по толщине годичных колец многолетних древесных растений.

Дензекторы (от лат. densus — густой) — не размножающиеся вегетативно доминанты, создающие более или менее сомкнутые фитоценозы (см. ценофиты), напр. Pinus silvestris, Artemisia pauciflora. В СССР насчитывается около 975 дензекторов, создающих главные и второстепенные слои сообществ. Большая часть их мезофильная (62%), меньшая — ксерофильная (30%). Ср. коннекторы и патулекторы.

Денитрификация (от лат. приставки de — завершённое действие, nitro — азот и facio — делаю) — процесс, обратный нитрификации, осуществляемый денитрифицирующими бактериями (напр., Bacillus denitrofluorescens) в анаэробных условиях (почва, вода) и представляющий собой разрушение солей азотной кислоты (нитратов) до нитритов, молекулярного азота или аммиака. Денитрификация обедняет почву азотом, но является одним из факторов, формирующих почву.

Денудация (от лат. denudatio — обнажение) — снос и перенос (водой, ветром, льдом, силой тяжести) продуктов разрушения горных пород.

Деревья — биоморфа, или жизненная форма многолетних растений, имеющих одревесневший разветвленный или простой ствол. Различаются кронаобразующие (одностовольные вечнозеленые и листопадные, кустовидные, стланиковые), розеточные (напр., пальмы) и суккулентные деревья (древовидные кактусы).

Дернина, дёрн, дерновый горизонт — часть травянистого фитоценоза (обычно один из покровов в главном слое), находящаяся в самом верхнем горизонте почвы и заканчивающаяся в воздушной среде. Отличается большим скоплением живых и мертвых корней, а выше — нижних частей побегов. Дернина особенно развита на лугах, травяных болотах и в степях. Ср. задернованность.

Дерновина — часть плотнокустовых травянистых растений, особенно злаков и осок. Различаются дерновины болотного (основная масса над почвой), лугового (полупогружена) и степного (сильно погружена в почву) типов.

Деструкция экосистем (от лат. *destructio* — разрушение) — нарушение их структуры, стабильности и функционирования катастрофическими или техногенными факторами.

Десукция (от лат. *desuctio* — всасывание) — потребление почвенной воды растениями.

Детерминанты (от лат. *determino* — ограничивать) — растения, определяющие условия среды в фитоценозе (Сукачев, 1930). Детерминантами в той или иной мере являются многие растения сообщества, в частности дифференциальные виды. Можно различать детерминанты увлажнения, засоленности, богатства почвы, выбитости и т. д. См. *индикаторы*.

Детрит (от лат. *detritus* — истертый) — взвешенные в толще воды частицы мертвого органического вещества (мортмассы), характерный элемент биоценотической среды водных сообществ. Иногда (Одум, 1975) детритом называют любое органическое вещество, включившееся в процесс разложения, т. е. и измельченную мортмассу на суше.

Дефицит влаги в почве — разность между количеством влаги и ее содержанием при наибольшей влагоемкости. Ср. *водный дефицит*.

Дефляция (от лат. *deflatio* — выдувание) — процесс развевания почв, песка (и горных пород) ветром. Дефляция способствует нарушению дернины теми или иными, в частности антропогенными, факторами. Ср. *эрозия*.

Дефолиация (от лат. *de* — отрицание и *folium* — лист) — сбрасывание растениями листьев и искусственное удаление листьев *дефолиантами* (хлорат магния, сульфат аммония и др.).

Дешифрирование аэрофотоснимков (от фр. *dechiffrer* — разгадывать) — распознавание заснятых объектов, в частности растительности, ее состояния и продуктивности, характера поверхности, границ отдельных ценоэкосистем. Для точного дешифрирования необходимы предварительное знакомство с характером растительности (в частности, путем аэровизуальных наблюдений), проведение наземных маршрутов, знание высоты съемки, скорости полета самолета, качества фотоматериалов (напр., контрастность) и пр. См. *аэрофотосъемка*.

Джоуль (Дж) — единица измерения энергии по Международной системе единиц (СИ), заменившая калорию. 1 Дж = 0,2388 кал.

Диагностика питания растений — определение их потребностей и обеспеченности питательными веществами. Может быть визуальной (по *жизненности* растений) и химической (по количеству неорганических веществ в листьях или тканях — нитратов, фосфатов, калия).

Дианауза (от греч. *diápausis* — перерыв) — период покоя у животных и растений, сопровождающийся резким снижением обмена веществ, что дает возможность сохранить жизнеспособность в период, неблагоприятный для активной деятельности.

Покой растений бывает как в зимний, так и в летний сезон, причем во многих случаях в качестве покоя спор, семян, корневищ, луковиц, клубней.

Покой пойкилотермных (не регулирующих температуру своего тела) животных происходит в виде «оцепенения», при котором животные теряют подвижность, иногда сильно обезживаются (наиболее распространен зимний покой насекомых, червей, рыб, лягушек, ящериц, змей; реже летний покой, особенно при высыхании водоемов). Покой гомеотермных (теплокровных) животных происходит в виде «спячки» («глубокого сна»), при которой замедляется дыхание и сердцебиение, сильно снижается температура тела (до 0—4°), но регуляция теплообмена, как и других процессов, сохраняется. Обычен сезонный покой (зимний, реже летний). Сюда относят и точную спячку (летучие мыши).

Диаспоры (от греч. *diáspora* — рассеивание) — зачатки, отделяющиеся части растений, служащие для естественного распространения и размножения, напр. споры, семена, плоды, луковички, клубни и пр. Учет запаса диаспор нужен при изучении биологической продуктивности, возобновления и смен фитоценозов.

Дигрессия (от лат. *digressio* — отклонение: Высоцкий, 1915) — ухудшение состояния (сложения, состава, производительности) сообщества из-за внешних или внутренних причин. В связи с этим можно различать *экзодинамическую* дигрессию (напр., дигрессия сообщества при длительном затоплении, вторичном засолении и пр.), *антроподинамическую* (напр., пастбищную, или пастбищную, при перетравливании пастбищ, ферсексциальную, или сенокосную, рекреационную) и *эндодинамическую* (напр., ухудшение состава сообществ при биогенном засолении поверхности почвы). Дигрессия может идти вплоть до *катаценоза*, т. е. финальной модификации дигрессирующего сообщества. Геоботаники англо-американской школы подобные дигрессии рассматривают как серию *дисклимакса*. Ср. *демутация*.

Динамика биоценозов — см. *синдинамика*.

Дисклимакс (от лат. отрицательной приставки *dis* и климакс) — растительность дигрессивного ряда измененный климакса; напр., устойчивое пастбище на месте сведенного леса.

Дисперсия рассеяния — см. *размещение*.

Диссимиляция (от лат. *dissimilis* — исходный) — одна из сторон обмена веществ, заключающаяся в происходящих в организмах разрушениях сложных органических веществ с превращением их в более простые (в процессе дыхания, брожения, гликолиза) с освобождением энергии (частично трансформируется в энергию аденозинфосфорных кислот) и продуктов диссимиляции, поступающих в окружающую среду. Тесно связана с ассимиляцией.

Дистрофные водоемы (от греч. *dys* — нарушение и *trophé* — питание) — озера с большим количеством гумусовых кислот. Имеют плохо развитую растительность.

Дифференциальные виды (от лат. *differentia* — разность) — виды-детерминанты, отличающие своим присутствием разные субассоциации. Так, в ассоциации *Fagetum gallicum* субассоциация *coprodietosum* отличается такими дифференциальными видами, как *Copropodium majus*, *Majanthemum bifolium*, *Adenostylis alliaria*, а субассоциация *mercurialelosum* — *Mercurialis perennis* и *Saxifraga rotundifolia*.

Диффузия (от лат. *diffusia* — распространение) — взаимопроникновение соприкасающихся веществ друг в друга. Основной путь обмена веществ организмов с окружающей средой и потому имеющий важнейшее значение в их жизнедеятельности и в жизнедеятельности тканей и клеток организмов. Легче всего диффундируют газы и вода, особенно в отсутствие мембран. Клеточные мембраны ограничивают и регулируют диффузию веществ, и она происходит в виде ионного обмена. Особенно важны диффузии через клеточные оболочки микроорганизмов, через мембраны корневых волосков растений, мембраны легочных альвеол, клеток кишечных трактов, почечных нефронов, жаберных клеток животных. Ср. *осмос, дальнее осмотическое*.

Долины — пониженные (отрицательные) удлиненные формы рельефа, возникшие в результате эрозионной деятельности рек и временных потоков. Им присущи лесные и луговые, обычно весьма динамичные, биоценозы.

Доминантность, доминирование (от лат. *dominatus* — господствовать) — сложившаяся в процессе биоценогенеза способность некоторых видов занимать в биоценозе главенствующее положение и оказывать преобладающее влияние на образование в нем биоценотической среды. Доминантность вида является функцией степени его участия в сообществе (масса органического вещества, численность особей, проективное покрытие, встречаемость и пр.) и устойчивости этого участия, т. е. $D = f(G_c, I_c)$, где G_c — участие ценопопуляции в сообществе (по биомассе, %), I_c — индекс ее устойчивости. Практически может быть вычислена по формуле $D = \frac{G_c I_c}{100 \cdot I_b}$, где I_b — индекс устойчивости по биомассе всех видов биоценоза.

Показателем доминантности может также являться:

$$D = \sum \left(\frac{n_i}{N} \right)^2,$$

где n_i — оценка доминантности по биомассе доминирующих видов, а N — общая биомасса всех видов (Одум, 1975). Ср. *ценопиты, эдификаторы*.

Доминанты (от лат. *dominantis* — господствующий), прева-лиды (Пачоский, 1921) — преобладающие, или доминирующие, в главных слоях биоценозов виды растений (виды, преобладающие во второстепенных слоях, называются субдоминантами). Доминанты разделяются на коннекторы, патулекторы, дензекторы и др. группы (ср. *ценопиты*). Основное значение доминантов и кондоминантов (их доминантность) заключается в продуцировании наибольшей части продукции. В связи с этим они играют средообразующую роль и являются наиболее важными среди эдификаторов. Слов доминантов, кондоминантов и субдоминантов чаще всего представлены отдельными *синузиями*. Доминанты имеют существенное значение в вычленении биоценозов. Состав доминантов СССР по экобиоморфам (см. *биоэкологический спектр*) и по экоморфам — *экологический спектр*. Ср. *предоминанты*.

Лит.: Быков Б. А. Доминанты растительного покрова СССР. Алма-Ата, 1960, т. 1; 1962, т. 2; 1965, т. 3.

Доминуленты, доминулы (уменьшительное от доминанты, — Clements, 1928) — доминанты микроценозов.

Дыхание анаэробное — процесс освобождения заключенной в органических веществах энергии для жизнедеятельности микроорганизмов, при котором окислителем является кислород минеральных соединений. Напр., денитрифицирующие бактерии используют при этом кислород нитратов. Ср. *дыхание аэробное и брожение*.

Дыхание аэробное — процесс освобождения заключенной в органических веществах энергии для жизнедеятельности организма, при котором в качестве окислителя веществ используется свободный кислород воздуха или кислород, растворенный в воде. Аэробное дыхание ведут животные и растения, а также микроорганизмы. Ср. *дыхание анаэробное и брожение*.

Дыхание почвы — суммарное выделение почвой углекислого газа (ценный показатель активности распада органических веществ),

а также ритмичный газообмен между почвой и атмосферой, происходящий в результате расширения и сжатия почвы в связи с суточной и годовой ритмичкой температур и при изменении атмосферного давления.

Дыхательный коэффициент — отношение объемов выделяемого углекислого газа к поглощаемому кислороду, т. е. $KR_q = \frac{CO_2}{O_2}$. При дыхании за счет углеводов $R_q = 1$. Ср. *ассимиляционный коэффициент*.

Емкость охотничьих угодий — оптимальная и устойчивая численность тех или иных видов животных в биоценозах, используемых для охоты.

Емкость пастбища — количество домашних животных того или иного вида, которых можно прокормить на пастбище в течение месяца (30 дней). Определяется на основе суточной потребности одного животного — Π (в кг пастбищного корма или кормовых единицах), площади пастбища — Γ (в га), полезного запаса карма — $З$ (в кг/га) и рекомендуемого коэффициента использования пастбища — $К$ (в %), т. е. $E = \frac{K \cdot З \cdot \Gamma}{100 \cdot \Pi}$.

Емкость поглощения — способность высокодисперсных фракций почв поглощать из растворов ионы (катионы и анионы) и обменивать их, например, при изменении pH растворов. Величина (энергия) поглощения зависит от гумусности, механического состава почв и валентности ионов (двухвалентные поглощаются энергичнее одновалентных). Выражается в миллиграммэквивалентах на 100 г сухой почвы (рис. 13).

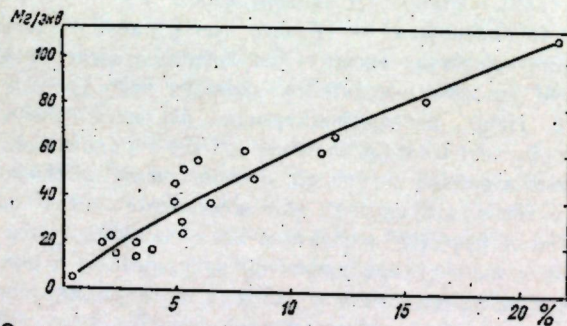


Рис. 13. Зависимость емкости поглощения почв (по оси ординат) от количества в них гумуса (по оси абсцисс: Ковда, 1973)

Естественные кормовые угодья — земли с естественными пастбищами и сенокосами. Подразделяются на группы и типы пастбищ и сенокосов.

Естественный отбор — основной движущий фактор эволюции живой материи, заключающийся в «переживании приспособленных организмов» (Ч. Дарвин). Происходит на основе их изменчивости в связи со многими, в том числе биоценотическими, факторами. Существуют различные формы естественного отбора, а именно: основная форма (Ч. Дарвин), происходящая при общих изменениях условий; стабилизирующий отбор (И. И. Шмальгаузен), обусловленный постоянными условиями существования. Последняя форма реализуется в виде *биоценотического и экотопического отбора*. См. *видообразование*.

Жаровыносливость — способность растений и животных противостоять временным повышениям температуры воздуха. Обычно связана с засухоустойчивостью. Особенно жаровыносливы семена и споры растений (до 100°). Ср. *мегатермофиты* и *термофилы*.

Живое вещество — совокупность живых организмов, их биомассы в биосфере (Вернадский, 1926). Имеет специфический химический состав (преобладают H, C, N, O, Na, Mg, Al, Si, P, S, Cl, Ca) и огромную массу (18,4·10¹¹ т). Его геохимические функции определяют газовый состав атмосферы (N₂, O₂, CO₂) и приводят к преобладанию на поверхности Земли биогенных окислительно-восстановительных процессов.

Животное население — совокупность особей того или иного вида животных на данной территории.

Жизненность — большая или меньшая биоэкологическая стойкость особей растений и животных, их способность размножаться в сообществе при межвидовых взаимоотношениях, приспособленность к условиям данного экотопа. А. А. Гроссгейм (1929) предложил следующую пятибалльную шкалу жизненности растений:

1. Вегетативные и генеративные способности сильно угнетены;
2. Вегетативное развитие ниже нормы, способность цвести и плодоносить не утеряна;
3. Вегетативное развитие, цветение и плодоношение нормальные;
4. Вегетативное развитие выше нормального, цветение и плодоношение повышенные;
5. Пышное развитие и повышенное цветение и плодоношение.

Особая шкала (*шкала Крафта*) употребляется для дифференциальной оценки жизненности древесных популяций. Лучшим критерием жизненности (в рамках вековой динамики) является степень *устойчивости вида* в биоценозе (Уранов, 1960).

Жизненные формы (Гумбольдт, 1807) — группы видов растений и животных, сходные по формам роста и ритмам развития. См. *биоморфы* и *экобиоморфы*.

Жизненные циклы — совокупность разных фаз роста и развития организмов в пределах одного поколения (генерации) или со сменой двух и даже нескольких поколений. У высших растений различаются однолетний, двулетний и многолетний циклы, причем у мхов со сменой гаплоидного гаметофита (зеленое растение) и диплоидного спорофита, развивающегося в виде тонкого спорогония со спороносной коробочкой; то же самое у папоротников, но у них гаметофит небольшой, редко замечаемый, а спорофит более или менее крупное спороносящее растение. У животных кроме простого (чаще многолетнего) цикла имеются циклы и очень сложные, со сменой ряда поколений (напр., у насекомых). Каждый цикл имеет одну или несколько фаз развития. См. *феноритмика*.

Жизнеспособность — способность ценопопуляции и отдельных ее особей жить и давать потомство в данных условиях. Ср. *жизненность*.

Жизнь — «способ существования белковых тел, и этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел» (К. Маркс и Ф. Энгельс, Соч., т. 20, с. 82). Высшая форма существования материи на нашей планете — высокоустойчивое ее состояние, сохраняющее способность обмена веществ, репродукции, изменчивости и эволюции, благодаря передаче генетической информации (о характере своего развития, структуре и функциях) молекулярным кодом РНК.

Заболачивание — экзодинамическая гидрогенная сукцессия, связанная с увеличением увлажнения до избыточного и приводящая к значительным изменениям как биоты (появление гидрофильных и гигрофильных видов), так и биоценологической среды, особенно почвы (оторфовывание мортмассы и оглеение в результате деятельности аэробных бактерий, переводящих окись железа в его закись).

Загар пустынный — темноокрашенный, часто блестящий налет, толщиной в несколько микрон, покрывающий в пустынях поверхность горных пород (щебень, гальку) и состоящий из окислов железа и марганца. В образовании загара принимают участие бактерии.

Загоны, секторы — участки пастбищ обычно одного типа для регулируемого способа пастбы сельскохозяйственных животных, позволяющего соблюдать календарный план и план пастбищеоборота. Загоны должны быть огорожены или отмечены какими-либо ориентирами.

Заготовка кормов животными — обеспечение кормом потомства или запасание кормов на зиму. Свойственно многим животным — пчелам, осам, пустынным муравьям-жнецам, птицам (напр., кедровке), млекопитающим (туркестанская крыса делает запасы грецкого ореха по 15—30 кг, пищуха-сеноставка заготавливает много стожков сена). Во многих случаях это способствует размножению растений. В то же время сами запасы корма используются и различными комменсалами, особенно насекомыми. Ср. *гнездостроение*.

Загрязнение среды — изменение внешней среды побочными продуктами производства выше допустимых норм. К загрязняющим элементам относятся твердые, жидкие и газообразные вещества, вредная радиация и шумы. Особенно вредны загрязнения тяжелыми металлами (ртуть, свинец, кадмий), фосфатами, нитратами, окисью серы, ядохимикатами, используемыми для борьбы с вредителями и болезнями растений и животных (ДДТ, альдрин и др.), ионизирующая радиация, радиоизотопы, индустриальный и транспортный шум. Некоторые из перечисленных выше веществ могут являться мутагенными и канцерогенными (приводящими к увеличению числа тератогенных мутаций и раковых заболеваний). В оз. Верхнее (США) ежегодно сбрасывается, напр., около 20 млн. т отходов. Река Рейн в Западной Европе стала самой загрязненной рекой в мире. Человечество поставлено перед необходимостью строгого контроля над загрязнением. В Советском Союзе предпринимаются многие меры по уменьшению загрязнения среды. Ср. *самоочищение среды*.

Задернованность — степень сомкнутости дерновин травянистых растений. Исследуется методами определения проективного покрытия или промерами оснований дерновин (*метод линейного пересечения*).

Заказники — охраняемые территории, лишь частично изъятые из сферы хозяйственного использования; напр., охотничьи и рыбохозяйственные заказники. Ср. *заповедники, национальные парки и памятники природы*.

Закон одностороннего потока энергии в ценоэкосистемах (биоценозах) — энергия, получаемая биоценозом путем эндотермического фотосинтеза автотрофными организмами — *продуцентами*, вместе с их биомассой передается гетеротрофным организмам — *консументам* (сначала фитофагам, от них зоофагам первого порядка, или

хищникам, затем второго, или хищникам хищников, и третьего порядка) и микроорганизмам — *редуцентам*. Направление всего этого энергетического потока необратимо, а его мощность падает на каждом трофическом уровне, т. к. энергия теряется (*энтропия*) при экзотермических реакциях, сопровождающих дыхание организмов (рис. 14).

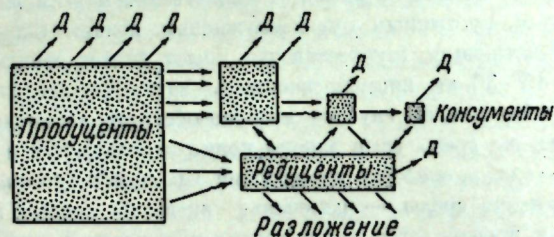


Рис. 14. Поток энергии в биоценозе (Уиттекер, 1980)

Закон предвращения (Алехин, 1935) — см. *экологическое смещение биоценозов и видов*.

Залежь, перелог — поле, оставленное без обработки более чем на год. На залежи происходит постепенное восстановление естественной растительности (в порядке *демутации*) и экосистемы, обычной для данного ландшафта.

Замкнутые ценоэкосистемы — экосистемы, недоступные для внедрения несвойственных им видов (региона), что обусловлено достигнутой при биотоценогенезе цельностью системы, особенностями ее биотрофии, биоценотической среды, высокой степенью занятости ценотопа и его ниш.

Замор — гибель водных животных, особенно рыбы, вызванная снижением количества кислорода, растворенного в воде замерзшего водоема (до 5—30% нормы). Иногда замор — следствие загрязнения воды промышленными отходами.

Запас биомассы и мортмассы в биоценозе, или ценоэкосистеме, — запас живого вещества растений (фитомасса), животных (зоомасса) и микроорганизмов. Чаще всего определяется запас фитомассы (в т/га) и запас мортмассы растений (отпад, опад, мертвая часть коры у деревьев, подстилка).

Запас влаги в почве — количество воды, содержащейся в почве до определенной глубины (в мм или м³/га). Определяется отбором почвенных проб (по почвенным горизонтам) в плотно закрывающиеся алюминиевые биксы, взвешиванием с точностью до 0,01 г, высу-

шиванием образцов при температуре 105°, повторным взвешиванием и вычислением влажности (Н) почвы первого горизонта (%): $H_1 = \frac{100 \cdot P_M - P_n}{P_n - P_0}$, где P_0 , P_M и P_n — соответственно масса биксы без почвы, с влажной и сухой почвой в процентах от ее массы. Затем производится расчет запаса влаги для всего исследованного профиля.

Запас продукции — количество накопленной в сообществе биомассы. Определяется обычно лишь запас, накопленный высшими растениями. Следует различать: общий запас, полезный запас (напр., запас древесины, корма), мертвый запас (напр., валежника, подстилки). Ср. *продуктивность биоценозов*.

Заповедники — территории и акватории, полностью и навечно изъятые из сферы хозяйственного использования, из-за исключительной ценности их биоценозов, их флоры и фауны как итогов длительной эволюции (биотоценогенеза). Обычно окружены буферными зонами. Нарушение заповедного режима в Советском Союзе карается законом. Часть заповедников, особенно с типичными для определенной географической зоны биоценозами, отнесена к категории биосферных заповедников. Ср. *заказники, национальные парки, памятники природы*.

Лит.: Заповедники и национальные парки мира. М., 1969.

Засоление почвы — накопление растворимых в воде солей, вызывающих солончаковатость и солончаковость почв (при засолении верхнего почвенного горизонта). Может быть хлоридным, сульфатно-хлоридным, сульфатным, содовым.

Засухи — длительные периоды летнего времени со значительным недостатком осадков, особенно при повышенной температуре и пониженной влажности воздуха. Приводят к снижению или гибели урожая на полях, пастбищах и сенокосах. Ср. *суховеи*.

Засухоустойчивость — способность растений переносить обезвоживание клеток и тканей при засухе и сухом климате. Более всех адаптированы к сухости воздуха и почв ксерофиты. При очень сильных засухах у растений происходит распад белков и РНК.

Защита растений от вредителей и болезней — см. *методы защиты растений, генетические методы, химические и интегральные методы защиты*.

Зеркало грунтовых вод — поверхность «свободной» воды в почве или грунте. Определяется при бурении скважин.

Зимостойкость — см. *холодостойкость*.

Значимость вида — см. *участие вида*.

Зола — негоряемый остаток при сжигании органических маге-

риалов (растений, лесной подстилки, торфа, животных). Анализом зольности устанавливается химический состав зольных элементов, что позволяет судить о недостатке питательных веществ, а по сумме таких элементов, как Ca, K, Na, Cl, S, — о галофильности растений.

Зона (от греч. *zónē* — пояс) — наиболее крупное проявление зональности на земной поверхности. Определяется климатическими особенностями. Зоны суши подразделяются на провинции и подзоны, затем — на округа и районы. Большинству зон присущи особые зональные типы экосистем с зональными типами растительности, животного мира и почв, выраженных климатическими формациями биоценозов. На территории СССР находится 5 зон: арктическая (почти полное отсутствие сомкнутого растительного покрова), тундровая (формации лишайников, мхов и психромезофильных и психрогигрофильных кустарничков), лесная (мезофильных деревьев), степная (ксерофильных дерновинных злаков), пустынная (ксерофильных полукустарников и полукустарничков). Между этими основными зонами имеются переходные полосы (лесотундра, лесостепь, пустынно-степная полоса).

В океанах (где тепловая энергия солнца проникает до глубины, по крайней мере, 200 м) различают зоны: полярную, умеренную, субтропическую и тропическую.

Зональное склонение — отклонение термического максимума от южной экспозиции горного склона к юго-западным и термического минимума от северной экспозиции к северо-восточным склонам в континентальных областях Средней и Центральной Азии. В соответствии с термическим наблюдается и геоботаническое отклонение. Так, на равных по крутизне и литологическому составу склонах одинаковая растительность, как правило, наблюдается не на восточных и западных (обычно более сухих) склонах, а на склонах, близких к ВЮВ и ЗСЗ.

Зональность — географическая дифференциация земной поверхности на зоны по климатическим, био-географическим, а на суше и почвенным особенностям в связи с преимущественно широтным распределением солнечного тепла. Зональные биоценозы (ценоэкосистемы) наиболее типичное выражение имеют на водораздельных равнинах (плакорах), а в горных областях — на северных и южных склонах. Хотя все биоценозы так или иначе подчинены общей зональности, принято различать *интразональную*, *экстразональную*, а в условиях горной поясности — и *азональную* растительность.

Широтная зональность нарушается на западных и восточных окраинах континентов (под влиянием умеренного морского клима-

та), а также горными массивами, на которых в связи с особенностями распределения тепла проявляется вертикальная зональность, или поясность (орозональность). В океанах зональность более всего нарушается морскими (теплыми и холодными) течениями. Ср. *микророзональность*.

Зоомасса (от греч. *zōon* — животное и *massa*) — биомасса животных в определенной популяции, биоценозе. На суше она составляет величину порядка $2,0 \cdot 10^9$ (Уиттекер, 1980), при этом наибольшая часть этой величины падает на почвенных животных (наземных — на 1—2 порядка меньше). В морях и океанах около 6^9 т сух. в-ва зоомассы (Винберг, Чернов, 1970). Ср. *фитомасса* и *масса микроорганизмов*.

Зоофаги (от греч. *zōon* — животное и *phagein* — есть) — плотоядные хищники; животные (и растения), питающиеся животными как растительноядными (фитофагами), так и плотоядными (зоофагами). Из растений к таким хищникам относятся насекомоядные растения. В общей биотрофии занимают уровень консументов 2-го (первые) и 3-го (вторые) порядка. Ср. *фитофаги*.

Зоофилия (от греч. *zōon* — животное и *philéo* — люблю) — опыление растений животными: млекопитающими (напр., летучими мышами), птицами (орнитофилия), насекомыми (энтомофилия), моллюсками (малакофилия).

Зоохоры, зоохорные растения (от греч. *zōon* — животное и *choréo* — продвижение) — растения, диаспоры которых распространяются животными. Перенос может производиться в пищевом тракте (эндозоохория), на наружных покровах (эпизоохория), при заготовке животными плодов и семян (синзоохория). Зоохоры принадлежат к обширной группе *аллохоров*.

Зооценозы — системы совместно существующих в биоценозе животных с их трофическими связями друг с другом. Сравнительно редко употребляющийся термин, чаще всего заменяемый более емким — «биоценозы».

Изменчивость — неустойчивость морфологических и функциональных признаков у особей, популяций и видов. Ее пределы зависят, во-первых, от генотипов организмов, а во-вторых, от влияния факторов внешней среды. Лежит в основе эволюционного процесса, предоставляя для естественного отбора формы, наиболее адаптированные к внешней и биоценотической среде, а также к условиям биотрофии. Важное значение имеет как индивидуальная и групповая изменчивость, происходящая при ценотической и адаптационной ра-

линии видов, так и различного рода мутации; наиболее часты микромутации, в том числе вызванные стрессами под влиянием различных факторов.

Изолинии (от греч. *isos* — равный) — линии, соединяющие точки, равные по значению какого-либо явления (на картах, диаграммах): **изобары** — равное атмосферное давление, **изобаты** — глубина водосема; **изанемоны** — сила ветра; **изохионы** — одинаковый снеговой покров; **изогнеты** — количество осадков; **изогипсы** — высота над уровнем моря; **изотермы** — температура; **изономы**, или **изофеты**, — численность вида; **изохроны** — наступление какого-либо явления (напр., фазы развития — **изофены**, цветения — **изоанты**).

Изоляция особей — см. *репродукционная изоляция*.

Изреживание естественное — отмирание, элиминация, особей растений при биоценотическом отборе по мере увеличения их биомассы и возрастания потребностей в питании в связи с перенаселенностью проценозов и биоценозов. Особенно часто наблюдается при росте растений в одновозрастных популяциях доминанта. Так, 20-летняя популяция бука имеет около 15 тыс. экз. на 1 га, а к 100-летнему возрасту она изреживается до 700 экз.

Импальверизация (от лат. *im* — в и *pulvis* — пыль; Высоцкий, 1916) — принос в фитоценоз ветром распыленных минеральных и органических веществ, один из путей солеобмена. Ср. *экспульверизация*.

Инбридинг (от англ. *in* — внутри и *breeding* — разведение), **иншухт** (нем.) — скрещивание близкородственных особей одной популяции, особенно при самоопылении и самооплодотворении. В большинстве случаев при инбридинге гетерозиготных особей с каждым поколением половина генов из гетерозиготного состояния переходит в гомозиготное, часто с появлением рецессивности, что может приводить к гибели популяции. Обычное расселение видов, особенно в рамках биоценогенеза, исключает эту угрозу. Ее, однако, нужно учитывать, имея дело с охраной редких исчезающих видов.

Инвазия (от лат. *invasio* — нашествие) — включение в сообщество новых для него видов (Clements, 1904). По Т. А. Работнову (1960), можно различать 4 периода влияния на ценоз внедряющейся популяции какого-либо вида: период нарастания влияния, максимального влияния, снижения влияния и последствия инвазии. Ср. *инвазия*.

Инверсионные биоценозы и ассоциации (от лат. *inversio* — перестановка) — сообщества, связанные с климатической инверсией, особенно в горных странах. Напр., сообщество *Picea Schrenkiana* —

Cornicularia steppae, очень редко встречающееся в Заилийском Алатау, в местах (2700 м) с постоянно стекающими из ледниковых ущелий холодными воздушными массами.

Ингибиторы (от лат. *inhibeo* — останавливаю) — биологические вещества, тормозящие биосинтез и действие ферментов, в том числе фитогормонов. К ингибиторам принадлежит много *биалинов*. В настоящее время синтезируются химической промышленностью (напр., ретарданты, подавляющие рост стеблей).

Ингрегация (от лат. *in* — в и *gregatium* — толпа, отряд), серия, цикл (Соколов, 1936) — совокупность ассоциаций, принадлежащих к разным формациям, но имеющих сходный вицарирующий (или корреспондирующий). Напр., ассоциации *Pinus sibirica* — *Vaccinium vitis idaea* и *Picea obovata* — *Vaccinium v. idaea* входят в одну ингрегацию — *Vacciniation vitis idaeae*. Ингрегации могут объединяться в порядки ингрегаций (напр., названная выше ингрегация входит в порядок кустарничково-темнохвойных лесов).

Ингредиенты (от лат. *ingrediens* — входящий; Пачоский, 1910), **ассектаторы** (Сукачев, 1928), **аддиторы** (Работнов, 1978) — постоянные, но не доминирующие компоненты сообщества (см. *ценофиль*). Разделяются (Сукачев, 1924) на виды, приспособленные к жизни под средообразующим влиянием доминантов или связанные с ними отношениями паразитизма и симбиоза (эдификаторофилы), и на виды, не связанные с этим влиянием или с такими отношениями (эдификаторофобы). Могут, особенно в своей совокупности, играть в сообществе значительную роль и быть практически важными.

Индекс адсорбционной поверхности (от лат. *index* — указатель) — отношение адсорбционной поверхности корней к площади почвы в биоценозе. В типчаково-белопопынном ценозе он, например, равен 16,5 (Саввинов, Панкова, 1942).

Индекс биотической дисперсии (Koch, 1957) — показатель флористического или фаунистического сходства серии описаний, или ценозов: $J_d = \frac{100 \cdot (T - S)}{(n - 1) \cdot S}$, где T — сумма видов в списках ($S_1 + S_2 + S_3 + \dots + S_n$); S — общее число видов; n — число списков. В случае $n = 2$ формула превращается в коэффициент сходства Жаккара.

Индекс возобновления — см. *возобновление*.

Индекс гумусности почв — показатель качества гумуса (типа гумусности), определяемый отношением количества углерода, входящего в состав гуминовых кислот, к его количеству в фульвокислотах: $I_h = Ch : Cf$.

Индекс колебания продуктивности (климатической стойкости, — А. С. Цеканов, 1982) сообществ — разность (P) между максималь-

ной и минимальной продуктивностью за ряд лет, выраженная в процентах к среднегодовой продуктивности (СП), т. е. ИКП = $P \cdot 100 : СП$. Напр., для сообществ гребенчатого житняка в пойме (р. Урал) ИКП = 25—30, лугов высокогорий (Внутренний Тянь-Шань) — 50—75, полустаричковых пустынь: от 120—135 (Сев. Приаралье) до 135—500 (Каракумы).

Индекс листовой поверхности — отношение площади листьев (одной их стороны) и хвои к площади почвы биоценоза. В хвойных лесах он может достигать 28, на лугах — до 30, в степях снижается до 2,5 (Greuger, 1964). Для расчета продуктивности фотосинтеза индексы каждого дня вегетации суммируются, и эта сумма называется фотосинтетическим потенциалом (в $m^2/га$).

Индекс радиационный (I_r) — отношение радиационных балансов (R) к скрытой теплоте парообразования (L). По М. И. Будыко (1956), радиационные индексы в северном полушарии имеют такие градиенты:

| | |
|-------------------------|-------------------------|
| южные пустыни — 5,6 | тайга — 0,8—0,5 |
| северные » 3,9 | тундра — 0,5—0,6 |
| степи — 1,3 | арктич. тундра — 0,3 |
| широколиств. леса — 1,0 | арктич. пустыня — <0,3. |

Индекс размещения — показатель характера размещения особей в ценопопуляции, вычисленный по данным, полученным методом переменных площадок: $I_p = \frac{100(S-s)}{S}$, где S — переменная площадка наибольшей; а s — наименьшей величины. При этом можно различать следующие градации размещения: регулярное — индекс 1, почти регулярное — 2—5, весьма равномерное — 6—25, равномерное — 26—50, неравномерное — 50—75, контагиозное — 76—95 и резко контагиозное — от 96 до 100 (Быков, 1976).

Индекс роста популяции (Laughlin, 1965): $I_r = \frac{\log \cdot R_0}{T_c}$, где R_0 — скорость воспроизводства, во сколько раз увеличивается численность популяции за одну генерацию; T_c — средний возраст первого размножения или плодоношения.

Индекс термодинамической устойчивости ценоэкосистемы, отношение Шредингера (Schrodnger, 1944) — отношение общего дыхания (энтропии) системы (R) к общей биомассе: $I_t = R : B$. Является «мерой термодинамической упорядоченности» системы (Odum, 1975).

Индекс устойчивости — показатель устойчивости вида или популяции в фитоценозе. Может быть определен на основе коэффи-

циента вариации (v) количества биомассы или численности, вычисленного по многолетним данным: $J_s = 100 - v$. Так, в Приаральской пустынной экосистеме индекс устойчивости доминирующей *Artemisia terrae-albae* оказался равным 98, а однолетнего эфемера *Ceratocarpus arenarius* — 19.

Индексы аридности — показатели засушливости климата. Так, по Мартону: $J_a = \frac{P}{T+10}$, где P — годовое количество осадков (в см), а T — среднегодовая температура (в градусах). Более аридный год имеет меньший индекс.

Подобным индексом является и индекс Емберже (из Дзю, 1975): $I_a = \frac{(M+m) \cdot (M-m)}{100 \cdot P}$, где P — годовое количество осадков (в мм), M — средняя максимальная температура самого теплого месяца и m — среднее минимумов самого холодного месяца. Ср. гидро-термический коэффициент.

Индексы разнообразия видов — показатели флористического или фаунистического богатства биоценоза. Приведем наиболее известные (Margalef, 1958; Menhinick, 1964; Fischer e. a.f., 1943): $d = \frac{S-1}{\log N}$;

$$d = \frac{S}{\sqrt{N}}; S = d \cdot \log \left(1 + \frac{N}{d} \right),$$

где d — показатель разнообразия; S — число видов; n — число особей.

Часто стал использоваться индекс разнообразия (информации) Шеннона:

$$J_n = - \sum \left(\frac{n_i}{N} \right) \cdot \log \left(\frac{n_i}{N} \right),$$

где n_i — оценка численности вида; N — общая численность; или

$$J_n = - \sum P_i \log P_i,$$

где P_i — вероятность для каждого вида = $n_i : N$.

Индивидуальный ареал — участок, биотоп, занятый семьей животных, иногда одной особью. Имеет определенные границы, некоторые виды помечают их (испражнениями, мочой, мускусом, царапинами на деревьях) и в большинстве случаев охраняют от других особей того же вида. Одна из важных особенностей размещения животных. Индивидуальные ареалы не имеют животные кочующие, например копытные.

Индивидуум (от лат. *individuum* — неделимый), особь — отдельный, чаще неделимый, организм, относящийся к тому или иному виду растений или животных, осуществляющий обмен веществ с окружающей его средой. В некоторых случаях индивидуум очень трудно вычленишь (колониальные формы жизни, микотрофные организмы, вегетативно размножающиеся растения). Может иметь индивидуальную консорцию (в частности, с эндоконсортиами) и свою эдасферу, представляя перед нами уже в виде интегрированной системы (ценэкулы).

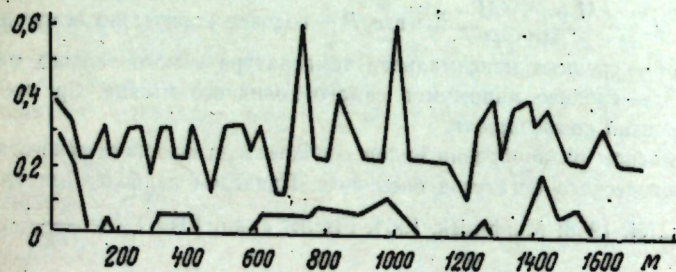


Рис. 15. Содержание бериллия в растениях (верхняя кривая, по оси ординат, в $1 \cdot 10^{-3}\%$) и в горизонте С почвы (нижние кривые) по трансекте длиной в 1600 м — по оси абсцисс (Никонова, 1971)

Индикаторы (от лат. *indicator* — указатель) — растения, животные, микроорганизмы и биоценозы, свидетельствующие о тех или иных особенностях среды (рис. 15). Крупные организмы индуцируют лучше, чем мелкие, многолетние — лучше, чем однолетние, с узкой толерантностью — лучше, чем с широкой; еще лучше — биоценозы с доминированием таких видов. Важна вероятность связи биоценоза с определенным фактором среды, напр., выраженная в процентах случаев сопряженности или баллах условной шкалы (Викторов, Востокова, Вышивкин, 1962):

| | | |
|---------------------------------------|---|--------------------------------------|
| 1 — от 1 до 60% случаев сопряженности | > | — сообщество не является индикатором |
| 2 — от 61 до 75% | > | — сомнительный индикатор |
| 3 — от 76 до 90% | > | — удовлетворительный индикатор |
| 4 — от 91 до 99% | > | — верный индикатор |
| 5 — 100% | > | — абсолютный индикатор. |

Индикационная геоботаника — раздел геоботаники, изучающий фитоценологические основы и практические способы использования фитоценозов и их компонентов в качестве показателей условий среды.

Лит.: Викторов С. В., Востокова Е. А., Вышивкин Д. Д. Введение в индикационную геоботанику. М., 1962.

Инициальные виды (Clements, 1928), пионерные виды — растения, играющие роль зачинателей сукцессий. Так, *Calamagrostis srigeioides* на речных отмелях может явиться инициальным видом в сукцессии, ведущей к образованию нового леса. Инициальные виды довольно быстро сменяются более устойчивыми. Ср. *эксплеренты* и *конкурентная мощность видов*.

Инкумбация (от лат. *incumbens* — лежащий сверху) — «наложенные» верхнего яруса при сменах фитоценозов (Сочава, 1930), напр. инкумбация яруса осины на лесной луг с образованием травянистого осинника. Ср. *декумбация*.

Инсектициды (от лат. *insectum* — насекомое и *caedo* — убиваю) — химические средства борьбы с вредными насекомыми. Разделяются на хлороорганические (напр., гептахлор), фосфорорганические (карбофос и др.), производные карбаминной кислоты (севин) и инсектициды растительного происхождения (анабазин, пиретрин). Одна из групп *пестицидов*.

Инсоляция (от лат. *insolatio* — выставляю на солнце) — большее или меньшее облучение земной поверхности солнечной радиацией. Зависит от высоты Солнца над горизонтом, высоты местности над уровнем моря, ее экспозиции.

Испермация (от лат. *in* — в и *spema* — семя) — принос ветром, водой и организмами семян и др. зачатков (диаспор) растений (Сукачев, 1964), обеспечивающий *инвазию*. Ср. *экспермация*.

Инстинкты (от лат. *instinctus* — побуждение) — формы поведения животных в виде сложных врожденных реакций (безусловных рефлексов) в ответ на воздействие внешних возбудителей; напр., защитные, половые и оборонительные инстинкты. К ним относятся также действия животных, направленные на вскармливание и обучение потомства.

Интегральная авторегуляция ценоэкосистем (от лат. *integrus* — целый) — см. *авторегуляция биоценозов как ценоэкосистем*.

Интегральные методы защиты растений от вредителей и возбудителей болезней — координированное использование всего арсенала борьбы: применение хищников и паразитов, вирусных и бактериальных возбудителей болезней самих вредителей, химической и радиационной стерилизации семян, гормональных стимуляторов, препятствующих завершению цикла развития насекомых, феромонов и др.

стойких химических инсектицидов (фосфор-органических и растительного происхождения). Кроме того, селекция стойких культур, севооборот, карантин от завоза вредителей. Ср. *биологические и химические методы защиты растений*.

Интегрированность экосистем — возникшее в процессе биотенеза упорядоченное, связанное друг с другом объединение их различных частей, особенно цензул, консорциев, организмов разных трофических уровней, биоты с биоценотической средой и пр. Поддерживается *авторегуляцией биоценозов как ценоэкосистем*.

Интерколины (от лат. *inter* — между и *colinus*) — одна из групп биолинов. Различные в химическом отношении вещества, выделяемые высшими растениями, и в отличие от бластоколинов стимулирующие действующие на высшие растения других видов, напр. гликозиды, выделяемые наперстянкой (*Digitalis purpurea*), стимулирующие рост ряда других растений.

Интерсериальные биоценозы и ценоэкосистемы (от лат. *interseco* — вставлять) — включенные в консорциацию, конгрегацию, конгрегационную экосистему, но не являющиеся для нее основными, напр., отличающиеся по экобиоморфной принадлежности доминантов.

Интерференция (от лат. *inter* — между и *ferentis* — несущий) — неблагоприятные взаимодействия, возникающие при наличии близких соседей (Nagreg, 1964). Термин часто употребляется взамен *конкуренции*.

Интразональная растительность (от лат. *intra* — внутри и греч. *zone* — пояс) — растительность, нигде не образующая самостоятельной зоны, а включенная в одну из основных зон растительности, напр. сфагновые болота в тундре и лесной зоне. В горных странах — см. *полюс растительности*. Ср. *азональная и экстразональная растительность*.

Интродукция (от лат. *introducio* — введение) — введение в культуру (в агробиоценозы) или в биоценозы инорайонных видов растений и животных. Различается их *натурализация*, когда вид переносится в аналогичные или близкие условия или биоценозы, его адаптация при этом лежит в пределах потенциального ареала и возможностей генома, и *акклиматизация* — с переносом в значительно отличающиеся условия, для адаптации к которым требуется изменение структуры генома популяции вида.

Инфантные особи (от лат. *infans* — юный) — часть ценопопуляции, состоящая из всходов растений (или молодых животных). Отличается наибольшим процентом гибели в процессе биоценотического отбора. См. *возрастной состав популяций*.

Инфлюенты (от лат. *influo* — незаметно проникать: Clements,

1936) — господствующие в биоценозе по биомассе (или численности) животные — члены консорциев (консорты и инконсорты, если они не входят в число *предоминантов*).

Ионизация газов в атмосфере — происходит, например, при грозовых разрядах. Оказывает влияние на физиологическую активность организмов и активность поведения животных (при увеличении количества положительных ионов).

Ионизация в почвах — распад (диссоциация) молекул на несколько имеющих электрические заряды частей-ионов, особенно при растворении веществ в воде (напр., распад молекулы NaCl на катион N^+ и анион Cl^-). Очень важна для обменных реакций, так как способствует поглощению организмами питательных веществ из почв и выделению различных веществ в почву.

Испарение, эвапотранспирация — переход влаги в атмосферу биотической среды при транспирации растений, потении животных, дыхании тех и других, а также при испарении с поверхности почвы. Имеет важное значение в водном обмене и энергообмене, так как сопровождается затратой тепловой энергии. Ср. *конденсация*.

Испаряемость — величина потенциального испарения в данном регионе. Измеряется с поверхности воды или избыточно увлажненной почвы в особом приборе — испарителе. Может сильно отличаться от действительного испарения, особенно в засушливых или зридных областях. На территории СССР колеблется от 150 (север евр. части СССР) до 2450 мм (г. Термез в Ср. Азии).

Календарный план пастбы (выпаса) — план, учитывающий сезонное развитие травостоя и запас кормов на пастбищах, устанавливающий сроки начала и конца стравливания в каждом загоне или секторе.

Калория (кал) — единица измерения количества теплоты. Равна $1/861,1$ квт·ч. В международной системе единиц (СИ) заменена джоулем (Дж). $1 \text{ кал} = 4,1868 \text{ Дж}$.

Кальцефиты, кальцефильные растения (от лат. *calcis* — известь и греч. *phyton* — растение) — растения, предпочитающие богатые известью, т. е. карбонатные, почвы, напр. *Rubia cretacea*. Галоксерофиты и вместе с тем базифиты.

Карпофаги (от греч. *karpos* — плод и *phagein* — есть) — животные, питающиеся плодами растений.

Карантин (от итал. *quarantena* — сорок дней, срок задержки судов в гаванях Италии в XIV в. для обнаружения опасных болезней) — мероприятия, предупреждающие проникновение на террито-

рию государства или распространение в его пределах сорных растений, вредителей растений и возбудителей болезней растений и животных.

Картография экологическая — постепенно развивающийся отдел экологии. До сих пор преобладает геоботаническая и почвенная картография (в том числе индикационные карты, карты эрозии и дефляции почв). В настоящее время издано (преимущественно во Франции) несколько среднemasштабных фитоэкологических карт (в частности, карта Туниса), на которых подробно показан растительный и почвенный покров, состояние растительности, комплексы сорняков в агроценозах, врезками даны биоклиматические и геологические карто-схемы. Сопровождаются такие карты подробным пояснительным текстом.

Катаколины (от греч. *kata* — вниз и *колины*) — одна из групп биолинов. Вещества, выделяемые высшими растениями и стимулирующе действующие на почвенные микроорганизмы, напр. корневые выделения *Achillea millefolium*, стимулирующие развитие в ее ризосфере азотфиксаторов (*Azotobacter*).

Катаробионты (от греч. *katharós* — чистый и *bios* — жизнь) — организмы, обитающие только в чистых и холодных водах с большим количеством растворенного кислорода (напр., форель, водяной мох).

Катастрофические смены (Александрова, 1964), катастрофические дигрессии (Высоцкий, 1915) — некоторые из синдинамических (в результате оползней и селей, извержения вулканов и пр.) и антроподинамических (распашка) смен. При этом демуляция, или восстановление, биоценозов происходит на грунтах, как правило, лишённых почвы.

Катаценоз (от греч. *katá* — вниз и *ценоз*) — финальная стадия дигрессии сообщества, после которой следует лишь полное его исчезновение. Имеет очень простой состав и остаточную деградирующую биоценологическую среду. Примером может служить катаценоз эбелека (*Ceratocarpus arenarius*) при перетравливании полынных пастбищ (дальнейший процесс ведет к полному сбою пастбища).

Квазикомплексы (от лат. *quasi* — мнимый и *комплекс*) — «комплексы» проценозов, принадлежащих к сукцессиям, не приводящим к формированию вполне развитых фитоценозов из-за регулярно изменяющихся условий внешней среды (напр., квазикомплексы галофильных однолетников в микроне зоне побережий водоема с колеблющимся уровнем воды).

Квартиранство (от нем. *Quartier* — квартира) — совместная жизнь и взаимоотношения организмов обычно разных видов, не свя-

занных между собой прямыми трофическими отношениями. Различаются: трибойкия (от греч. *tribos* — трение) — трение и охлестывание деревьев соседними деревьями, смещение, а часто и срастание ветвей и корней под физическим давлением соседних деревьев, удушение лианой дерева-хозяина; синойкия, синэкия (от греч. *syn* — вместе). — поселение вида в норе, гнезде, муравейнике другого животного; эпиойкия (от греч. *epi* — на) — поселение квартиранта на теле другого вида; напр. эпифита на дереве, гнездование животных на деревьях, обрастание стволов, стеблей и листьев различными организмами (см. *перифитон*); прикрепление морских организмов к телу плавающих животных; эндойкия (от греч. *endon* — внутри) — квартиранство внутри тела хозяина; напр., одного из видов нематод, живущих в кишечнике лошади и питающихся там микроорганизмами.

Кельвин (К, по имени физика Kelvin) — единица измерения температуры по Международной системе единиц (СИ). $1\text{К} = 1^\circ\text{C}$. Температура в кельвинах отсчитывается от абсолютного нуля, а в градусы Цельсия (t) переводится в кельвины простым вычитанием: $273,15 - t$. Кельвины используются также и при вычислении энтропии экосистем (в Дж/К).

Кислотность почв — свойство почв, обусловленное присутствием в почвенном растворе водородных (H^+) ионов. Выражается через рН (отрицательный логарифм концентрации водородных ионов). Кислые почвы имеют рН меньше 7, нейтральные — около 7, а щелочные — больше 7. Организмы, предпочитающие кислые почвы, называются оксифитами (растения) и оксифилами (животные). Ср. *щелочность почв*.

Кислотные дожди — дожди, вызванные загрязнением атмосферы двуокисью серы (SO_2). Оказывают биоцидное действие, в частности, гибель рыбы (напр., в водоемах Скандинавии из-за переноса газовых выбросов в промышленных городах Англии).

Класс возраста — период жизни деревьев, в который лес в хозяйственном отношении однороден. Для мягкоствольных древесных пород (напр., осина, береза, ольха, липа) и для твердоствольных, но порослевых деревьев класс возраста принят за 10 лет (I класс — от 1 до 10 лет, II класс — от 11 до 20 лет и т. д.). Для хвойных и твердоствольных деревьев семенного происхождения класс возраста равен 20 годам.

Классификация культурбиоценозов — см. *культурэкосистем*.

Классификация пастбищ и сенокосов — объединение их в типы пастбищ (напр., ромашниково-красноковыльные пастбища), группы типов (группа красноковыльных пастбищ), классы пастбищ (класс 6—70

ковыльных пастбищ), отделы пастбищ (напр., степные пастбища, пустынные, лесные).

Классификация почв — объединение однородных участков почв (полипедонов) на основе сходных или близких условий и процессов почвообразования в варианты, виды, типы почв и в более крупные объединения — классы почв. Имеется несколько направлений в классификации почв: эколого-географическое, профилно-генетическое и эволюционно-генетическое. Наиболее распространена у нас первая из этих классификаций, согласно которой основными (зональными) типами почв Советского Союза являются полигональные и дерновые луговые почвы тундр, подзолистые, дерново-подзолистые и дерновые почвы зоны хвойных лесов, серые почвы зоны лиственных лесов, черноземы и каштановые почвы степной зоны, бурые и серо-бурые почвы пустынной зоны.

Классификация растительности — один из методов ее познания, заключающийся в объединении сходных фитоценозов в более или менее крупные группы на основе наиболее существенных признаков. Различаются морфологическая классификация, исходящая из признаков структуры сообществ, экологическая классификация — из экологии доминирующих растений, биоэкологическая классификация — из биологии и экологии доминантов, флористическая классификация — из состава флоры, наличия характерных видов.

По биоэкологической классификации растительность СССР разделяется на 7 различных по продолжительности своей эволюции отделов: бактериальной (нитрифицирующие бактерии скал), водорослевой, лишайниковой, моховой, папоротниковой, голосеменной и покрытосеменной растительности. Последний отдел разделяется на два подотдела — лугово-лесной и саванноидно-пустынно-степной растительности. Отделы разделяются на типы растительности (напр., типы листопадных лесов, мезофильных кустарников, луговой, болотной и водной растительности, — Быков, 1978).

Классификация экосистем — см. *экосистемы, культурэкосистемы*.

Климат экологический (от греч. *klímax* — высшая точка, кульминация) — высшая ступень развития растительности, почв и экосистем (Clements, 1904); финальная установившаяся стадия их развития, находящаяся в наиболее полном единстве с климатом данной местности. Каждой географической зоне и провинции присущи свои климаксы растительности, почв и экосистем. Климатоксы развивались на протяжении многих тысячелетий в порядке общего *биотоценогенеза*. Они медленно изменяются, являясь в настоящее время наиболее устойчивой формой не только растительности, но и почв, экосистем. Находятся климаксовые экосистемы только в зо-

нальных условиях, на более или менее широких равнинах, особенно водораздельных (*плакоры*). Нарушенные системы относятся к дисклиматам. Климатоксовые формации биоценозов, их экосистемы претерпевают вполне закономерные частные изменения в виде *сукцессий*. Примером климаксовой экосистемы являются, напр., дубовые леса лесостепной зоны, ковыльные степи степной зоны. Ср. *уровни развития ценоэкосистем*. Проводившееся Клементсом уподобление биоценозов организмам с их онтогенезами и филогенезами большинство экологов не разделяют.

Климат (от греч. *klímatos* — наклон, в смысле наклона поверхности к солнечным лучам) — многолетний режим погоды того или иного региона. Особенности климатов зависят от географической широты местности, ее высоты над уровнем моря, удаленности от морей, орографии и растительного покрова. Первые два условия определяют климатическую и географическую зональность и поясность. См. *континентальный и морской климаты, микроклимат и климат биоценозов и экосистем*.

Климат биоценозов и экосистем (фитоклимат + климат почвы) — особенности их светового режима, теплообмена, влагообмена. Граница между атмосферой и литосферой (так же, как между атмосферой и гидросферой) является областью резкой смены плотности вещества, его теплопроводности и теплоемкости, химического состава и солнечной инсоляции. Существование на такой границе биоценозов привело к необыкновенно сильному развитию биохимических превращений и биологических миграций веществ. В связи с этим занятые ценоэкосистемами пространственные объемы представляют собой сферу как чрезвычайных микроклиматических инверсий, так и таких же модераций (умеренней).

Климатические факторы — основные элементы климата: солнечная радиация (свет, тепло), *атмосферные осадки и атмосферное давление, влажность воздуха, влажность почвы*, циркуляция воздуха (*ветер*), *гидросферное давление*. Климатические факторы обуславливают развитие биоценозов, или ценоэкосистем. Поступление тепла и влаги (осадки) принято отражать на климатограммах (рис. 16).

Климатоп (Сукачев, 1964) — воздушная часть биоценологической среды биоценоза, биогеоценоза, или ценоэкосистемы, отличающаяся от окружающей атмосферы своим газовым составом, особенно CO_2 (в приземном биогоризонте), O_2 (там же и в биогоризонтах фотосинтеза), воздушным режимом, насыщенностью биоллинами, уменьшенной и измененной солнечной радиацией и освещенностью, наличием люминесценции растений и некоторых животных, особым

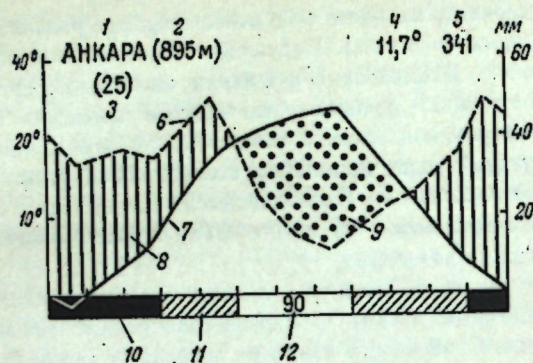


Рис. 16. Климатограмма по Вальтеру: 1 — название станции; 2 — высота над уровнем моря; 3 — продолжительность наблюдений (число лет); 4 — средняя годовая температура; 5 — среднее годовое количество осадков (мм); 6 — кривая среднемесячных осадков (шкала справа); 7 — кривая среднемесячных температур воздуха (шкала слева); 8 — влажное время года (вертикальная штриховка); 9 — сухое время года; 10 — период с дневной температурой ниже нуля (черным); 11 — период с абсолютным минимумом ниже нуля (косая штриховка); 12 — средняя продолжительность безморозного периода (в днях)

тепловым режимом и режимом влажности воздуха. Ср. полипедон.

Клин (от греч. *klino* — наклоняю) — в экологии постепенное нарастание или убывание какого-либо признака популяций, видов, ценоэкосистем в связи с изменением того или иного фактора среды. Ср. *ординация*.

Клон (от греч. *klon* — побег, ветвь) — небольшая популяция, представленная потомством одной вегетативно размножающейся особи, дочерние побеги которой могут быть еще связаны друг с другом. Такие клоны в сообществах часто образуют парцеллы или микроценозы. В более широком понимании — потомство вегетативно или бесполом путем размножающихся растений.

Коакции (от лат. *co* — совместно и *actio* — действие) — взаимодействия, взаимоотношения организмов в биоценозах или ценоэкосистемах. Разделяются на *биотические взаимоотношения* и *трансабиотические взаимоотношения*.

Коллины (от лат. *collido* — сталкивать враждебно) — одна из групп биолинов, органические вещества, выделяемые высшими

растениями и подавляюще действующие на другие виды высших растений; напр., выделяемый плодами яблони газ этилен, задерживающий прорастание семян и развитие проростков многих видов растений.

Коллоиды почвенные — дисперсные системы мельчайших (<0,25 мк) частиц почвы и воды. Почвенные частицы коллоиды имеют огромную сумму поверхности (превышающую суммы поверхностей всех других агрегатов почвы) и вследствие этого коллоиды обладают высокой поглотительной способностью и устойчивостью, но имеют способность коагуляции под воздействием polyvalentных катионов. Содержат большое количество органических веществ, причем обогащение почв гумусом ведет к увеличению фракции коллоидов. Различают органико-минеральные (65—75%), минеральные (20—30%) и органические коллоиды (до 5%).

Колония — наиболее простой *проценоз*. Возникает при поселении растений (инициальных видов) и животных на более или менее свободной территории.

Комбинации (Logenz, 1858; Неуструев, 1915; Коровин, 1934). сочетания (Неуструев, 1930), гетерогенные комплексы (Родни, 1948) — совокупность чередующихся друг с другом ценоэкосистем, принадлежащих нескольким или многим формациям биоценозов и их групп. Чаще всего комбинации приурочены к сравнительно резко различающимся условиям внешней среды, напр. к чередованию мезо- и макрорельефа.

Комменсализм (от лат. *commensalis* — однокашник), сотрапезничество — совместное обитание животных разных видов, при котором один из них питается пищей другого, не причиняя ему вреда и не конкурируя с ним; напр., черви рода *Nereis* поселяются на раковине, занятой раком-отшельником и питаются остатками его пищи. Сюда же, вероятно, можно отнести и взаимоотношения одного из видов морских гидроидов, прикрепляющихся к коже акул и питающихся их экскрементами.

Компетитор (лат. *competitor* — просящий о том же, что и соперник) — конкурент.

Комплексы (от лат. *complexus* — соединение) — растительный и почвенный покров с регулярным чередованием ценоэкосистем (проценозов и фитоценозов, с их полипедонами и микрорельефом), как правило, связанных между собой сукцессивными границами (с экотонными сукцессиями). Микрорельеф комплексов в той или иной мере биогенный. Комплексы являются результатом и свидетельством довольно быстро протекающего синценогенеза. Следует различать монокомплексы (комплексующиеся фитоценозы и процено-

зы принадлежат к одной ассоциации); биоконтакты одно-
типные с комплексированием фитоценозов, принадлежащих к раз-
ным формациям, однако одного типа растительности (напр., пусты-
нный комплекс — *Artemisietum ephemerosum* + *Anabasetum purum*);
биоконтакты двутипные — комплексующиеся фитоце-
нозы принадлежат к формациям двух различных типов раститель-
ности (напр., пустынно-степной комплекс *Artemisietum purum* + *Ag-
ropyretum artemisiosum* + *Spiraeetum bromosum*). Комплексы могут
быть в инициальной (включение сукцессивно расширяющихся
фитоценозов в еще не разорванный массив основной ассоциации),
фрагментированной (единый массив расчленен) и финальной
(единый массив образован фитоценозом, преобладающим в результа-
те развития комплекса) стадиях развития (рис. 17).

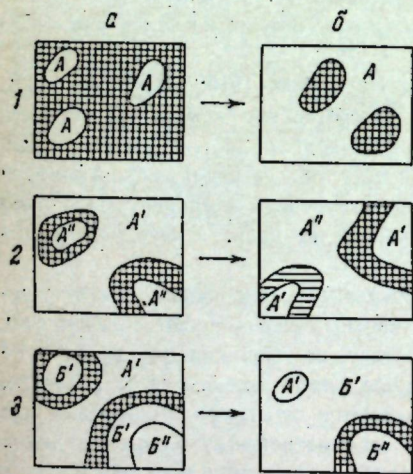


Рис. 17. Основные типы раз-
вития комплексов: 1 — мо-
нокомплекс одной конассо-
циации — фитоценозы А и
их проценозы (участки в
клетку); 2 — биоконтакт
однотипный — фитоценозы
А^I и А^{II}, принадлежащие к
разным формациям, но одно-
го типа растительности, и
их проценозы; 3 — био-
контакт двутипный — фи-
тоценозы А^I, Б^I и Б^{II}, при-
надлежащие к двум типам
растительности, и их проце-
нозы; а — инициальные и
б — финальные стадии раз-
вития.

Впервые комплексы были выделены И. Р. Лоренцом (Lorenz,
1958) на болотах, подробно описаны Б. А. Келлером и Н. И. Димо
(1907). Для наименования комплексов рекомендованы два способа:
1) перечислением названий ассоциаций с указанием процента участия
каждой, напр. *Pauciflorae Artemisietum* (60%) + *Deserti Agropy-
retum* (40%); 2) перечислением условных обозначений комплексир-
ующихся ассоциаций с указанием десятков процентов, напр.
Пб^{7п}·Пч₃·Ж₂, или Пб^{7п}·Пч₃·Ж₃, где Пб^{7п} — типчаково-белополян-
ная; Пч — чернополянная; Ж — житняковая ассоциация. Ср. квази-

комплексы, микрокомплекс, мозаичность биоценозов, мезокомплекс,
комбинация.

Конассоциация (от лат. *cop* — совместно и ассоциация: Быков,
1966, 1971), эпнассоциация (Сочава, 1968, 1972), секвен-
ция (Godron, Poissonet, 1972) — совокупность приуроченного к
определенной территории стабильного фитоценоза (-ов) одной ассо-
циации (или группы ее ассоциаций) и относящихся к нему (к ним)
проценозов; своеобразный, очень широко распространенный комплекс
обычно с нерегулярным чередованием ценозов, находящихся на раз-
ных стадиях синценогенеза. Иногда (преимущественно из-за наруше-
ния однородности условий, в частности рельефа) конассоциация
включает *интерсерияльные* (вставленные) сообщества других ассо-
циаций и формаций. Конассоциация имеет как индивидуальное вы-
ражение (данная конассоциация, или конценоз), так и общее —
конкретные конассоциации одного типа, представляющие собой
конассоциацию как тип, как совокупность однородных конценозов.
Примером конкретной конассоциации могут служить конассоциации
Artemisia terrae-albae, включающие кроме коренных сообществ
пасквальные модификации, начиная от *Artemisia terrae-albae* —
Ceratocarpus arenarius и кончая проценозами *Ceratocarpus are-
narius*.

Конгрегационная экосистема — экосистема, объединяющая цено-
экосистемы, в биоценологическом отношении соответствующие *кон-
грегации*, т. е. состоящая из биоценозов, доминанты которых при-
надлежат к одной и той же группе экобиоморф. Примером может
служить Прибалхашская конгрегационная экосистема, в которой
господствуют следующие ценоэкосистемы во главе с ксерофильными
полудеревьями и ксерофильными полукустарниками: *Haloxylon per-
sicum* — *Ceratoides papposa* + *Artemisia terrae-albae*, *Haloxylon ar-
hyllum* — *Salsola orientalis* + *Artemisia terrae-albae* и *Haloxylon ar-
hyllum* — *Salsola orientalis*. Конгрегационные экосистемы объеди-
няются в *фратриационные экосистемы*.

Конгрегация (от лат. *congregatus* — собранный: Быков, 1973) —
совокупность конассоциаций, у которых доминанты главных слоев
относятся к разным видам и родам, но, как по форме роста, так и
по экологии и средовлажности принадлежат к одной экобиоморфе,
что вызывает широкое развитие в сообществах связующих слоев.
Все это является следствием общности биотоценогенетического раз-
вития принадлежащих конгрегации биоценозов и почв. Конгрегация
занимает определенную территорию, где ее коренные (или подкорен-
ные) сообщества могут комплексироваться с сообществами подчи-
ненных рангов и сочетаться с сообществами, развивающимися вслед-

ствие интразональности некоторых элементов растительности. Конгрегации объединяются во *фратриации*.

Конденсация (от лат. *condenso* — сгущаю) — переход водяного пара атмосферы в жидкое состояние. Играет большую роль в водном обмене, в частности в пустынных экосистемах, где очень важна ночная конденсация влаги на поверхности растений (роса) и почвенных частиц, а также в энергообмене, так как сопровождается выделением тепловой энергии (в количестве, равном ее затрате на испарение той же массы воды).

Кондоминанты (от лат. *cop* — вместе и *dominans* — доминирующие) — доминирующие в биоценозах виды растений, важная часть ценофитов. Кондоминанты участвуют в сложении главного слоя в количестве двух и более видов (виды, совместно доминирующие во второстепенных слоях, называются субкондоминантами). Как и доминанты, подразделяются на *коннекторы*, *патулекторы* и *дензекторы*. Кондоминанты образуют различные смешанные и разнотравные формации и ассоциации. Большую роль играют в тропических дождевых лесах (гилеях).

Конкреции (от лат. *concretio* — сгущение) — минеральные образования в почве, напр. конкреции карбонатов, гипса, фосфатов кальция.

Конкурентная мощность (Раменский, 1938) — способность вида занять то или иное положение в биоценозе в результате биотических и трансбиотических взаимоотношений. Зависит от биологии вида, его толерантности к условиям биотопа и активности в биоценозическом отборе. R. L. Hall (1974) предложил определять конкурентную мощность сравнением продуктивности видов при их совместной культуре. См. *коэффициент конкурентной мощности видов*.

Конкуренция организмов в сообществах, интерференция — большее или меньшее преуспевание организмов в борьбе за существование при совместном обитании в биоценозах. Конкуренция обостряется при увеличении численности популяций (перенаселенность), что связано с усилением влияния ценобионтов друг на друга — уменьшением питательных веществ, влаги или света (*аллелопатия*), увеличением вредного влияния организмов друг на друга вследствие выделения биолинов (*аллелопатия*). У гетеротрофных организмов конкуренция особенно выражена в борьбе за пищу (*биотрофия*). Является внешним проявлением этих трех различных обуславливающих ее процессов.

Коннексы (от лат. *cop* — вместе и греч. *nekros* — мертвый) — группировка организмов, приуроченных к гниющим деревьям, трупам

животных, экскрементам (Tischler, 1951); характерная группа микроценозов и микропроценозов.

Коннекторы (от лат. *connecto* — связывать, сплетать) — доминанты, которые благодаря вегетативному размножению создают густой, сплетенный в одно целое слой биоценоза (ср. *дензекторы* и *патулекторы*), напр. *Phragmites communis*, *Aegopodium alpestre*. В СССР насчитывается около 350 коннекторов, создающих главные и второстепенные слои сообщества. Большая часть коннекторов мезофильна (55%), гидрофильна или гигрофильна.

Консорбенты (от лат. *consortio* — общность, консорция) — наиболее обильные члены консорций, один из ценофитов.

Консортивные связи — пищевые, или биотрофические, а также «квартирантские» связи внутри консорции.

Консорты (Мазинг, 1966) — члены консорции; различаются: *никонсорты* — продуктивные ядра консорций (автотрофные, гетеротрофные или миксотрофные), *эндоконсорты*, находящиеся внутри никонсортов, *эпиконсорты* — на поверхности их тел и *экзоконсорты*, обитающие вдали от них, но одновременно или периодически с ними контактирующие (Быков, 1966).

Консорция — общность, соучастие; «организмы-консорции» (Козо-Полянский, 1937), «плеяды» (Клумов, 1937) — возникшее при длительном биотоценогенезе объединение разных видов, связанных с продуктивным организмом (ядром, или никонсортом) и между собой биотрофическими или медиопативными (в частности, условиями *эдасфер*) отношениями. Члены консорции (консорты) по отношению к ее ядру могут быть эндоконсортами (напр., внутренние паразиты — см. *паразиоценоз*), эпиконсортами (на поверхности; напр., щитовка на дереве), экзоконсортами (единовременно или периодически контактирующими с ядром — многие животные, имеющие и свои консорции или микроконсорции). Консорция бывает индивидуальной (ее ядро — одна особь), популяционной (популяция или вид целиком), синузальной (ядро составляют виды, образующие одну экобиоморфу; напр., консорция мезофильных темнохвойных деревьев). Синузальные консорции могут объединяться в типы (соответствующие подклассам экобиоморф; напр., типы консорций голосемянных вечнозеленых деревьев). Далее следуют подклассы и классы консорций (рис. 18): класс консорций автотрофных видов с подклассами консорций высших растений суши и макрофитных водорослей морских шельфов, классы консорций гемнавтотрофных и гетеротрофных видов с подклассами морских хищников, фитофагов и полифагов суши.

Константность — постоянная встречаемость вида в различных

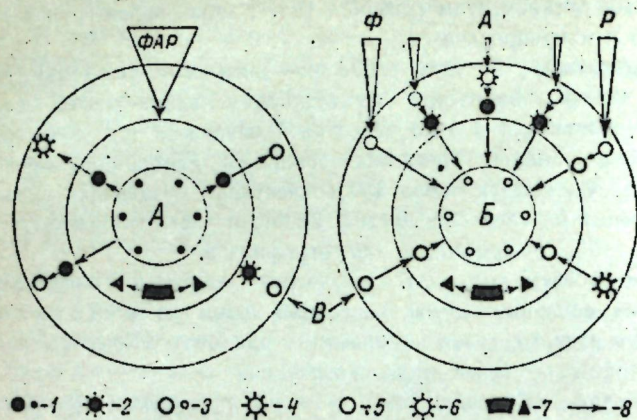


Рис. 18. Два основных типа консорций: А — с автотрофным и В — с биотрофным ядрами (инконсортиями); В — их связи через общие экзоконсорты; 1 — фитотрофы и 2 — их микроконсорции; 3 — биотрофы и 4 — их микроконсорции; 5 — автотрофы и 6 — их микроконсорции; 7 — мортмасса на организмах и сапротрофные консорты; 8 — направления потоков биомассы и энергии; ФАР — физиологически активная радиация

частях биоценоза, обусловленная равномерным размещением его особей. Устанавливается путем осмотра большого количества малых учетных площадок. Виды растений с встречаемостью 80—100% называются константными. К постоянным видам животных относят виды с встречаемостью >50%. Те и другие определяются как $R = \frac{100 p}{P}$, где P — общее число выборок (площадок); p — число площадок, содержащих данный вид.

Конструирование биоценозов — создание биоценозов высокой продуктивности. Их доминантами и субдоминантами должны быть виды наиболее эффективные в отношении продуктивности, а иногда декоративности и гигиеничности, и нести лишь необходимый (для поддержания устойчивости ценоза) минимум своих консортов. Из фитотрофов в него включаются прежде всего производители полезной продукции (напр., олени и лесная дичь). Необходимо вводить виды, относящиеся к большому количеству экобиоморф для формирования в ценозе нескольких биогоризонтов. Все виды должны иметь высокую толерантность к условиям экотопа и формируемой биоценотической среды.

Консументы (от лат. *consumo* — потреблять, расходовать) — потребители органического вещества — животные и некоторые группы растений. Среди консументов находятся фитофаги, зоофаги (питающиеся животными) и фитозоофаги (питающиеся растениями и животными). Ср. *редуценты* и *продуценты*.

Контагиозное распределение или размещение (от лат. *contagium* — зараза) — неслучайное размещение в сообществе особей популяции в виде обусловленных какой-либо причиной больших или меньших их сгущений, групп или пятен.

Континентальный климат — климат центральных областей континентов. Отличается пониженной среднегодовой температурой и влажностью, увеличенной запыленностью воздуха, небольшой облачностью и меньшим количеством осадков, меньшей скоростью ветров, резкими отличиями летних и зимних, дневных и ночных температур. Ср. *морской климат*.

Континуум (от лат. *continuum* — непрерывное) — растительность, животный мир и почвенный покров как непрерывное целое. Понятие о континууме в своем крайнем толковании (организмы находятся лишь в случайном обзоре и автономны) исключает участие о биоценозах и ценозосистемах и не может быть принято.

Непрерывность и прерывность растительного покрова имеют относительное выражение, и только в этом плане (наряду с признанием конкретно существующих биоценозов) возможно признание континуума. Понятие о континууме может использоваться при изучении границ биоценозов, экологических рядов, распределения организмов внутри биоценозов и особенно в морских экосистемах. Впервые представление о непрерывности (растительного покрова) было дано Л. Г. Раменским (1910, 1915, 1924), за рубежом оно развилось у Н. А. Gleason (1920), W. Matuskiewicz (1948) и I. T. Curtis (1959).

Концентрация ионов H^+ и OH^- — соотношение этих ионов в почвенном растворе, выраженное условным показателем pH (отрицательный логарифм концентрации H^+). Определяется в «водной вытяжке», полученной разведением почвы в дистиллированной воде (в отношении 1:2,5). Сильнокислые почвы имеют pH=3—4, кислые 4—5, слабокислые 5—6, нейтральные 7, слабощелочные 7—8, щелочные 8—9 и сильнощелочные 9—11.

Координатные схемы — схемы, применяемые для анализа связей растений, животных и их сообществ с условиями среды. По осям координат откладываются обычно баллы увлажнения, засоления, богатства почвы, а в сетке схемы — виды или их ассоциации. Один из приемов *ординации*.

Копролиты (от греч. *kórgos* — помет и *lithos* — камень) — имеющие некоторую прочность экскременты дождевых червей, активных участников почвообразования, а также других беспозвоночных животных.

Копрофаги (от греч. *kórgos* — помет и *phágos* — пожиратель) — принадлежащие к сапротрофам организмы, питающиеся экскрементами животных: жуки, мухи и их личинки, микроартроподы, протозоя, бактерии.

Коренная растительность — основная, длительно существующая растительность водораздельных плакорных пространств, вполне соответствующая зональным условиям климата и почти не нарушенная человеческой деятельностью. Ср. *климакс*.

Кормовая единица — количество корма, соответствующее по своей питательности 1 кг зерна овса среднего качества. По своей питательности равна 1414 ккал, или 5,95 мегаджоулей. В кормовые единицы часто переводят урожайность пастбищ и сенокосов. Пересчет в кормовые единицы производится после химического исследования корма и определения количества переваримых питательных веществ (белка, клетчатки, безазотистых экстрактивных веществ).

Корневые выделения — выделения корнями растений в почвенную и водную среду биолинов — органических и минеральных веществ (аминокислот, углеводов, органических кислот, фосфатов, сульфатов, ферментов), активно воздействующих на почву, используемых микроорганизмами ризосфер и оказывающих влияние на корни соседних растений. См. *аллелопатия*.

Космическая экология, космическая биология и физиология — раздел экологии, исследующий особенности жизнедеятельности человека и других организмов в практически полностью замкнутых микрэкосистемах космических кораблей и станций, разрабатывающий системы жизнеобеспечения (в частности, регенерацию воды и газов) и возможности создания условий с полной (фото- и хемосинтетической) регенерацией среды для длительных (межпланетных) полетов. См. *экология замкнутых систем и биоконкомплекс экосистемы космического корабля*.

Лит.: Газенко О. Г. Космическая биология. — В кн.: Развитие биологии в СССР. М., 1967; Одум Ю. Основы экологии: Пер. с англ. яз. М., 1975.

Космополиги (от греч. *kosmopolites* — гражданин мира) — растения и животные, распространенные на всех (кроме Антарктиды) континентах земного шара. Различают также мультирегиональные, во многих регионах встречающиеся виды (Трасс, 1970).

Ковэволюция (от лат. *co* — совместно и *эволюция*) — сопряжен-

ная эволюция двух (или более) видов; напр. паразита и хозяина (Ehrlich, Raven, 1964). Ср. *биотоценогенез*.

Коэффициент ассимиляционный — см. *ассимиляционный коэффициент*.

Коэффициент дисперсии — показатель равномерности распределения особей в пространстве: $S^2 = \frac{\sum(x-m)^2}{n-1}$, где n — число проб; m — среднее число особей в пробе; x — сумма особей. Если $\frac{s^2}{m}$ близко к нулю, то распределение равномерное, к единице — случайное, а чем более единицы — тем контагиознее.

Коэффициент дыхательный — см. *дыхательный коэффициент*.

Коэффициент использования или сравливания — степень рационального использования пастбищ, выраженная в процентах (или долях единицы) сравливаемой массы растений от общего запаса поедаемого корма. Может быть определен по формуле $K = \frac{100 \cdot \Pi}{3}$, где Π — допустимое количество поедаемого корма (в ц/га), 3 — общий запас поедаемого корма (в ц/га).

Коэффициент конкурентной мощности, по R. T. Hall (1974), может быть определен при совместной культуре растений, равен: $K_{ab} = \frac{O_{ab} \cdot Z_b}{(M_a - O_{ab}) \cdot Z_a}$, где M_a — продукция вида a в чистой культуре; O_{ab} — продукция вида a в смеси с видом b ; Z_a и Z_b — относительное участие видов в совместной культуре. При взаимномсключающей конкуренции $K_a \cdot K_b = 1$.

Коэффициент сходства или сопряженности — показатель количества общих признаков в сравниваемых биоценозах и др. таксонах. Чаще всего определяется коэффициентом флористического сходства. Предложено очень много формул для его вычисления. Особенно известны формула P. Jaccarda (1912): $K = \frac{100 \cdot c}{a+b-c}$; формула I. Czeka-powski (1913) и T. Sorensen (1948): $K = \frac{2c \cdot 100}{a+b}$, где a — число видов в первом ценозе, b — во втором, c — общее число видов; формула Ю. Одума: $K = \frac{a-b}{a+b}$ (изменяется от -1 до $+1$, а используются только площадки с a и b вместе). Наиболее вероятное число площадок, в которых оба вида существуют совместно, будет $P = \frac{ab}{n}$, где n — общее число площадок. При $P > c$ оба вида исключают друг друга, если $P = c$, то они могут распределяться случайно; если $P < c$, то оба вида склонны обитать совместно.

Достоверность результатов можно вычислить по χ^2 :

$$\chi^2 = \frac{n^2}{ab(n-a)(n-b)} \cdot (c-P)^2,$$

при $\chi^2 > 3,84$ совместное обитание не случайно, при $\chi^2 > 6,64$ вероятность этого вывода равна 99%.

Применяется также коэффициент К. Коула в модификации S. Hulbert (1969). Часто используются коэффициенты С. Форбеса (1925) и Н. Я. Каца (1943):

$$F = \frac{a \cdot N}{(a+b)(a+c)}, \quad K = \frac{100 \cdot a}{R \cdot (b+c)},$$

где R — встречаемость вида. При $K=1$ сопряженность отсутствует, при >1 она положительная, при <1 — отрицательная (виды избегают друг друга).

Коэффициент сходства, или ассоциированности, Коула исходит из общей таблицы ассоциированности двух видов:

| | | | | |
|-------|---|-------|-------|-------|
| | | I вид | | |
| | | + | - | |
| 2 вид | + | a | b | (a+b) |
| | - | c | d | (c+d) |
| | | (a+c) | (b+d) | N |

где a, b, c, d — число встреченных комбинаций, N — общее число площадок. Ассоциированность определяется по одной из трех формул:

при $ad \geq bc$ и $(a+b) \leq (a+c)$

$$C = \frac{ab-bc}{(a+b)(b+d)}$$

при $ad < bc$ и $a \leq d$

$$C = \frac{ad-bc}{(a+b)(a+c)}$$

при $ad < bc$ и $a > d$

$$C = \frac{ad-bc}{(b+d)(c+d)}$$

При исследовании биоэкологической сопряженности рекомендуется закладывать круглые площадки, причем так, чтобы растение (ближайшее от случайно выбранной точки), сопряженность которого изучается, находилось в центре. Величина площадки не должна превышать пределы площади средообразующего влияния растений (контролем могут являться площадки, центрированные в упомянутых выше случайных точках). Коэффициентом сходства пользуются и при вычленении таксонов методом Чекановского, и методом дендритов и при анализе флоры (см.). Ср. сходство биоценозов, индекс биотической дисперсии.

Коэффициент транспирации — отношение количества транспирированной растением воды за время его вегетации к величине фотосинтеза или к урожаю (сухой массы или зерна). У мезофильных трав этот коэффициент колеблется около 700—900, у мезофильных деревьев — около 150—350.

Коэффициент трофности — отношение валовой продукции фотосинтеза в ценоэкосистеме к дыханию, т. е. $P:R$. Показатель зрелости ценоэкосистемы, т. к. в устойчивых зрелых системах это отношение равно 1.

Коэффициент увлажнения — отношение количества атмосферных осадков к величине испаряемости, т. е. к потенциальной величине испарения с поверхности почвы в данной экосистеме (определяется с помощью особых приборов-испарителей). Вычисляется коэффициент путем деления годовой суммы осадков на годовую испаряемость. В пределах Советского Союза он колеблется от 0,05 (Туркочоль в Средней Азии) до 6,13 (Брянская обл. на западе европ. части СССР). Оптимальный коэффициент близок к 1. По В. А. Ковде (1973), можно различать следующие фации по коэффициенту увлажнения:

Супергумидную 1,5—3

Семнаридную 0,7—0,5

Гумидную 1,2—1,5

Аридную 0,5—0,3

Нормальную 1

Экстрааридную 0,2.

Коэффициенты теплообмена — показатели обмена тепловой энергии в припочвенном горизонте. Приведем коэффициент по Е. С. Рубинштейну (1952):

$$K = 0,38 \frac{R-B}{\Delta e + 0,5 \Delta \theta} \text{ м}^2/\text{с},$$

где R — радиационный баланс, т. е. разность между приходом и расходом энергии, B — поток тепла в почву (то и другое в кал/см²·мин), Δe — разность абсолютной влажности на высоте 0,5

и 2 м (в г/м³), $\Delta\theta$ — разность температур на тех же высотах.

Краевой эффект — тенденция увеличения разнообразия, или численности видов в *экотонах*, т. е. на переходных границах между биоценозами, или ценоэкосистемами.

Красные книги — официальные издания, содержащие описание и состояние животных и растений, находящихся под большей или меньшей опасностью исчезновения. Содержат перечень мер по их охране и увеличению численности. Международная «Красная книга» издана Международным союзом охраны природы (МСОП). Издана «Красная книга СССР» и ряд «Красных книг» союзных республик.

Кризис экосистемы — ситуация, возникающая в результате катастрофических природных (извержение вулканов, наводнение, землетрясение, ураганы, пожары, эрозия и т. п.) и антропогенных факторов.

Криогенные процессы (от греч. *kyos* — холод и *genesis* — рождение) — совокупность физических, физико-химических и биологических процессов в почве при замерзании и оттаивании: растрескивание, формирование полигональных образований, разрывы корней и пр.

Криофилы (от греч. *kyos* — холод и *philéo* — люблю) — холодолюбивые животные с низкой термофильностью; напр., овцебык и стенотермная (от -2 до $+2^\circ\text{C}$) антарктическая рыба *Trematomus bernacchii*, а также целый ряд снеголюбивых (хионофилы) животных. Ср. *термофилы* и *эвритермофилы*, а также *психрофилы*.

Криофиты (от греч. *kyos* — холод и *phytón* — растение) — растения с низкой термофильностью (среднедекадные температуры вегетационного периода $0-10^\circ\text{C}$) и высокой сухостойкостью. Среди них можно различать криомезоксерофиты (напр., *Chorispora sibirica*) и криоксерофиты (*Acantholimon diapensioides*). Ср. *психрофиты* и *криофилы*.

Криптофиты (от греч. *kyptós* — скрытый и *phytón* — растение) — многолетние травы с почками возобновления, находящимися ниже поверхности почвы и воды (геофиты, гелофиты и гидрофиты).

Круговорот азота — процесс, начинающийся с поступления в экосистему азотистых соединений с осадками, с фиксации азота микроорганизмами почвы (см. *азотфиксация*), поступления азота в растения, а затем продвижение его по трофическим каналам экосистемы, вплоть до редуцентов, чаще уже в почве. Там же происходит образование нитритов и нитратов. В почве находятся основные запасы азота экосистем (хотя их сумма порядка лишь 0,06%). Отсюда азот

снова поступает в организмы растений и так далее по внутренним каналам круговорота. Часть азота после *денитрификации* по внешнему кругу поступает в атмосферу и т. д. (рис. 19).

Круговорот кислорода — процесс, начинающийся при фотосинтезе растений выделением кислорода в биоценотическую среду экосистем. Затем кислород по внутреннему кругу поступает к аэробным организмам, в том числе к растениям (в процессе дыхания). Часть

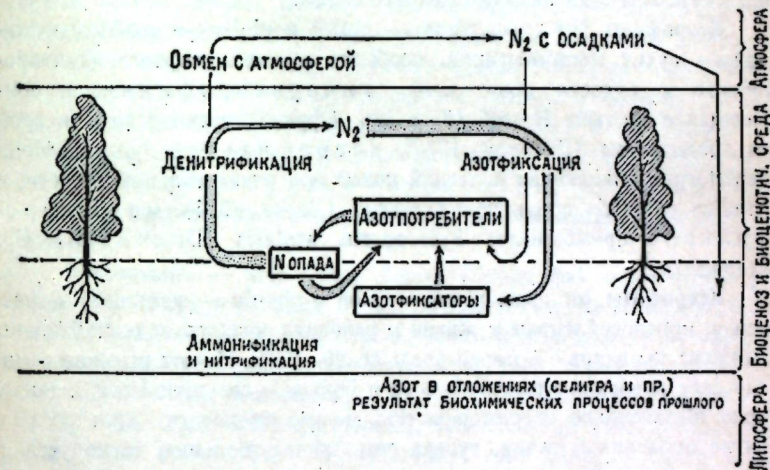


Рис. 19. Круговорот азота в ценоэкосистеме

его тратится на окисление мортмассы микроорганизмами, другая часть из биоценотической среды экосистем переходит во внешний круг обращения. Благодаря фотосинтезу наземных и особенно морских растений (водоросли планктона) в атмосферу ежегодно поступает около $70 \cdot 10^9$ т кислорода (Лархер, 1978). Тесно связан с круговоротом углерода.

Круговорот углерода — процесс, начинающийся внутри экосистем потреблением растениями при фотосинтезе CO_2 из воздушной (и водной) среды (ежегодно 6—7% CO_2). Часть углерода поступает затем с фитомассой к животным и микроорганизмам. Всеми аэробными организмами при дыхании и брожении он выводится в биоценотическую среду экосистем, а затем снова используется (в виде CO_2) для фотосинтеза (внутрисистемные обороты), а частично выходит из экосистем в атмосферу. Тесно связан с круговоротом кислорода.

Круговороты веществ, биогеохимические круговороты веществ —

происходящие в биосфере циклические превращения и перемещения веществ; основными регуляторами их являются экосистемы, в которых значительная часть элементов совершает и многократные внутренние обращения (малые циклы: биота = биоценотическая среда). Особенно это касается воды, углерода, кислорода, азота, фосфора, серы, железа, магния и других веществ, участвующих в процессах метаболизма и проходящих по биотрофическим, аллелопатическим и аллелосполчическим каналам ценоэкосистем.

Ксерофилы (от греч. *xéros* — сухой и *philéo* — люблю) — животные сухих местообитаний, особенно пустынь, хорошо адаптированные к сухости почв; напр., гиперксерофильная, обитающая в пустыне Намиб (Юго-Зап. Африка) чернотелка *Syntyphius subterraneus* (Гиляров, 1970), ксерофильная улитка *Helix desertorum*, впадающая в летний покой при очень сильной сухости, и *Ataxius pedestris* среди прямокрылых (Дажо, 1975), мезоксерофильное прямокрылое *Stauroderus scalaris* (Druex., 1961). Ср. *ксерофиты*.

Ксерофиты (от греч. *xéros* — сухой и *phytón* — растение) — растения, приспособленные к жизни в условиях низкого водоснабжения. Выносят увядание с потерей воды до 20—50%. Имеют высокое осмотическое давление клеточного сока и большую сосущую силу, а также ярко выраженную ксероморфность: мелкоклеточность, сильное развитие полисадной ткани, густая сеть жилок, большое число устьиц, толстая кутикула, мелколистность или редукция листьев, опушение и восковой налет на листьях и стеблях, сильное развитие механической, а иногда (у сукулентов) водозапасающей ткани (ср. *склерофиты*). Разделяются на мезоксерофиты — растения, приспособленные к условиям, несколько менее чем средним по запасам влаги в почве, промежуточные между ксеромезофитами и евксерофитами (напр., *Artemisia vulgaris*, *Artemisia lercheana*); многие из них имеют глубокую корневую систему (*фреатофиты*), обладают интенсивной транспирацией и невысокой устойчивостью к обезвоживанию тканей (т. е. относятся к более ксерофильной части *гемиксерофитов*: Генкель, 1946); (*эвксерофиты*) — настоящие ксерофиты, которые имеют неглубокие корневые системы, хорошо переносят высокие дефициты влажности, слабо транспирируют, обладают высокой вязкостью протоплазмы и высокой концентрацией клеточного сока (напр., *Stipa lessingiana*, *Artemisia pauciflora*); *гиперксерофиты* — сверхксерофильные растения, обитатели пустынь (напр., галоксерофит *Anabasis salsa*). Ср. *галофиты* и *ксерофилы*.

Ксилофаги (от греч. *xulo* — древесина и *phagein* — есть) — животные, питающиеся древесиной.

Культурэкосистемы, культурбиоценозы — экосистемы, созданные человеком или находящиеся под его интенсивным влиянием. К ним относятся окультуренные экосистемы, намеренно измененные человеком (напр., лес, превращенный в лесопарк, или постоянно используемые для сенокосения и удобряемые луга, изменившие благодаря этому свой состав и продуктивность): полукультурные экосистемы, искусственно созданные, но не регулируемые человеком (напр., лесные посадки, сеяные луга); культурные экосистемы многолетних деревьев и кустарников, постоянно регулируемые уходом и эксплуатируемые (сады, чайные плантации); декоративные культурэкосистемы (парки и скверы); агроэкосистемы, или агроценозы, — однолетние и двулетние пропашные культуры, состав и почвенные условия которых регулируются человеком; закрытые культуры с регулированием не только почвенной, но и воздушной среды (тепличные культуры, гидропоника).

Кустарники — жизненная форма (биоморфа) многолетних растений, имеющих несколько одревесневающих скелетных осей (главная лишь в начале жизни). Различаются прямостоящие кустарники, аэроксилные (без подземного ветвления, напр., *Salix carnea*) и геоксилные (напр., шиповники, бамбуки); стелющиеся кустарники (напр., некоторые можжевельники), лиановидные (напр., виноград), розеточные (напр., *Senecio stewartiae*), суккулентные (напр., некоторые виды кактусов) и паразитные кустарники (напр., *Viscum album*).

Кустарнички — жизненная форма (биоморфа) растений, имеющих несколько надземных одревесневающих осей. В отличие от кустарников длительность жизненного цикла этих осей не превышает 5—10 лет, а высота колеблется от 5 до 60 см. Различаются аэроксилные, прямостоящие и подушковидные кустарнички (напр., *Celilupa vulgaris*), геоксилные, вегетативно подвижные ползучие кустарнички (напр., *Vaccinium vitis idaea*), то же, но шпалерного типа (напр., *Arctous alpina*), суккулентно-стеблевые кустарнички (напр., *Halospermum strobilaceum*).

Лаборогенные смены, или сукцессии (от лат. *labor* — работа) — смены сообществ, происходящие благодаря систематическому воздействию человека на растительность (Александрова, 1964); напр., при сенокосении, рубках и т. п. Относятся к антроподинамическим сукцессиям.

Ландшафт (нем. *Landschaft*) — относительно однородная по

своему генезису территория, на которой наблюдается закономерное повторение участков, тождественных по геологическому строению, форме рельефа, гидрологии, микроклимату, биоценозам и почвам. Иными словами, ландшафт состоит из комплексирующихся или сочетающихся ценоэкосистем или биогеоценозов. Низшая категория географического районирования. См. *антропогенный ландшафт*.

Лесные экосистемы (СССР) — наиболее сложные и высокопродуктивные экосистемы умеренного климата. Доминируют высокие (20—50 м) мезофильные хвойные и широколиственные деревья. Фитоценозы многоярусные. Биологическая продуктивность фитомассы от 50 до 300 т/га (65% надземной). Фитофаги: лось, олень, косуля, грызуны и птицы. Зоофаги: волк, рысь, лисица, хорек. Консорции доминантов и основных преобладающих сложные, среди консортов много олигофагов и монофагов. Почвы подзолистые и серые лесные. Используются как основной источник деловой и промышленной древесины, для добычи пушнины и мясной продукции.

Лизис (от греч. *lysis* — растворение) — способность бактерий распадаться путем автолиза под действием собственных ферментов или фаголиза (при заражении бактериофагом). Вероятно, играет значительную роль в редукации биомассы микроорганизмов.

Лимитирующие факторы — факторы, находящиеся в таком недостатке или, наоборот, избытке, который ограничивает возможность нормального существования ценопопуляции или вида. (Диапазон между этими величинами является областью толерантности вида). Лимитирующими факторами могут являться свет, тепло, вода, химические вещества, в том числе вещества *загрязнения среды*.

Листовая диагностика — определение потребности растений в элементах питания путем химических анализов листьев.

Листопад — массовое опадение листьев растений в некоторые сезоны года (осень, сухой период лета). Приводит к накоплению на поверхности почвы опада и, как и веткопад, к обогащению верхних горизонтов почвы органическими и минеральными веществами. Может быть вызван искусственно — дефолиантами.

Литосфера (от греч. *lithos* — камень и *sphaira* — шар) — внешняя сфера «твердой» части Земли. Поверхность литосферы на суше является областью развития экосистем суши, в частности минерального скелета почв.

Литофилы (от греч. *lithos* — камень и *philéo* — люблю), камлеточцы — обычно неподвижные или медленно передвигающиеся морские животные, способные разрушать горные породы, кораллы, раковины моллюсков (механически или химическими выделениями),

напр. некоторые губки, многощетинковые черви, ракообразные и моллюски.

Литофиты (от греч. *lithos* — камень и *phytón* — растение), петрофиты — растения, способные разрушать горные породы химическими выделениями (особенно кислотами) своих ризомов или корней; напр. некоторые синие-зеленые водоросли (в том числе морские), лишайники, а также высшие растения.

Люкс (лк; от лат. *lux* — свет) — единица освещенности. По Международной системе единиц (СИ), 1 лк — освещенность поверхности в 1 м² при световом потоке падающего на нее излучения, равного 1 люмену (лм).

Люминесцентное и флуоресцентное излучение — излучение, возникающее главным образом за счет энергии солнечного света (флуоресценция зеленых растений) и отчасти внутренней энергии организмов (свечение насекомых и микроорганизмов). В первом случае из-за солнечного освещения оно не видно и регистрируется лишь приборами

Макроклины (от греч. *macrós* — большой и *clino* — склоняю), макросклоны — склоны хребта, параллельные направлению его простирания. Ср. *поясность*.

Макрорельеф (от греч. *macrós* — большой и *рельеф*) — крупные формы рельефа; напр. горный хребет, мелкосопочник, плоскогорье, равнина, низменность. Ср. *мезорельеф*, *микрорельеф* и *нанорельеф*.

Маразмизмы (от греч. *marasmós* — разложение) — одна из групп биогенов, органические вещества, выделяемые микроорганизмами и подавляюще действующие на высшие растения. Так, ликомаразмизм, выделяемый *Fusarium oxysporum*, тормозит развитие ряда высших растений. Много маразмизмов в лесной подстилке и в самых верхних горизонтах почв. В состав маразмизмов входят аммиак, альдегиды и другие летучие вещества.

Маршрутная съемка — упрощенная глазомерная съемка растительности и почв для составления геоботанических и почвенных карт. Ведется с помощью компаса, визирной линейки и общей карты среднего масштаба.

Масса микроорганизмов — биомасса микроскопических растений и животных суши, морей и океанов (см. *планктон*). Биомасса микроорганизмов суши порядка 10⁸⁻⁹ т (Ковда, 1973).

Мегатермофиты (от греч. *mégas* — очень большой, *thérme* — тепло, жар и *phytón* — растение), энтолюбы — растения с высокой термофильностью, нуждаются в высоких температурах на протяже-

нии всей своей жизни; напр. пальмы. Среднедекадная температура их вегетационного периода 20—25°C и выше. Можно различать мегатермные гидрофиты, гигрофиты, мезофиты и ксерофиты. Ср. *мезотермофиты*, *микротермофиты* и *психрофиты*.

Медиопатия (от лат. *medius* — срединный и *pathos* — влияние) — особый вид трансбиотических взаимоотношений организмов посредством изменения биоценотической среды благодаря, с одной стороны, выделению в нее продуктов жизнедеятельности (*аллелопатия*), а с другой — изъятию из нее ряда веществ (*аллелосполия*). Эти явления охватывают и деятельность микроорганизмов; напр. нигрификацию. Наблюдающиеся в устойчивых ценоэкосистемах аллелопатия и аллелосполия являются результатом длительного биотоценогенеза и, подобно трофической сети, играют роль информационных каналов авторегуляции этих систем.

Мезогигрофилы (от греч. *mésos* — средний, *hýgga* — вода и *philéo* — люблю) — животные местообитаний с пониженной, по сравнению с гигрофилами, или, наоборот, повышенной, по сравнению с мезофилами, влажностью (Дажо, 1975).

Мезогигрофиты (от греч. *mésos* — средний и гигрофиты) — растения, промежуточные по влаголюбивости между гигрофитами и мезофитами; напр. *Impatiens noli-tangere*.

Мезокомплекс (от греч. *mésos* — средний и лат. *complexus* — соединение) — чередование комплексов одного типа с комплексами другого (Дохман, 1936), а также комбинация комплексов с фитоценозами, фрагменты которых обычно господствуют и в комплексах.

Мезорельеф (от греч. *mésos* — средний и рельеф) — рельеф, занимающий промежуточное по своей величине положение между микрорельефом и макрорельефом; напр. долина, котловина, горное ущелье.

Мезотермофиты (от греч. *mésos* — средний и *thérme* — тепло и *phyton* — растение), теплолюбые — растения со средней термофильностью, нуждающиеся в умеренных температурах для своего развития; напр. *Juglans fallax*. Предпочитают среднедекадные температуры вегетационного периода 15—20°C. Можно различать мезотермные гидрофиты, гигрофиты, мезофиты и ксерофиты. Ср. *мега-термофиты* и *психрофиты*.

Мезотрофные организмы (от греч. *mesos* — средний и *trophe* — питание) — организмы, умеренно требовательные к плодородию почвы; напр. *Tilia sibirica*. Ср. *олиготрофные*, *эвтрофные* и *эвритрофные* организмы.

Мезофилы (от греч. *mesos* — средний и *philéo* — люблю) — животные, приспособленные к жизни в условиях средней влажности

воздуха и почв. К ним принадлежит очень большое число видов (напр., косуля, рябчик, крапивница), в том числе животные, для утоления жажды пользующиеся водными источниками. Ср. *мезофиты*.

Мезофиты (от греч. *mesos* — средний и *phyton* — растение) — растения, приспособленные к жизни в условиях среднего водоснабжения (средняя влажность почвы и воздуха); обычно имеют хорошо развитые листья, часто с крупными пластинками, слабо опушенными или не опушенными совсем. Разделяются на ксеромезофиты — растения, приспособленные к условиям с запасами влаги в почве несколько ниже среднего, промежуточные между собственно мезофитами и мезоксерофитами (напр., *Medicago falcata*): как и они, часто имеют глубокие корневые системы (фреатофиты), но меньшую ксероморфность, неустойчивы при обезвоживании тканей (гемиксерофиты: Генкель, 1946), напр. *Acer semenovii*; далее *еумезофиты* — растения, приспособленные к среднему запасу влаги в почвах и достаточной влажности воздуха (напр., *Quercus robur*, *Trifolium repens*), типичными мезофитами являются *сидномезофиты* — тенелюбивые растения (напр., *Oxalis acetosella*); *гигромезофиты* — растения, предпочитающие условия, с несколько большей увлажненностью почвы, т. е. промежуточной между условиями существования гигрофитов и мезофитов (напр., *Digraphis arundinacea*, *Salix alba*). Ср. *мезофилы*.

Мелиорация (от лат. *melioratio* — улучшение) — мероприятия по улучшению земель. Одной из форм мелиорации является *фитомелиорация* (в частности, лесомелиорация).

Мертвый покров — части растений (опад — ветви, стебли, кора, листья и пр.), находящиеся на поверхности почвы. Ср. *подстилка*, *старика* и *сухостой*.

Местонахождение — пункт, где найдено или наблюдалось отдельное растение или животное.

Местообитание — место и условия обитания особи, популяции или вида. Местообитания животных могут состоять из нескольких *стаций* (для зимовки, размножения, ночевки, питания, расселения).

Метабиоз (от греч. *metá* — сообща, вместе и *biósis* — образ жизни) — совместное обитание двух или нескольких видов микроорганизмов, средообразование которых благоприятно для тех и других; напр., бактерии-аммонификаторы производят аммиак, который необходим обитающим вместе с ними нитрозным бактериям, снабжающим, в свою очередь, нитритами нитратных бактерий.

Метаболизм (от греч. *metabolé* — превращение) — обмен веществ и энергии в живых организмах, совокупность биохимических реакций, происходящих в клетках и их мембранах. Одни из этих

реакций ведут к образованию и обновлению веществ и структур клеток (анаболизм), другие — к их расщеплению с выделением энергии (катаболизм). Промежуточные продукты метаболизма называются метаболитами. См. *ассимиляция* и *диссимиляция*.

Метод бисектный — см. *вертикальная проекция*.

Метод блоков — используется для изучения размещения особей популяции в ценозе. Исследуемая площадь разделяется на площадки, в которых определяется численность особей. Затем площадки объединяются в блоки по 2, 4, 8 и т. д. Для каждого блока вычисляется дисперсия, по величине которой судят о размере площадей с наиболее крупными сгущениями особей.

Метод вегетационных сосудов — используется для изучения аутоэкологии растений и оценки питательности почв. Заключается в выращивании растений в строго контролируемых почвенных и водных условиях (стеклянные или металлические сосуды).

Метод взвешивания контуров — вычисление площади листьев или выделов на карте взвешиванием вырезанных из бумаги (по контуру листа или выдела) поверхностей с пересчетом по формуле $S = \frac{m_1 \cdot s}{m}$, где S — искомая площадь (в см²); m_1 — масса бумажного контура этой площади (в г); m — масса бумаги площадью s (напр., масса бумаги в 1000 см²).

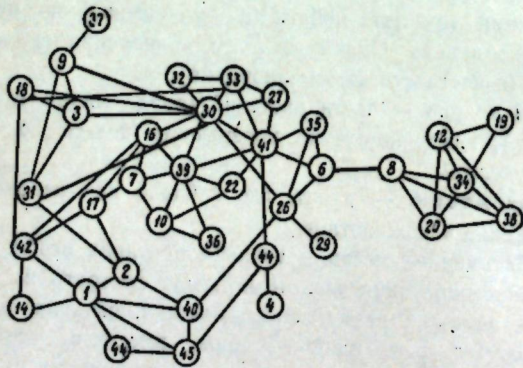


Рис. 20. Дендрит из описаний суходольного луга с двумя вычленившимися их группами (Василевич, 1969)

Метод встречаемости — установление частоты нахождения (присутствия) особей вида в биоценозе, т. е. вероятности нахождения или встречаемости, и выявление константных видов. Заключается в учете видов на большом числе случайно взятых пробных площадок (0,1—1 м²). Разработал С. Raunkiaer (1909). Ср. *метод порядка*.

Метод дендрита — способ анализа сходства биоценозов по их описаниям. Состоит из построения разветвленной фигуры из точек (соответствующих описаниям) и соединяющих их линий, длина которых тем короче, чем больше коэффициент общности между соответствующими описаниями. Этим методом вычлениваются группы (*ноды*) близких во флористическом отношении биоценозов, их участков или просто описаний (рис. 20). Метод заимствован у антропологов.

Метод изъятия — определение численности особей животных их периодическим отловом. Числа изымаемых таким образом с некоторой площади особей при последовательных выборках откладывают на оси ординат, а числа изъятых ранее — по оси абсцисс. Если вероятность вылова более или менее постоянна, то точки образуют прямую линию; продолжение которой покажет на оси абсцисс теоретическую величину 100% изъятия особей (Одум, 1975).

Метод итераций — используется для изучения размещения особей популяций. В площадках (обычно расположенных по трансекте) регистрируется присутствие или отсутствие особей. Площадки на трансекте группируются по этому признаку: — — — + + — + + + — + + + + — — —. По сумме всех групп (r), общему числу площадок с видом (n) и без вида (n_2) вычисляют индекс t :

$$t = \frac{r - \left(\frac{2n_1 n_2}{n_1 + n_2} + 1 \right)}{\sqrt{\frac{2n_1 n_2 (2n_1 n_2 - n_1 - n_2)^2}{(n_1 + n_2)^3 (n_1 + n_2 - 1)^2}}}$$

$t = 0 \pm 2$ говорит о случайном распределении особей; $t < -2$ — о контагиозном и $t > +2$ — равномерном распределении особи «избегают» друг друга.

Метод клеток — учет отавности и урожайности на сравниваемых пастбищах. Заключается в ограждении небольших участков переносными или постоянными устройствами (клетками) из четырех вертикально установленных и скрепленных деревянных или металлических рам с сеткой. Размер основания клетки должен несколько превышать размер учетной площадки. Учет фитомассы ведется как на пастбище, так и в клетках (контроль).

Метод клисектный — изучение структуры, массы и объема надземной фитомассы, поверхности листьев (в том числе процента перекрытий по горизонтам пологов), численности наиболее обильных популяций и встречаемости видов путем измерений, пересече-

ний на наклонной (45°) поверхности (клинсекте) с помощью специальной рамки (Быков; 1970).

Метод ключей — исследование особенностей растительного покрова какой-либо территории на специально выбранных типичных (ключевых) участках растительности, которые обычно тщательно картируются.

Метод линейного пересечения — исследование проектного покрытия последовательным измерением оснований и проекций растений на одной прямой линии — натянутой проволоке или шнуре.

Метод линейной таксации комплексов — исследование соотношения площадей комплексирующихся сообществ измерением длины их поперечников при пересечении комплексного участка в одном или нескольких направлениях. Для достижения требуемой точности необходимо пересечь сообщество наиболее редкой из комплексирующихся ассоциаций не менее 10 раз (что определяет длину всего промера).

Метод меченых атомов — в экологии и геоботанике применяется для исследования структуры сообществ: расположения корневых систем (авторадиограммы: Nelson, 1964), размещения отдельных клонов и срастания корней (Кунтц, Райкер, 1956), движения различных веществ в организмах и между ними при аллелопатии (Рацков, 1966) и аллелосполни (Карпов, 1962), поиска фитофагов для их использования в борьбе с сорняками и даже для учета фитомассы (Unger, 1959).

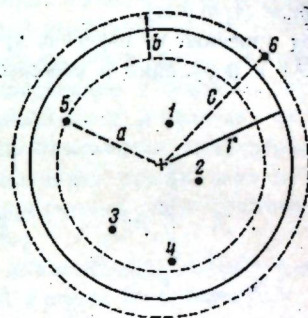
Метод моделей в экологии — исследование популяций, биоценозов, ценоэкосистем, трофических и меднопативных связей на выбранных типичных образцах или копиях. Моделью может служить отдельная особь (модельное дерево), популяция, их группа, биоценоз или его отдельный (модельный) участок, вся ценоэкосистема. Биологические модели могут создаваться искусственно из живых культивируемых в лаборатории организмов. Модель может быть сделана и в виде механической (предметной) копии (напр., для изучения размещения особей), ею может быть даже схема, отражающая те или иные особенности или экологические процессы. Многие явления исследуются и на математических моделях, т. е. с помощью системы формул, отражающих те или иные найденные в природе процессы и закономерности.

Метод отлова — установление численности животных отловом различными ловушками, иногда в несколько сроков, с последующим определением численности.

Метод переменной площадки — исследование размещения, численности и продуктивности отдельных, особенно доминантных или

ных популяций на площадках, величина которых зависит от плотности исследуемой популяции: чем она плотнее, тем меньше размер площадки. Площадка круглой формы (рис. 21), закладывается в случайно выбранной точке (+) в центре площадки. Ее радиус устанавливается измерением от центра до ближайшего 5-го (а) и

Рис. 21. Заложение переменной площадки от точки + с радиусом r : 1—5 — основания стеблей или стволов доминанта; a — расстояние до 5-ой особи; b — расстояние между окружностями, проведенными через основания 5 и 6 растений; c — расстояние до 6-ой особи



6-го (b) растений и вычислением радиуса: $r = a + 0,7b$. Между величиной площадки и распределением особей имеется прямая корреляция, а одинаковое число особей на любой из площадок делает каждую выборку более репрезентативной, чем при использовании площадок одинаковой величины. Метод позволяет также вычислять индексы размещения особей в сообществе (Быков, 1978).

Метод плансектный — изучение структуры слоев (надземных и подземных ярусов и биогоризонтов), их сомкнутости и биомассы по горизонтальным (воздушным и почвенным) объемам — плансектам. По суммарной проекции устанавливается общая (надземная и подземная) сомкнутость. Метод удобен, нагляден и дает хорошо сравнимые результаты.

Метод порядка (De Vries, 1937) — улучшенный метод встречаемости, с помощью которого учитывается встречаемость доминирования вида. Используются мелкие площадки, регистрируется встречаемость (%) данного вида (RF), в том числе его встречаемость с доминированием по фитомассе (или проективному покрытию) на площадках (DF). После этого определяется порядок доминирования $D = DF/RF \cdot 100$. Поскольку при определении встречаемости для каждой площадки устанавливаются виды, стоящие по доминированию (в фитоценозе) на первом, втором и третьем местах, то при этом определяется частота их различных значений в общей продуктивности сообщества. Таким образом, метод позволяет исследовать встречаемость наиболее продуктивных видов.

Метод почвенных моделей и монолитов — состоит из взятия на почвенном разрезе вырезанных из почвы прямоугольных (вертикальных) параллелепипедов с ненарушенной почвенной структурой и исследования их в лабораториях. Иногда такие модели берутся на клейкие ленты из какого-нибудь прочного материала.

Метод почвенных профилей — исследование почв на обнаженном профиле (трайшее).

Метод проекций — изучение проективного покрытия и размещения особей и популяций в сообществах путем проецирования их

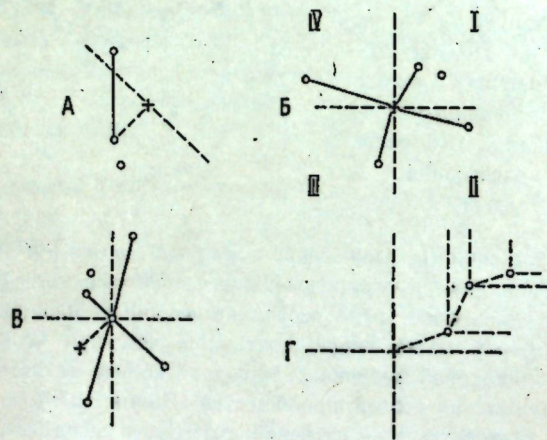


Рис. 22. Основные способы промеров: А — измеряется расстояние от случайно выбранного растения до ближайшего, но находящегося за пределами угла в 180° ; В — то же, но до четырех ближайших, каждое из которых находится в отдельном квадранте (квадранты I—IV устанавливаются по компасу); В — то же, но от случайно избранной точки; Г — от случайной точки в пределах квадранта I до ближайшего растения и от него до следующего. Результаты обрабатываются статистически

контуров (обычно с уменьшением) на горизонтальную (горизонтальная проекция) или вертикальную (вертикальная проекция) поверхность (Раменский, 1929). При этом применяются квадраты (квадрат сетки), а также круглые рамки, пантографы полевые, фотоаппараты.

Метод промеров — способ изучения встречаемости и размещения растений в сообществах (Norlin, 1871). Имеется несколько модификаций, основные из них (рис. 22): А — промеры расстояний

между двумя ближайшими растениями, одно из которых всегда собирается случайно, а другое находится за пределами угла в 180° (метод случайных пар); В — промеры от случайно выбранных (взятых за центр) растений до четырех ближайших, каждое из которых находится в отдельном (I—IV) квадранте (квадрант-метод, ориентировка координатных осей по компасу); Б — то же, но промеры производятся от случайно выбранных точек; Г — от случайной точки находится ближайшее растение в I квадранте; от его центра строятся координаты и делается промер до ближайшего растения тоже в I квадранте, снова строятся координаты и делается промер до ближайшего растения в I квадранте и т. д. (метод блуждающей точки). Полученные данные обрабатываются математически. По среднему расстоянию между растениями одного вида можно установить не только характер распределения, но и количество особей на единицу площади (численность).

Метод раскопок — способ учета мелких, хорошо видимых невооруженным глазом обитающих в почве беспозвоночных животных.

Метод серологический — применяется для поиска хищных насекомых с целью их использования для уменьшения численности вида — жертвы. В предполагаемых хищниках вводится антифитодектовая сыворотка, затем устанавливаются их контакты с жертвой (Дажо, 1975).

Метод сплошного учета — исследование состава, структуры и продуктивности биоценоза путем исследования одной, но крупной учетной площадки. Чаще всего применяется в лесной биоценологии.

Метод стандартных шкал — способ анализа геоботанических материалов их ординацией в соответствии с установленными экологическими шкалами. Введен Л. Г. Раменским (1938).

Метод точек — исследование преимущественно общего проективного покрытия растений в сообществах с помощью особого прибора, который состоит из 10 подвижно укрепленных на переносной раме и вертикально или наклонно (45°) поставленных тонких стальных спиц. Он последовательно устанавливается в случайно выбранных местах или по трансекте через строго определенные расстояния. Подсчитывается количество спиц, проколовших растения или коснувшихся их. Для точного определения покрытия необходимо большое количество точек (от 500 до нескольких тысяч). Результаты учета обрабатываются математически. Необходима поправка на толщину игл. Метод применяется за рубежом, испытывался и в СССР.

Метод трансектный — изучение сообществ, их комплексов и границ с помощью трансект — площадок прямоугольной, сильно вытянутой формы, напр. 1×250 или $0,1 \times 100$ м (Теетцман, 1845).

Исследуются численность, размещение, проективное покрытие, продуктивность популяций, изменение этих параметров на границах ценозов. Иногда трансекта разбивается на серию площадок (метод пунктирной трансекты). Ср. *экологические ряды*.

Метод тренда — определение общей тенденции наблюдаемой флюктуации какого-нибудь явления. См. *тренд*.

Метод укосов — определение производительности травянистых и полукустарничковых сообществ. Заключается в скашивании травостоя на пробных (укосных) площадках (от 0,25 до 2,5 м²) в повторности, определяемой статистически.

Метод фитометров — изучение комплекса факторов местообитания с помощью растений и фрагментов сообществ. Заключается в перенесении растений (пересадкой или в сосудах) и небольших участков фитоценоза (чаще травостой с дерниной и почвой) в условия другого экотопа (Clements, Goldsmith, 1924).

Метод флотационный — способ высвобождения беспозвоночных животных из почвы взмучиванием почвенной пробы в воде или растворе сернокислого магния (MgSO₄) и сбора животных с поверхности раствора.

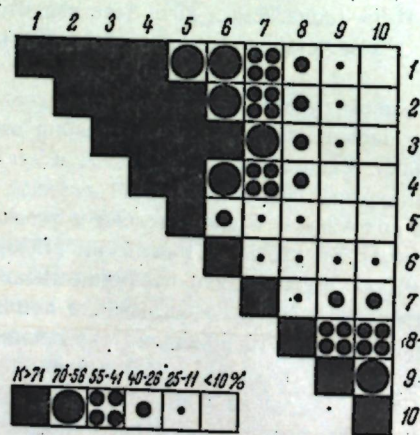


Рис. 23. Диаграмма распределения 10 описаний по коэффициентам сходства. Ясно вычленились две группы описаний

Метод Чекановского — способ установления сходства ряда биоценозов, при котором коэффициенты (по 5—10-балльной шкале) наносят на особую диаграмму (рис. 23). Анализ ее позволяет вычленивать группы биоценозов, представляющие собой разные ассоциации.

Метод эклекторной выборки — определение численности мелких почвенных беспозвоночных животных с помощью особых приборов — эклекторов (имеют самую различную конструкцию).

Метод экологических рядов, экологического профилирования — см. *экологические ряды*.

Методы защиты растений. Различаются: биологические — использование установившихся в биоценозах межвидовых трофических взаимоотношений между видами (хищник — жертва) для контроля численности вредителей и возбудителей болезней растений. Так, для борьбы со злостным сорняком заразихой (*Orobancha*) успешно применяется паразитирующая на ней мушка *Phytomyza orobanchia*, для борьбы с одичавшим кроликом (Австралия) — вирус миксоматоза; наездник *Telepomis* — для уничтожения соснового шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus*);

генетические — изменение трофических свойств вредных видов искусственным отбором или стерилизацией их самцов, способных вытеснить фертильных (плодовитых) особей;

химические — применение токсичных для вредных организмов веществ — пестицидов и гербицидов различного химического состава. В связи с тем, что ряд пестицидов оказывает (особенно при систематическом употреблении) вредное загрязняющее среду действие, в нашей стране введен строгий контроль за их применением Госкомиссией по химическим средствам борьбы с вредителями и болезнями растений при МСХ СССР;

агротехнические — например, оптимизацией численности культивируемых растений, очисткой семян и др.;

интегральные — координированное использование всего арсенала борьбы: применение хищников и паразитов, вирусных и бактериальных возбудителей болезней самих вредителей, химической и радиационной стерилизации семян, гормональных стимуляторов, препятствующих завершению цикла развития насекомых, феромонов, нестойких химических инсектицидов (фосфор-органических и растительного происхождения); кроме того, селекция стойких культур, севообороты с их разнообразием, карантин от завоза вредителей.

Методы изучения состава пищи животных — используются: прямое наблюдение, осмотр желудков, сбор погадок, метод меченых атомов, метод серологический, устройство искусственных птенцов.

Методы пробных площадок — исследование биоценозов для получения информации о численности, встречаемости, размещении, проективном покрытии, высоте, массе растений и животных на нескольких или многих (случайно или по определенной системе зало-

женных) площадках. Пробные площадки имеют заранее установленную форму (квадратные, прямоугольные и круглые) и величину (от 1 дм² до 100 м² и более), которая может быть сведена до одной точки — *метод точек* или линии — *метод линейного пересечения*. Круглые площадки закладываются с помощью специального обруча. О количестве пробных площадок см. *выборка информации*.

Механический состав почв — см. *гранулометрический состав почв*.

Миграции организмов — их передвижение с мест постоянного обитания. У животных связаны с изменением условий существования (регулярные, сезонные, суточные и нерегулярные — при засухах, пожарах и пр.) или с расселением вида. У растений миграции обычно носят пассивный характер и совершаются переносом диаспор (реже целых растений) ветром, водой, животными, человеком (*аллохоры*), но у ряда видов и активный (см. *автохоры*). Мигрирующие виды называются *мигрантами*, или аллохтонами.

Миграция элементов — их перемещения в земной коре и в пределах ценоэкосистем. Происходит как в процессах круговорота веществ, так и вне их (миграции при почвообразовании, сезонные и суточные миграции легкорастворимых солей, импультверизация). Большое значение имеет *биогенная миграция* элементов (в том числе микроэлементов).

Микориза (от греч. *mύkes* — гриб и *rhiza* — корень) — обитание гриба на корнях и в тканях корней растений. Различают: *эктотрофную* микоризу, при которой гифы гриба находятся на поверхности корня, образуют чехлики и неглубоко проникают в ткани по межклетникам (корневые волоски исчезают); *эндотрофную* микоризу, когда гифы гриба находятся в клетках (преимущественно коровой паренхимы корня, корневые волоски обычно остаются); *перитрофную* микоризу, когда гифы гриба находятся только на поверхности корневой. Форма симбиоза высших растений и грибов (см. *микотрофизм*).

Микотрофизм, микотрофность (от греч. *mύkes* — гриб и *trophé* — питание) — форма симбиоза высших растений и грибов. Позволяет первым получать питательные вещества при помощи грибов, а грибам использовать органические вещества высших растений (см. *микориза*).

Микроассоциация (от греч. *mikrós* — малый и ассоциация) — совокупность сходных *микроценозов*.

Микрозональность (от греч. *mikrós* — малый и *zōnē* — пояс). Микропоясные ряды (Гуричева, Карамышева, Рачковская, 1967) — распределение сообществ в виде поясов или полос как более или

менее концентрических, окаймляющих растительность отрицательных (реже положительных) форм рельефа (напр., микрзоны у луговых западин), так и лентообразных, окаймляющих реки и крупные озера и морские бассейны (напр., пойменные луга, галерейные и мангровые леса). Часто обусловлена клинальным, увеличивающимся или уменьшающимся, распределением в ландшафте факторов среды, особенно увлажнения и засоления.

Микроклимат — климат приземного слоя атмосферы, определяемый характером поверхности ландшафта и рельефа. Ср. *климат биоценозов*.

Микрокомплекс — неоднородный растительный покров в пределах внутренних слоев фитоценоза в виде более или менее регулярно чередующихся микроценозов разного типа. Характер комплексирования в значительной мере зависит от особенностей размещения доминантного вида (главного слоя), его некроподнумов.

Микроконсорция — консорция мелких консументов; напр., мшей, насекомых. Исследование микроконсорций важно не только для изучения трофических структур и сетей, но и для практических целей, в частности для биологических методов борьбы с вредителями (изучение и использование для этого членов их паразитарных комплексов).

Микрорельеф — мелкие формы рельефа; напр., западины в степи, солонцовые впадины, мелкие барханчики и пр. Ср. *мезорельеф*, *макрорельеф* и *нанорельеф*.

Микросукцессия, микросерия — смена микроценозов при становлении микроценоза.

Микротермофиты (от греч. *thérme* — тепло и *phytón* — растение), свежелюбы — растения с низкой термофильностью, развиваются в условиях сравнительно холодного и короткого лета; напр., *Picea obovata*. Предпочитают среднедекадные температуры вегетационного сезона 10—15°. Можно различать микротермные гидрофиты, гигрофиты, мезофиты и ксерофиты. Ср. *мегагермофиты*, *мезогермофиты* и *психрофиты*.

Микроотоп (от греч. *tópos* — место), меротоп (Tischler, 1955) — очень небольшая часть биоценотической среды в разных ее биогоризонтах, являющаяся местом обитания микропопуляций. Микроотопом может быть ствол лежащего дерева, труп животного, дупло, даже отдельный лист — для микроорганизмов и грибов. Ср. *ниша*, *ценоотоп* и *биотоп*.

Микроценозы (Heinis, 1936; Раменский, 1937) — небольшие сообщества, как правило, находящиеся в пределах основных слоев биоценозов и под влиянием средообразующей деятельности доми-

нантных популяций (Быков, 1970; Трасс, 1970). Разделяются: на а) медуогенные, обусловленные биоценотической средой (микророзносы эпифитные и сапрофитные; напр., мхов и лишайников), часто входят в консорции; б) биогенные, обусловленные биологией доминирующего в микрорознозе вида — доминулента, напр. корневищного; в) экзогенные, обусловленные повреждением почвенного покрова (копани кабанов, вывал дерева второстепенного яруса); а иногда и коры деревьев; г) биомедуогенные (напр., микророзноз корневищного растения на гниющем стволе дерева); д) биоэкзогенные (напр., микророзноз корневищного растения на месте костра); е) эндогенные — микрорознозы почвы (эдафического слоя системы) напр., мико- и микрорознозы и бактерио-микрорознозы. Во всех микрорознозах участвуют микропопуляции не только доминулентов, но растений и животных и других ценотивов. Кроме сравнительно устойчивых микрорознозов в биоценозах часто встречаются и микропроценозы — элементы сукцессии становления микрорознозов; напр., сукцессия на поваленном дереве или трупe животного. Микрорознозы могут рассматриваться и в их совокупности — в качестве микроассоциаций или микрокомплексов. Ср. *парцеллы*.

Микроэкосистема (Дажо, 1975) — система, соответствующая микрорознозу или микропроценозу, с относящимися к ним объемами биоценотической среды биоценоза (напр., с гниющим стволом дерева или с биогоризонтом отмерших, разлагающихся или уже гумусированных стеблей мхов).

Миксотрофы (от греч. *mixis* — смешение и *trophé* — питание) — организмы, питающиеся не только за счет фотосинтеза, но и готовыми органическими веществами (напр., хлорофиллоносные жгутиковые), растения-полупаразиты (напр., *Viscum album*), все микотрофные растения.

Миллибар (от лат. *mille* — тысяча и греч. *baros* — тяжесть) — внесистемная единица измерения давления (тысячная доля бара, равного 10^5 дин/см²) по Международной системе единиц (СИ), соответствует 10^2 н/м² (ньютонов на 1 м²).

Мимикрия (от греч. *mimikós* — подражательный) — покровительственная окраска или форма животных и растений, использование ими соответствующих этому условий среды (иногда с подражательным поведением) для выживания; так, у животных: окраска некоторых ночных бабочек, сливающаяся с окраской коры деревьев; сходство формы и окраски бабочки *Miniodes ornata* с формой листа, а у одной из бабочек не только сходство с сухим листом, но и круговые движения при полете, имитирующие падение листа; сходство съедобных (для птиц) насекомых с ядовитыми видами, что

защищает первых от поедания; у растений: цветки одного из видов орхидей похожи на самок насекомого, обеспечивающего опыление орхидей; ловчие листья ряда видов насекомоядных растений похожие на цветки.

Минеральное питание — потребление организмами минеральных элементов путем диффузии через клеточные мембраны (всей поверхностью одноклеточных организмов, корнями многолетних наземных растений, клетками кишечных трактов животных). Потребляются в виде катионов или анионов. Особенно важны N, P, S, K, Ca, Mg и ряд микроэлементов (Fe, B, Cu, Zn, Mn и др.). Животные получают их по трофической цепи: автотрофы — фитофаги — зоофаги. В тех случаях, когда биомасса растений бедна натрием, хлором или кальцием, фитофаги стремятся найти их дополнительные источники (соленоватые воды, обнажения соленосных глин и мела). Ср. *геохимические факторы*.

Минимум-ареал — минимальная площадь, на которой регистрируются константные виды растений в сообществе. Устанавливается заложением большой серии пробных площадок разной величины: 0,1, 0,25, 0,5, 1, 4, 16, 25, 50, 100, 400 м² и более. Ср. *площадь вылоения*.

Мирмекофилия (от греч. *myrmék* — муравей и *philéo* — любить) — см. *симбиоз*.

Мирмекохория (от греч. *myrmék* — муравей и *choréo* — продвигать) — распространение диаспор при помощи муравьев. Один из видов зоохории. Ср. *аллохория*.

Моделирование — см. *метод моделей*.

Модификации (от лат. *modificatio* — изменение) — появляющиеся у видов под влиянием изменения условий внешней и биоценотической среды, ненаследственные (преадаптационные) признаки, как правило, приспособительные, напр. изменение окраски животных при переселении в условия других экотопов.

Мозаичность фитоценозов — неоднородность, вызванная разномерным расположением в сообществе двух или более типов парцелл с фитогенными, зоогенными, экзогенными (аккумуляция песка у некоторых видов растений) и антропогенными изменениями микро-рельефа; иногда связана с циклическими сменами (напр., в песчаных сообществах). Каждый тип парцелл может иметь некоторые почвенные особенности.

Мониторинг (от лат. *monitor* — надзирающий) — система долгосрочных наблюдений за изменением экосистем (экологический) и биосферы (биосферный мониторинг). Производится на специальных

станциях (в том числе гидрометеорологических) и в биосферных заповедниках.

Монофаги (от греч. *mónos* — один и *phagéin* — есть) — животные с крайней степенью специализации, выражающейся в питании биомассой или мортмассой только одного вида растений или животных, (напр., тьянь-шаньский рогохвост — *Rangurus tianschanicus*, личинки которого питаются только древесиной ели Шренка). Трофические связи монофагов наиболее устойчивы и распространены они более всего в устойчивых ценоэкосистемах, в том числе и пустынно-го климата. Ср. *олигофаги* и *полифаги*.

Морозостойкость — см. *холодостойкость*.

Морские экосистемы — экосистемы морей и океанов. Их несколько типов, из которых важнейшими являются экосистемы коралловых рифов, их основу составляют «симбиотические организмы» — кораллы, состоящие из кишечнополостных организмов — кораллов и находящихся в их теле водорослей из класса *Dinophytina* — динофлагеллат (в этом отношении они являются экологическим эквивалентом лишайников суши), эти экосистемы имеют богатейшую биоту; экосистемы континентального шельфа — совокупность организмов бентоса, в том числе многоклеточные водоросли, (до глубины проникновения солнечных лучей — эвфоническая зона) и находящихся выше его организмов нектона, планктона (в том числе одноклеточных водорослей) и плейктона; занимающие наибольшие объемы глубоководные пелагиальные экосистемы составляют, во-первых, организмы эвфонической зоны, в том числе находящиеся на пределе условий для фотосинтеза (100—250 м) мельчайшие из планктонных водорослей (до 30 мкм) — кокколитофориды; во-вторых, организмы глубокой (до предельных глубин океана) афонической зоны, питающиеся детритом и растворенными органическими веществами, а также многие виды биотрофов, в том числе глубоководные рыбы; наконец, глубоководный бентос.

Морской климат — климат океанов, морей и прилегающих частей континентов. Отличается (сравнительно с континентальным климатом) меньшими колебаниями летних и зимних, дневных и ночных температур, большей влажностью и малой запыленностью воздуха, более сильными ветрами.

Мортмасса (от лат. *mort* — мертвый и *масса*: Быков, 1970) — мертвые организмы (отмершие органы и ткани растений и животных), выраженные в единицах массы, отнесенной к единице поверхности или объема. В сообществах находится в виде отпада (сухой, старика, омертвевшие органы растений), опада (упавшие на поверхность почвы части растений, трупы животных), торфа, под-

стилки и детрита (в водных экосистемах). Вместе с биомассой и гумусом составляет органическое вещество биоценоза.

Мутагенез (от лат. *mutatio* — изменение и греч. *génesis* — возникновение) — возникновение стойких в наследственном отношении изменений организмов, т. е. их мутаций. Происходит благодаря перестройке молекул нуклеиновых кислот, несущих генетическую информацию (генные мутации); из-за хромосомных перестроек в ядре клеток (хромосомные мутации); при нарушении процессов клеточного деления (геномные мутации, напр. полиплоидия). Чаще всего мутагенез вызывается *мутагенными факторами среды*.

Мутагенные факторы среды — факторы, вызывающие появление мутаций. Наибольшее мутагенное действие имеют радиационные факторы (ионизирующее излучение), которые могут приводить даже к появлению в потомстве уродов, бесплодных особей, наследственных болезней. Сильное действие имеют и химические факторы, иногда выделяемые организмами биоты. В эволюционном процессе возникающие мутации имеют значение лишь в случае их закрепления у вида или популяции естественным отбором.

Мутуализм (от лат. *mutuus* — взаимный) — то же, что и *симбиоз*.

Нанорельеф (от греч. *nápos* — карлик и рельеф) — очень мелкие формы рельефа (от 1 дм до 2 м по горизонтали и до 1 м по вертикали), напр. кочки и сусликовины. Часто имеет биогенный характер.

Настии (от греч. *nasós* — закрываю) — одна из форм движения растений (их лепестков, листьев, усиков и пр.) в ответ на действие внешних факторов. Совершаются путем изменения тургора (внутриклеточного давления) клеток со стороны обращенной к действующему фактору: свету (фотонастии, напр. раскрытие лепестков у подснежника), теплу (термонастии, напр. раскрытие и закрытие венчиков у тюльпанов), механическому или химическому действию (сеймонастии, напр. у стыдливой мимозы; хемонастии у некоторых растений). Ср. *тропизмы*.

Натурализация — см. *интродукция*.

Нейстон (от греч. *neustós* — плавающий) — совокупность организмов, плавающих на поверхности воды или прикрепляющихся к ее поверхностной пленке (сверху или снизу). Обычно это простейшие, одноклеточные водоросли, клопы, личинки комаров. Вместе с организмами плейктона создают особый биогоризонт водной экосистемы.

Некроподиум (от греч. nekros — мертвый и rodium — возвышение) — часть эда сферы в виде скопления опада, частично оторфованного и гумусированного, часто пронизанного гифами грибов и заселенного специфической фауной. На некроподиумах развиваются особые микроценозы, часто имеющие концентрическое расположение.

Некрофаги (от греч. nekros — мертвый и phagos — пожиратель), трупоеды — см. сапрофаги.

Нектар (от греч. néktar — напиток богов) — выделяемый медовыми железами растений водный раствор сахаров (сахарозы, глюкозы, фруктозы) с небольшой примесью ароматических веществ. Служит для привлечения насекомых-опылителей (иногда и птиц — колибри) и вместе с тем включается в трофический поток органических веществ и энергии внутри ценоэкосистем.

Нектарофаги (от греч. nektar — напиток богов и phagein — есть) — животные, особенно насекомые (напр., пчелы, бабочки) и некоторые птицы (колибри), питающиеся нектаром.

Нектон (от греч. nekton — плывущий) — совокупность активно плавающих животных (особенно рыб), обычно образующих в водных экосистемах (напр., озерных) группу ценопопуляций в общем био-горизонте планктона с нектоном.

Необионты (от греч. néos — новый и bios — жизнь) — заносные виды растений (неофиты) и животных. Можно различать необионты, занесенные человеком (антропобионты) и естественными агентами; напр., водными потоками и течениями, ветром (естественная инвазия).

Нетто-продукция биоценоза, или ценоэкосистемы (от лат. netto — чистый), чистая, или биологическая, продукция, годичный прирост биомассы — накопленная автотрофными или биотрофными организмами биомасса (за единицу времени и на единицу площади) без продукции, использованной на дыхание. Различается первичная нетто-продукция автотрофов и вторичная — биотрофов.

Нитрификация (от греч. nitro — селитра, сода и лат. facere — делать) — окисление в почве аммиака до азотистой кислоты аэробными нитрозными бактериями рода *Nitrosomas* (см. аммонификация), а затем до азотной кислоты нитратными бактериями рода *Nitrobacter* — процесс, переводящий азот в форму, усвояемую высшими растениями. Нитрификация лучше всего проходит в хорошо аэрируемых почвах с pH 5,0—8,5.

Нитрофилы (от греч. nitro — селитра и phyton — любить) — мелкие животные, предпочитающие существовать в почве или воде

с повышенным содержанием нитратов (напр., жгутиковые рода *Naupochloris*).

Нитрофиты (от греч. nitro — селитра и philéo — растение) — растения, предпочитающие почвы с повышенным содержанием нитратов (напр., *Urtica dioica*).

Ниша (от англ. niche: Grinnell, 1928). Имеются самые различные определения этого термина. Наиболее приемлемо определение «ниша места» — однородная в экологическом отношении часть биоценотической среды или свободной территории, занимаемая особью или группой особей одного или нескольких видов, принадлежащих к одной экобиоморфе (рис. 24). Понимают ее и как «функциональ-

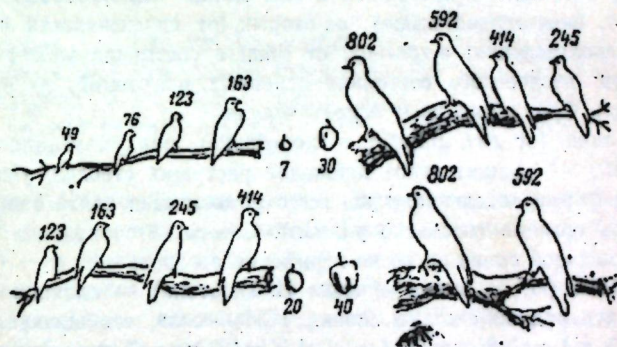


Рис. 24. Размещение по нишам нескольких видов питающихся плодами лесных голубей Новой Гвинеи в зависимости от размера видов (масса в г), размера плодов деревьев (средний диаметр в мм) и предпочитаемой толщины их ветвей (Уиттекер, 1980)

ную нишу». Так, Э. Пианка (1981) определяет ее как «общую сумму адаптаций особи или как все разнообразные пути приспособления данной особи к определенной среде».

Нода (от лат. nodus — союз, узел): 1) элементарная единица учета растительности, напр. площадка (Роог, 1955); 2) группа описаний сходного флористического состава, установленная, напр., методом дендрита (Ramsay, 1965; ср. рис. 20).

Ноосфера (от греч. noos — разум и сфера: Вернадский, 1944) — биосфера современной эпохи, когда (по крайней мере, в социалистических странах) разумная человеческая деятельность становится ведущим фактором развития единой системы: человечество — природа.

Нормальный спектр — биоэкологический состав жизненных форм растений земного шара (%): фанерофиты — 43, хамефиты — 9, ге-

микриптофиты — 27, геофиты — 4, гидрофиты — 13, эпифиты — 3 (Raunkiaer, 1937). Ср. биологический спектр, биоэкологический спектр и экологический спектр.

Нормы использования природных экосистем. Их определяет величина среднегодовой полезной продукции за вычетом компенсационного запаса, обеспечивающего поддержание ценоэкосистемы в устойчивом (по составу и продуктивности) состоянии. Этот процент зависит, во-первых, от ротации использования (так, при сплошной вырубке леса с последующим многолетним периодом возобновления компенсационный запас минимален — деревья-семенники, сохранение подроста; на пастбищах с регулярным предоставлением отдыха он тоже невелик; на пастбищах с ежегодным использованием он, наоборот, значительно выше); во-вторых, от интенсивности и кратности использования; в-третьих, от общего состояния экосистем (в частности, возрастного состояния основных популяций, их возобновления). Ср. коэффициент использования.

Нутация (от лат. nutatio — колебание), циркумнутация (Дарвин, 1880) — вращательное движение растущих стеблей, усиков и листьев; форма поведения, чаще всего помогающая найти опору для растущих органов (особенно у лиан). Совершаются нутации благодаря циклической смене роста по периферии органов.

Ньютон (Н; по имени физика И. Ньютона) — единица силы. В Международной системе единиц (СИ) — сила, сообщающая телу с массой в 1 кг ускорение 1 м/с². 1 Н = 10⁵ дин. В экологии нужна при определении давлений. См. паскаль.

Обилие — численность, часто с учетом проективного покрытия, особей по глазомерной оценке в баллах той или иной шкалы. В Советском Союзе наиболее распространена шкала Друде, вернее, Гульта—Друде, в которой балл сорiosa В. В. Алексин (1929) разделил на три: сор₁, сор₂ и сор₃. Высший балл (soc — растения образуют фон, смыкаются) отражает предельную степень проективного покрытия и не отражает численности. Это делает шкалу «комбинированной». При сопоставлении ее баллов с численностью нужно принимать во внимание размеры растений. В таблице они даны в пяти разрядах: а—е. В этом случае шкала обилия полностью согласуется со шкалой покрытия и вместе с тем является шкалой численности, однако пользоваться ею трудно, т. к. приходится различать численность, соответствующую, напр., не сор₃, а сор_{3a}, сор_{3b}, сор_{3c}, сор_{3d}, сор_{3e}. Поэтому глазомерным оценкам обилия следует предпочитать прямую оценку численности. Ср. покрытие.

Значение баллов шкалы Друде (Быков, 1952)

| Градация | Численность при среднем покрытии одним экземпляром | | | | | Шкала покрытия, % |
|-----------------------------------|--|-----------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------|-------------------|
| | До 16 см ² (4×4 см) | До 80 см ² (9×9 см) | До 4 дм ² (20×20 см) | До 20 дм ² (45×45 см) | До 1 м ² (1×1 м) | |
| Sol — единично | 1 | До 20 | До 4 | | | До 0,16 |
| Sр — мало | До 5 | 1 | До 20 | До 4 | 1 | 0,8 |
| Sор ₁ — довольно много | До 25 | До 5 | 1 | До 20 | До 4 | 4 |
| Sор ₂ — много | До 125 | До 25 | До 5 | 1 | До 20 | 20 |
| Sор ₃ — очень много | До 625 | До 125 | До 25 | До 5 | 1 | >20 |
| Soc — обильно | 625 | 125 | 25 | 5 | 1 | 100 |
| Разряд | a | b | c | d | e | |

Обилие животных чаще всего выражается в их численности (особей, гнезд, колоний), а иногда (особенно при учете беспозвоночных) — в биомассе.

Обмен веществ, метаболизм — превращения веществ (и энергии) в организмах, обеспечивающие их жизнеспособность и связи со средой. Основная особенность живого вещества. Состоит из ассимиляции и диссимиляции. Регуляция этих процессов происходит при помощи ферментов и биологических мембран, механизмов осморегуляции (см. осмос), а также режимов внешних условий.

Обменные реакции — происходящие в почве (и воде) реакции обмена ионами. Обратимый процесс между растворами веществ и организмами (особенно их корнями), а также между почвенными растворами и твердыми частицами (микроагрегатами) почвы. Имеют огромное значение как в почвообразовании, так и в обмене веществ организмов.

Обратные связи в ценоэкосистемах — связи, обуславливающие их авторегуляцию, в частности регуляцию динамики ценопопуляций, трофических и меднопативных отношений, обмен веществ между организмами и средой и пр. Могут быть как положительными (взаимная стимуляция роста и развития в ответ на выделение биогенов), так и отрицательными (напр., угнетение популяции в ответ на интенсивное давление хищника).

Объем растений — определяется при изучении запаса или прироста органической массы в сообществе, особенно при таксации ле-

са. Существует целый ряд формул для вычисления объемов стволов модельных деревьев по результатам их обмера. При изучении травянистых сообществ объем растений вычисляется гораздо реже, в том числе и удельный объем — отношение объема растений к объему занимаемого ими пространства (Ильинский, 1922).

Озоновый экран, озоносфера (от озон) — находящаяся на высоте 10—50 км атмосферная зона с максимальным количеством озона. Своему существованию обязан деятельности фотосинтезирующих растений (выделение кислорода O_2) и действию на кислород ультрафиолетовых лучей: $3O_2 + 285 \text{ кДж} = 2O_3$. Защищает все живое на Земле от губительного действия этих лучей.

Окислительно-восстановительный потенциал — измеряемая при помощи потенциометра разность потенциалов на платиновом и кадмиевом электродах в почвенном растворе из того или иного почвенного горизонта. Колеблется от нулевых значений до 800 мв. Наиболее высокие потенциалы имеют бурные лесные и черноземные почвы, наименьшие — низменные болота (200—100 мв). Хорошо реагирует на изменения условий почвообразования и орошения.

Окружающая среда — см. *среда, биоценотическая среда и внешняя среда.*

Оксилофилы, оксилофиты — см. *ацидофилы и ацидофиты.*

Олиготрофные водоемы (от греч. oligos — немного и tōpḗ — пища) — глубокие озера низкой продуктивности.

Олиготрофные организмы — организмы, малотребовательные к плодородию или богатству почвы; напр., вереск, сфагновые мхи, обитающие в олиготрофных водоемах личинки таких насекомых, как *Tanytarsus*. Ср. *эвтрофные, мезотрофные и эвритрофные организмы.*

Олигофаги (от греч. oligos — немногий и phagḗin — есть) — животные, питающиеся биомассой (или мортмассой) лишь немногих видов растений или животных. Трофические связи олигофагов имеют значительную устойчивость. Ср. *монофаги и полифаги.*

Омброфиты (от греч. ombros — дождь) — растения, существующие за счет влаги атмосферных осадков. Ср. *фреатофиты и трихофиты.*

Опад — относящиеся к мортмассе мертвые части растений, упавших на поверхность почвы или на дно водоема при листопаде, веткопаде, опаде цветков, плодов, соцветий, коры, пыльцы, спор и пр. Ежегодный опад в некоторых, особенно лесных, сообществах создает на поверхности почвы *некроподиумы* и *подстилку*. С опадом на поверхность почвы, а затем в почву поступают не только органические вещества, синтезированные растениями, но и минеральные (зольные), извлеченные из почвенных горизонтов. Ср. *отпад.*

Описание фитоценозов — более или менее краткая регистрация основных особенностей фитоценозов, особенно видового состава. Предполагает первоначальное знакомство с сообществом на возможно большей площади и запись на особых бланках или перфокартах.

Оптимизация ландшафта, окультуривание его — система мероприятий, направленная на увеличение продуктивности, флористического и фаунистического богатства, эстетичности ландшафта. Часто с его превращением в лесопарк или национальный парк.

Оптimum биоценотический (от лат. optimum — наилучшее) — наилучшие условия, в которых при сохранении нормальной жизнеспособности популяции данного вида могут играть наибольшую ценотическую роль, достигая большой численности и продуктивности. Ср. *оптimum экологический.*

Оптimum экологический — условия, в которых наблюдается наилучшая жизнеспособность вида. Эти условия не всегда соответствуют *оптimumу биоценотическому*. Так, *Festuca sulcata* лучшие условия для своего развития может найти (при отсутствии конкуренции) в условиях более влажных, чем те, при которых она создает устойчивые сообщества.

Опустынивание экосистем — их разрушение в зонах засушливого климата при неумеренной эксплуатации пастбищ и технических возделываниях (напр., чрезмерное развитие дорожной сети). Особенно распространено в таких странах, как Иран, Кения и др. Предотвращается путем *фитомелиорации*.

Опушка леса — лесная граница каемчатого типа, узкая переходная полоса (*экотон*) к соседнему биоценозу. На опушке часто присутствуют кустарники, лианы, подрост доминирующих в лесу деревьев (см. *краевой эффект*). Очень часто растительность лесной опушки представлена проценозами *экотонной сукцессии*. В этом случае *граница* леса является *сукцессивной*.

Опыление — перенос пыльцы от пыльников до рылец (у покрытосеменных растений) и до семян (у голосеменных). Большинство растений имеет перекрестное опыление при помощи ветра (анемофилия), воды (гидрофилия), насекомых (энтомофилия), улиток (малакофилия) и птиц (орнитофилия). Многие, особенно ветроопыляемые растения (среди доминантов Советского Союза их 205 видов — 24,5%, в том числе хвойные, сиреневые) производят огромное количество пыльцы, большая часть которой поступает в качестве опада в подстилку.

Органическое вещество — масса органических веществ, слагаемая из *биомассы*, т. е. массы живого вещества организмов, *мортмассы* — мертвого вещества организмов (опад, отпад, торф), *гумуса*,

или перегной, и значительного количества продуктов распада морт-массы и выделений организмов (протеннов, углеводов, лигнина, жиров, смол и воска, органических кислот, дубильных веществ) в пределах той или иной экосистемы.

Ординация (от лат. *ordinatio* — приведение в порядок) — один из методов экологического анализа, заключающийся в распределении видов, сообществ, их описаний или списков флоры и фауны по ряду градиентов какого-либо определяющего или коррелирующего фактора или по осям координат с градиентами двух или трех факторов (см. *экологические ряды, координатные схемы, факторный анализ, метод стандартных шкал*). Ординация широко применяется при анализе растительности как континуума, при анализе гомогенности фитоценозов и их границ. Ср. *субординация*.

Ориентация животных — их способность определять свое положение в экосистемах, в частности при *движении и миграциях*. Сложные биологические процессы, осуществляемые с помощью зрения, слуха, биолокации (киты, летучие мыши), вкуса и обоняния (хемотрепция состава воды у водных животных, способность таких насекомых, как сатурнии, находить самку на расстоянии до 10 км).

Орнитохория (от греч. *ornithos* — птица и *choros* — распростираюсь) — распространение спор, семян и плодов птицами. Один из видов зоохории. Ср. *аллохория*.

Ортотропизм (от греч. *orthos* — прямой и *tropismos* — тропизм) — рост и ориентация органов растений, особенно побегов и корней, в направлении действия того или иного фактора, особенно силы тяжести (геотропизм) и света (фототропизм). Может быть положительным и отрицательным. Ср. *плагиотропизм*.

Осадки — поступающая из атмосферы на поверхность земли вода (в жидком или твердом состоянии), в том числе в виде конденсации водяных паров на поверхности растений и почвы (роса, изморозь, иней). Большое значение имеет сумма осадков и ее распределение по сезонам года. Измеряются с помощью дождемеров, снегомеров и плювиографов.

Освещенность — поверхностная плотность светового потока, падающего на растения разных ярусов биоценоза. Измеряется люксометрами и выражается в люксах.

Осмоз (от греч. *ostmos* — толчок, давление) — диффузия веществ в виде ионов через полупроницаемые клеточные мембраны. Осмос, направленный внутрь клеток, называется *эндосмосом*, наружу — *экзосмосом*. Основной канал обмена веществ организмов с окружающей средой.

Особь — то же, что и *индивидуум*.

Отава, отавообразование — часть травостоя, восстановленная (после стравливания или скашивания) отрастанием поврежденных побегов и ростом новых (из спящих почек). Количество отавы зависит от фазы развития растений, в которую был стравлен или скошен травостой, от способности растений отрастать после повреждения и от внешних условий (климатических, водного режима почвы и пр.).

Отпад — еще не поступившая в опад мортмасса, мертвые, остающиеся на корню растения (сухостой) и мертвые органы, не отделившиеся от живых растений (отдельные стволы, сухие верхушки и ветви, сухие стебли и листья трав — старика). Отпад не входит в живую часть биоценоза — биомассу.

Охрана природы — система государственных и общественных мероприятий, обеспечивающих сохранение растительного и животного мира, почв, вод и земных недр. В СССР предусмотрена Конституцией (Основным законом) Советского Союза и рядом специальных законов об охране природы. В соответствии с этим разрабатываются научные основы охраны природы. Включает мероприятия по предупреждению и устранению *загрязнения среды*, созданию *заповедников, заказников, национальных парков, лесопарков, оптимизации ландшафтов*, научно обоснованные формы *природопользования*. Имеет частные подразделения: охрана растительного мира, животного мира, почв, водных бассейнов и недр. Для охраны животного и растительного мира издана «Красная книга СССР», издаются такие же книги в союзных республиках.

Лит.: Конституция (Основной закон) Союза Советских Социалистических республик. М., 1977; *Лангев И. П.* Теоретические основы охраны природы. Основы созологии. Томск, 1975; Красная книга СССР. М., 1978. *Caldwell I.* In defense of Earth. International protection of the biosphere. London, 1972.

Охранные зоны — территории, окружающие заповедники и имеющие ограниченный режим использования природных ресурсов и технической деятельности.

Очаги дефляции и эрозии — участки ландшафта с увеличивающейся дефляцией или эрозией.

Очистка сточных вод — одно из важных мероприятий охраны природы и окружающей среды от загрязнения. Производится различными способами: механическими (отстаиванием, фильтрацией, флотацией), физико-химическими (коагуляцией, нейтрализацией, обработкой хлором и т. д.) и биологическими (на полях орошения, в биологических бассейнах, биофильтрах).

Пагон (от греч. págos — лед) — совокупность организмов в поверхностной толще льда (водоросли, простейшие, коловратки и пр.), находящихся обычно в состоянии анабиоза.

Палеобиоценозы (от греч. palaiós — древний и биоценозы) — ископаемые: совместно обитавшие растения и животные.

Палеоэкология — раздел палеонтологии, изучающий условия обитания и связи ископаемых организмов с абиотической и биоценотической средой.

Лит.: Ager D. V. Principles of paleoecology. N. Y., 1963.

Памятники природы — отдельные объекты, имеющие научное, историческое и эстетическое значение: биоценозы, старые или особенно мощные деревья, открытые местонахождения палеонтологических объектов, геологических обнажений и т. п. Организация их охраны находится в компетенции местных Советов.

Пантофагия (от греч. pan — все и phagén — есть) — всеядность.

Паразитизм (от греч. parasites — нахлебник) — один из видов непосредственных взаимоотношений организмов, их биотрофии. Носит физиологический и трофический характер, т. к. обуславливает существование одного животного или растения (паразита) за счет питания тканями и соками другого. Широко распространен в природе и может быть обнаружен в любом биоценозе. Многие организмы, связанные паразитическими отношениями, входят в консорции. Ср. хищничество и симбиоз.

Паразитология (от греч. parasitos — нахлебник, тунеядец и lógia — учение) — наука, изучающая паразитов растений, животных и человека, биологическую и экологическую роль паразитизма в биоценозах и экосистемах.

Лит.: Павловский Е. Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии. М.; Л., 1961; Догель В. А. Общая паразитология. Л., 1962; Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. М., 1970, т. 1; 1972, т. 2; Dollfus R. Ph. Parasites (animaux et végétaux) des helminthes. P., 1946; Michailow W. Parazytnictwo a ewolucja. Warsz., 1960; Taylor A. E. (ed.). Evolution of parasites. Oxf., 1965.

Паразитоценоз (Павловский, 1937) — входящая в консорцию совокупность эндоконсорт — беспозвоночных животных и микроорганизмов (амеб, бактерий), взаимодействующих друг с другом (симбионты), с организмом хозяина — консорта (паразиты) или только с его внутренней (интальной) средой (комменсалы — см. комменсализм).

Паразиты — организмы, существующие в наиболее тесной тро-

фической связи с организмами других видов, постоянно обитают на них или в них, питаются их соками и тканями. Паразитами являются многие виды бактерий, грибов, высших растений, низших и высших животных (летучие мыши р. Desmodus). Разделяются на постоянных, паразитирующих в течение всей своей жизни в качестве эктопаразитов (наружных, напр. некоторые грибы, вши, пиявки, заразики) и эндопаразитов (внутренних, напр. бактерии, гельминты) и временных паразитов (напр. комары). Затем следуют полупаразиты — растения, одновременно осуществляющие автотрофный и гетеротрофный (паразитический) способ питания (напр., погребок и омелла). Трофические связи паразитов чрезвычайно разнообразны, особенно у бактерий и грибов. Последние паразитируют, в частности, на грибах, водорослях, высших растениях и животных (микозы). Тем не менее многие паразиты являются олигофагами и монофагами.

Парниковый эффект — свойство атмосферы пропускать солнечную радиацию, но задерживать земное излучение, способствуя аккумуляции тепла нашей планетой.

Партикуляция (от лат. particularis — отдельный) — свойственное ксерофильным полукустарникам и полудеревьям частичное или (реже) полное расщепление ствола и корня на части — партикулы. Е. П. Коровин (1934) связывает это с отмиранием верхушечных почек, а затем (по «веточному следу») и более старых частей ствола и корня.

Парцеллы (от франц. parcelle — частица: Дылис, 1964), микрогруппировки (Гроссгейм, 1929; Ярошенко, 1931) — структурные части биоценоза, дифференцирующие его в вертикальных направлениях в зависимости от состава доминантных и ингрессирующих популяций, их плотности, продуктивности, энергетического значения и особенностей биоценотической среды. Парцеллой является более или менее обособленная группа слей в еловом ярусе, группа осины там же, пятно пырея на кустовом лугу. Различаются парцеллы: основные (ординарные) — группы особей доминанта или консорциантов (напр., группа особей черного саксаула в биоценозе *Haloxylon aphyllum* — *Artemisia terrae-albae*); второстепенные (субординарные) обычно из ценопопуляций субдоминанта (напр., *Artemisia terrae-albae* в том же разреженном черносаксаульнике), дополняющие (комплементарные) — группы особей ингрессирующей популяции (группа осины в еловом ярусе); вставленные (интерсернальные) — группы особей, разрывающие главный слой сообщества (напр., полянка в лесу или группа кустарников на лугу); беспокровные (атергентные) — с отсутствующей высшей рас-

тигидности (напр., юные пространства таежных лесов между парцеллами *Анахваста вилка*); *серия львиное* — группа восстановлений главного слоя (от травянистых и кустарниковых до групп из обширных древесных пород вплоть до пониженных, субмерзлых, парцелл); *элементарные* — парцеллы из одной особи доминирующего вида (рис. 2б). В парцеллах могут находиться *лиственники*. По своему происхождению парцеллы бывают *коренными*, *производными* и *антропогенными*. Сильно выраженная парцеллярность характеризуется мозаичностью биоценозов.

Паскаль (Па; по имени физика Паскаля) — единица давления в Международной системе единиц (СИ); давление, вызываемое силой в 1 ньютон на площадь в 1 м² (1 Н/м²). 1 Па = 0,102 кгс/м² = 10⁻⁵ бар = 7,50 · 10⁻³ мм рт. ст.

Пастбища — участки естественного или искусственного растительного покрова, используемого для кормления сельскохозяйственных животных. Являются экосистемами с изменчивым или трофическим потоком биомассы и энергии, так и круговоротом веществ из-за воздействия выпаса на растительность, почву и животный мир. Поэтому даже при вполне рациональном использовании пастбищ требуется постоянный контроль как за нормами использования, так и за состоянием пастбищных экосистем для предупреждения их деградации. Используются с применением «сильного» или загона выпаса животных по схеме установленных пастбищеоборотов. Объединяются в *типы пастбищ*. Ср. *сенокосы*.

Пастбищеоборот — рациональная система использования пастбищ, заключающаяся в разделении пастбищных угодий на последовательно используемые участки (загоны), в ежегодном чередовании сезонов и лет использования, а иногда «отдыха» и фитомелiorационных периодов. Может иметь трех-, четырех- и пятилетнюю цикличность, или *ротацию*.

Патентизм (от лат. *patens* — торжествующий) — растение, победающее в борьбе за существование благодаря своей выносливости. М. Ф. Раменский (1938), которому принадлежит термин, образно назвал их «вершителями растительного мира». К ним относятся *лиственники* доминирующие, особенно обильные в экстремальных условиях (напр., *Halocnemum strobilaceum*). Ср. *доминантная мощьность* стр. 688.

Патентизм (от лат. *patens* — торжествующий) — доминанты, которые благодаря своим сравнительно большим размерам и обширным корневым системам господствуют в сообществе, несмотря на редкие стояние и несомкнутость кроны. К ним относятся *лиственники* доминирующие *полустепи* (напр., *Pinus sylvestris*) и *эфемероидных*

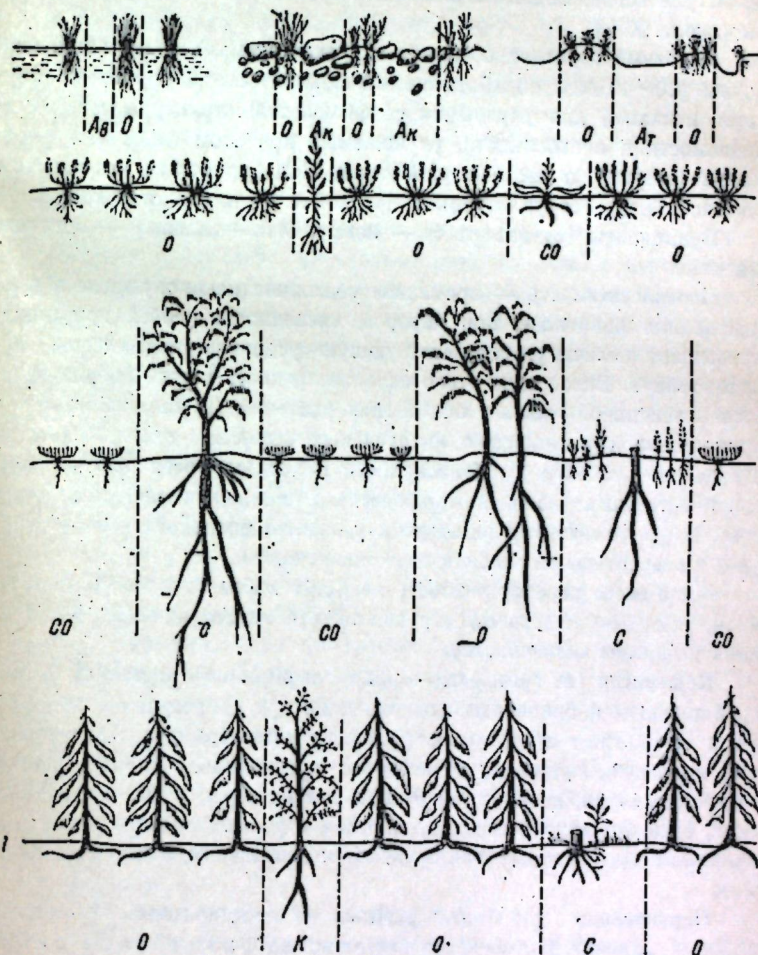


Рис. 25. Парцеллярная структура биоценозов (ценоэкосистем). Парцеллы: О — ординарные; СО — субординарные (особенно характерны для саванн и пустынь); К — комплиментные или дополняющие; С — сериальные; А — атегментные или беспокровные (в пустынях, тундрах, на болотах); А_в — водные, А_к — каменистые, А_г — такаровидные

(напр. *Ferula assa-foetida*) формаций. В СССР насчитывается более 80 папулекторов. Большая часть их ксерофильна или ксеромезофильна (около 90%).

Пахотный горизонт почвы (в агроэкосистемах) — верхний слой почвы (20—40 см), обрабатываемый механическими орудиями (плугами, дисками) для улучшения ее физической структуры, влагопроницаемости и влагоемкости, улучшаемый при этом внесением фитомассы (стерни), а часто и удобрений. Под пахотным горизонтом обычно образуется уплотненная прослойка — плужная подошва.

Педобионты (от лат. *pedis* — нога и *bios* — жизнь) — организмы почв.

Перенаселенность — временное состояние ценопопуляции в проценозе или биоценозе, при котором численность особей популяции превышает величину, соответствующую условиям нормального существования. Вследствие этого перенаселенность всегда сопровождается интенсивной гибелью особей как растений (из-за аллелопатии, приводящей к уменьшению питательных веществ, влаги, света, к истощению особей, их заболеваемости и поражаемости паразитами), так и животных (из-за биотрофического понижения пищевых ресурсов). В результате это приводит к усилению биоценотического отбора и к относительной стабилизации численности.

Чаще всего перенаселенность является вполне нормальным явлением, реже — следствием нарушения стабильности экосистем (см. *пики* и *взрывы численности*).

Перифитон (от греч. *peri* — вокруг и *phuton* — растение) — микробиоценозы и биоценозы, возникающие при «обрастании» водорослями и многими животными (усоногие ракообразные, двусторчатые моллюски, гидроиды, в частности пресноводная гидра, мшанки, морские желуди, асцидии, многощетинковые черви и пр.) подводных скал, свай, древесных стволов, морских и речных судов. Организмы, входящие в эти ценозы, принадлежат к нескольким жизненным формам.

Пертиненция (от лат. *pertineo* — простираться: Высоцкий, 1930) — влияние растений, их популяций на физическое состояние биоценотической среды своего и окружающих биоценозов. Выражается преимущественно в виде влияния растений на теплообмен: отражение света (альбедо), затенение, изменение теплового режима благодаря большей или меньшей теплоемкости поверхности растений, почвы и подстилки. Пертиненция распространяется и на соседние биоценозы, изменяя, в частности, их среду затенением. Один из видов трансбиотических взаимоотношений организмов. Ср. *медиопатия*.

Пестициды (от лат. *pestis* — зараза и *-cid* — убивать) — химические вещества (ядохимикаты), применяемые для уничтожения или сокращения численности болезнетворных бактерий (бактерициды), грибов (фунгициды), нематод (нематоциды), вредных насекомых (*инсектициды*), клещей (акарициды), позвоночных животных (*зооциды*); сорных растений (*гербициды*).

Петрофиты (от лат. *petra* — скала, камень и *phyton* — растение) — растения скал и каменистых осыпей; то же, что и *литофиты*.

Пики и взрывы численности организмов — периодические, находящиеся в пределах нормальной ритмики, повышения численности видов в одних случаях и далеко выходящие за пределы норм в других. Взрывы численности растений и животных вызываются сильным нарушением экосистем. Напр., при перетравливании пастбищ в зоне пустынь наблюдаются взрывы численности однолетних трав. Катастрофические взрывы численности насекомых наблюдаются в результате уничтожения лесов и сокращения благодаря этому числа хищных птиц. Так, в субтропических и тропических зонах многократно наблюдались взрывы численности диких пчел (с человеческими жертвами), налеты цикад на кофейные плантации (с огромными убытками) и др.

Пирамиды экологические — вытекающие из закона одностороннего потока энергии трофические структуры наземных экосистем в виде уменьшающихся по трофическим уровням количества энергии (пирамида энергии), биомассы (пирамида биомассы) и чисел особей (пирамида чисел). Например, в степной ценоэкосистеме была установлена такая численность особей: автотрофы — 150 000, фитотрофы — 20 000 и зоотрофы — 9000 экз/ар (Одум, 1975).

Пирогенные смены (от греч. *pyr* — огонь и *genesis* — рождение) — восстановительные смены растительности после степного, лесного или какого-либо другого пожара. Относятся к экодинамическим сукцессиям.

Пищевые цепи — см. *трофические сети*.

Плавина, сплавина — плавающая на поверхности водоема ценоэкосистема, состоящая преимущественно из корневищных растений (*Phragmites australis*, *Dryopteris thelypteris*, *Calla palustris*, *Meyanthes trifoliata*, *Carex* sp. sp.) и удерживаемой корневищами и корнями торфяно-гумусной почвы мощностью до 2 м. Плавнины имеют двойное происхождение: а) синдинамическая сукцессия на поверхности водоема путем роста плагнатропных корневищ (иногда побегов) обычного (напр., тростникового) биоценоза, б) отрыв ценоэкосистемы от подпочвы и всплывание на поверхность водоема при

сильном повышении уровня воды периодического затопления (напр., паводка). Плавнины могут свободно перемещаться ветром или течением воды из одного пункта в другой. Ср. *трясина*.

Плагнотропизм (от греч. *plagios* — косой и *тропизм*) — рост побегов (в том числе корневищ) и корней под определенным углом к направлению действия того или иного фактора, особенно силы тяжести и света. Перечисленные органы называются в таких случаях плагнотропными. Горизонтальный (90°С) плагнотропизм иногда называют диатропизмом. Ср. *ортогнотропизм*.

Плакаты (от англ. *placket* — разрез) — хорошо увлажняемые речные и озерные долины и другие низменности с режимами более или менее регулярно нарушаемыми внешними факторами (наводнениями, паводками). Развивающиеся на плакатах ценоэкосистемы носят интра- или экстразональный характер (Высоцкий, 1927).

Плакоры (от греч. *πλακ* — плоскость; Высоцкий, 1927) — водораздельные пологие равнины и плато. Обычно имеют наиболее устойчивые экосистемы, в частности наиболее характерные для той или иной зоны биоценозы и почвы.

Планктон (от греч. *planktós* — блуждающий) — совокупность организмов, занимающих в водной экосистеме особый биогоризонт. Состоит из автотрофных организмов (одноклеточные и многоклеточные водоросли) — фитопланктона и гетеротрофных (протозоа, мелкие ракообразные, медузы) — зоопланктона. От нектона отличается неспособностью этих организмов противостоять водным течениям. Биогоризонт планктона достигает 50—100 м глубины. Годовая продукция фитопланктона 5,5¹¹ т — почти в 10 раз больше биомассы остального населения океанов (Беляев, 1975).

Плато (от франц. *plateau* — плоская возвышенность) — см. *плакоры*.

Плач растений — экскреция, вытекание из ран растений флоэмого и ксилемного сока. Первый из них более богат органическими веществами (сахара, аминокислоты, белки), второй — менее. У гало-мезофильных деревьев ксилемный сок содержит довольно много солей, и их плач может оказывать аллелопатическое влияние (*Rorulus gruinosa*). Искусственно вызываемый плач дает сок для приготовления вина (пальма, агава), сахаров (сахарный клен) и туалетной воды (береза).

Плейстон (от греч. *pléon* — плыть) — совокупность водных организмов, плавающих на поверхности воды или в полупогруженном состоянии, часто имеющих для этого воздушные полости (напр., водный гиацинт, саргасовые водоросли, сифонофора *Physalia*). Вместе

с организмами нейстона создает особый биогоризонт в водных экосистемах.

Плодородие почв — качества почв, обеспечивающие урожай сельскохозяйственных культур. Различается естественное плодородие и эффективное, зависящее от искусственного увеличения в почве питательных веществ (внесением их в почву). Плодородие почв в естественных экосистемах является результатом биотоценогенеза и находится в прямой зависимости от их биоты.

Плотность биоценоза (фитоценоза) — степень заполненности пространства ценобитами от средней высоты травостоя или древостоя до средней глубины корневых систем. Может быть определена по формуле $P = \frac{100 \cdot v}{S \cdot h}$, где S — площадь в м²; h — мощность толщи ценоза в м; v — объем живого вещества в м³ (включая органы, выходящие за пределы средней высоты и глубины слоя). Для площади в 1 ар формула принимает вид $P_v = \frac{v}{h}$. Может быть определена и по количеству фитомассы (P_m).

Плотность популяции — среднее количество особей (иногда побегов) в популяции на единицу площади или объема. Может достигать значительных величин. У подвижных животных весьма изменчива, так как зависит от ряда факторов (температуры, влажности воздуха, сезонных изменений климатических условий, наличия пищевых ресурсов). См. *численность*.

Площадь водосборная — территория, с которой стекают в реки, озера и бессточные впадины поверхностные, а также грунтовые воды.

Площадь выявления фитоценоза (Раменский, 1925) — минимальная площадь в сообществе, на которой вполне достоверно выявляются все характерные для него признаки и отношения. Может быть выражена как площадь круга (S), построенного на диаметре (d), равном расстоянию между особями наиболее редкого в главном ярусе сообщества вида, т. е. $S = \frac{\pi \cdot d^2}{4} = \frac{3,14 \cdot d^2}{4} = 0,785d^2$. Ср. *минимум-ареал*.

Площадь индивидуума — средняя площадь, приходящаяся на одно взрослое растение данной ценопопуляции. По величине индивидуальной площади все растения можно разделить на лептотопные — до 1 см², нанотопные — от 1 до 10 см², микротопные — от 10 см² до 1 м², мезотопные — от 1 до 20 м², макротопные — от 10 до 100 м², мегатопные — более 100 м². Площадь индивидуума не всегда равна его индивидуальному покрытию (ср. *покрытие проективное*).

Площадь оснований — горизонтальная проекция оснований изгибов растений у поверхности почвы. Может служить для определения продуктивности сообществ (Ревердатто, 1927).

Площадь питания в агроэкосистеме — средняя площадь, приходящаяся на 1 особь культивируемых растений.

Пневматофоры (от греч. *pneuma* — дыхание и *phoros* — несущий) — надземные органы («дыхательные корни»), служащие для дополнительного газообмена тропических, особенно болотных и мангровых, растений.

Поведение — выработанные в процессе эволюции (биоценогенеза) активные реакции организмов на внешние раздражения, способствующие сохранению видов и численности их популяций. К таким реакциям принадлежат *таксисы, тропизмы, настиги, рефлекссы, инстинкты*, примитивные интеллектуальные действия. См. также *движения животных*. Предмет исследований этологии.

Поверхность корней адсорбционная — показатель деятельной способности корневых систем растений. Определяется взятием почвенных проб и отбором из них мелких корешков, установленном средней длины их всасывающих зон, подсчетом (с помощью микроскопа) числа корневых волосков на единице поверхности корешка, измерением их средней длины и толщины, пересчетом полученной площади на общую поверхность всасывающих зон в одной почвенной пробе.

Поверхность листьев — определяется различными методами, в частности оконтуриванием листьев на миллиметровой бумаге и подсчетом их площадей, промерами и вычислением по формуле: $S = k \cdot a \cdot b$, где a — большой диаметр, b — малый диаметр листа, k — коэффициент, вычисляемый для эллиптических, округлых или широколанцетных листьев (с помощью первого метода); для хвон ели по формуле $S = 2\sqrt{a^2 + b^2} \cdot l$, где a, b — диагонали ромба по поперечному разрезу хвон, l — длина хвон.

По средней величине листьев растения разделяются: на лептофиллы — $< 0,25 \text{ см}^2$, нанофиллы — $0,25-2,25 \text{ см}^2$, микрофиллы — $2,25-20 \text{ см}^2$, мезофиллы — $20-180 \text{ см}^2$, макрофиллы — $1,8-16 \text{ м}^2$ и мегафиллы — $> 16 \text{ м}^2$ (Raunkier, 1934). Ср. *индекс листовой поверхности*.

Поверхность растений и их органов — важный показатель для характеристики сообществ и популяций. Особое значение имеет определение деятельных поверхностей: у одноклеточных организмов и ассимиляционной (листьев и зеленых стеблей) и адсорбционной (деятельной части корней), посредством которых происходит обмен веществ между растениями и средой. Некоторое значение имеет

определение процента перекрытий листьев в ярусах (см. *метод клинсектный*). Ср. *поверхность листьев, поверхность корней*.

Поглотительная способность корней — их свойство поглощать из почвенных растворов нужные растению вещества, что происходит через мембраны клеточных оболочек корневых волосков. Для нужных минеральных элементов этот процесс активен и происходит с затратой энергии на повышение концентрации нужных ионов в клетках.

Поглотительная способность листьев — их свойство поглощать минеральные вещества, поступающие из образующихся на поверхности листьев растворов (утилизация пыли). Используется для внекорневой подкормки сельскохозяйственных растений и для борьбы с хлорозом (опрыскивание железосодержащими препаратами).

Поглотительная способность почв, почвенный поглотительный комплекс (Гидройц, 1932) — свойство почвенных агрегатов поглощать различные минеральные вещества из почвенных растворов. Более высока у почв, богатых высокодисперсными частицами (коллоидными и микроагрегатными), т. е. имеющими большую емкость поглощения. Высокая поглотительная способность означает большие возможности для обменных реакций между твердой и жидкой фазами почвы. Ср. *коллоиды почвенные*.

Поглощение света — осуществляется верхними биогоризонтами биоценозов; свет, прошедший через толщу листьев, теряет свою интенсивность, при этом в разных частях спектра по-разному. Так, в сомкнутом дубовом лесу к поверхности почвы красных лучей ($0,730 \text{ мкм}$) приходит только 15%, зеленых ($0,530 \text{ мкм}$) — 4, а ультрафиолетовых ($0,330 \text{ мкм}$) — лишь 3%.

Подлесок — совокупность кустарников и тех деревьев, которые не могли достигнуть высоты древесного яруса в лесном сообществе.

Подрост — совокупность молодых (ювенильных) растений, старше 1 года, но еще не достигших высоты взрослых особей вида и неплодоносящих.

Подстилка — плотно лежащий на поверхности почвы мертвый покров (часть мортмассы) из опада листьев, плодов, цветков, коры и небольших ветвей, иногда совокупность слившихся некроподиумов. В сообществах, особенно лесных, подстилка благодаря своей влагоемкости предохраняет почву от высыхания, создает благоприятные условия для развития грибов, почвенной фауны и микроорганизмов и постепенно вовлекается в почвообразовательный процесс. Одно из проявлений средообразующего влияния доминирующих растений и образования *биоценотической среды*.

Поедаемость — большее или меньшее предпочтение, оказываемое

Площадь оснований — горизонтальная проекция оснований избогов растений у поверхности почвы. Может служить для определения продуктивности сообществ (Ревердатто, 1927).

Площадь питания в агроэкосистеме — средняя площадь, приходящаяся на 1 особь культивируемых растений.

Пневматофоры (от греч. *pneuma* — дыхание и *phagos* — жующий) — надземные органы («дыхательные корни»), служащие для дополнительного газообмена тропических, особенно болотных и мангровых, растений.

Поведение — выработанные в процессе эволюции (биоценогенеза) активные реакции организмов на внешние раздражения, способствующие сохранению видов и численности их популяций. К таким реакциям принадлежат *таксисы, тропизмы, настиги, рефлекссы, инстинкты*, примитивные интеллектуальные действия. См. также *движения животных*. Предмет исследований этологии.

Поверхность корней адсорбционная — показатель деятельности способности корневых систем растений. Определяется взятием почвенных проб и отбором из них мелких корешков, установленном средней длины их всасывающих зон, подсчетом (с помощью микроскопа) числа корневых волосков на единице поверхности корешка, измерением их средней длины и толщины, пересчетом полученной площади на общую поверхность всасывающих зон в одной почвенной пробе.

Поверхность листьев — определяется различными методами, в частности оконтуриванием листьев на миллиметровой бумаге и подсчетом их площадей, промерами и вычислением по формуле: $S = k \cdot a \cdot b$, где a — большой диаметр, b — малый диаметр листа, k — коэффициент, вычисляемый для эллиптических, округлых или широколанцетных листьев (с помощью первого метода); для хвон ели по формуле $S = 2\sqrt{a^2 + b^2} \cdot l$, где a, b — диагонали ромба по поперечному разрезу хвон, l — длина хвон.

По средней величине листьев растения разделяются: на лептофиллы — $< 0,25 \text{ см}^2$, нанофиллы — $0,25-2,25 \text{ см}^2$, микрофиллы — $2,25-20 \text{ см}^2$, мезофиллы — $20-180 \text{ см}^2$, макрофиллы — $1,8-16 \text{ м}^2$ и мегафиллы — $> 16 \text{ м}^2$ (Raunkier, 1934). Ср. *индекс листовой поверхности*.

Поверхность растений и их органов — важный показатель для характеристики сообществ и популяций. Особое значение имеет определение деятельных поверхностей: у одноклеточных организмов и ассимиляционной (листьев и зеленых стеблей) и адсорбционной (деятельной части корней), посредством которых происходит обмен веществ между растениями и средой. Некоторое значение имеет

определение процента перекрытий листьев в ярусах (см. *метод клинсектный*). Ср. *поверхность листьев, поверхность корней*.

Поглотительная способность корней — их свойство поглощать из почвенных растворов нужные растению вещества, что происходит через мембраны клеточных оболочек корневых волосков. Для нужных минеральных элементов этот процесс активен и происходит с затратой энергии на повышение концентрации нужных ионов в клетках.

Поглотительная способность листьев — их свойство поглощать минеральные вещества, поступающие из образующихся на поверхности листьев растворов (утилизация пыли). Используется для внекорневой подкормки сельскохозяйственных растений и для борьбы с хлорозом (опрыскивание железосодержащими препаратами).

Поглотительная способность почв, почвенный поглотительный комплекс (Гидройц, 1932) — свойство почвенных агрегатов поглощать различные минеральные вещества из почвенных растворов. Более высока у почв, богатых высокодисперсными частицами (коллоидными и микроагрегатными), т. е. имеющими большую емкость поглощения. Высокая поглотительная способность означает большие возможности для обменных реакций между твердой и жидкой фазами почвы. Ср. *коллоиды почвенные*.

Поглощение света — осуществляется верхними биогоризонтами биоценозов; свет, прошедший через толщу листьев, теряет свою интенсивность, при этом в разных частях спектра по-разному. Так, в сомкнутом дубовом лесу к поверхности почвы красных лучей (0,730 мкм) приходит только 15%, зеленых (0,530 мкм) — 4, а ультрафиолетовых (0,330 мкм) — лишь 3%.

Подлесок — совокупность кустарников и тех деревьев, которые не могли достигнуть высоты древесного яруса в лесном сообществе.

Подрост — совокупность молодых (ювенильных) растений, старше 1 года, но еще не достигших высоты взрослых особей вида и неплодоносящих.

Подстилка — плотно лежащий на поверхности почвы мертвый покров (часть мортмассы) из опада листьев, плодов, цветков, коры и небольших ветвей, иногда совокупность слившихся некроподиумов. В сообществах, особенно лесных, подстилка благодаря своей влагоемкости предохраняет почву от высыхания, создает благоприятные условия для развития грибов, почвенной фауны и микроорганизмов и постепенно вовлекается в почвообразовательный процесс. Одно из проявлений средообразующего влияния доминирующих растений и образования *биоценотической среды*.

Поедаемость — большее или меньшее предпочтение, оказываемое

животными тем или другим видам растений при их поедании. Зависит от ряда условий — химического состава растений, вкусовых качеств, морфологических особенностей (колючки, опушение, железки), фазы развития растений, наличия большего или меньшего их выбора, возраста самих животных, погодных условий и т. д. Хорошая поедаемость еще не говорит о продуктивности корма, так как последняя зависит от его перевариваемости и питательности, в том числе калорийности. Оценивается поедаемость в баллах:

- отлично поедаемые растения — 5,
- хорошо поедаемые — 4,
- удовлетворительно поедаемые — 3,
- ниже чем удовлетворительно поедаемые — 2,
- плохо поедаемые — 1,
- непоедаемые — 0,
- ядовитые — 00.

При оценке поедаемости по этой шкале полезно отмечать поедаемые органы растений: листья — л, стебли — с, цветы — ц, плоды — п, кора — к, ветви — в, напр. 5 л. или 4 цп (Ларин, 1933, 1952).

Пойкилогигрофиты (от греч. poikilos — контрастный и гигрофиты), пойкилогидровые растения (Walter, 1931, 1968) — споровые растения (водоросли, лишайники), способные высыхать до воздушно-сухого состояния без потери жизнеспособности и, быстро насыщаясь влагой, выходить из анабиоза (напр., *Nostos commune*). Ср. *пойкилоксерофиты*.

Пойкилоксерофиты (Генкель 1939) — высшие растения, способные переносить значительное обезвоживание листьев в засушливое время года, напр. невысокий кустарничек из розоцветных *Myrothamptus flabellifolia* (частично пойкилогидровые растения: Walter, 1931, 1968). Ср. *пойкилогигрофиты*.

Пойкилотермные организмы — см. *термофильность*.

Поймовыносливость — способность растений выносить периодическое затопление поймы при разливах рек. Ср. *шкала поймовыносливости*.

Покой организмов — см. *дианауза* и *феноритмика*.

Покрытие проективное — проекция растений на поверхность почвы. Позволяет судить о характере размещения растений, полностью использования ими пространства, их численности и пр. Различаются: о б щ е е покрытие почвы всеми растениями, я р у с н о е покрытие растениями одного яруса, ч а с т н о е покрытие растениями одно-

го вида, индивидуальное покрытие (*площадь индивидуума*) одной особью, истинное покрытие (см. *площадь оснований*), а в последнее время и угловое покрытие, т. е. площадь неба, открытая для данного яруса. Покрытие определяют *методами пробных площадок, методом переменных площадок*, фотографированием и пр. При определении истинного, или полного, покрытия из проекции растений исключаются просветы в их кронах. Оценивается покрытие в процентах. Основные методы учета проективного покрытия разработаны Л. Г. Раменским (1929).

Полигональность (от греч. polygonos — многоугольный) — особый вид мозаичности тундровых ценоэкосистем, вызванной образованием морозобойных трещин (до 10 см шириной) и «трещин высыхания» почв, вычленение вследствие этого 4—6-угольных полигонов небольшой величины. В условиях возникновения такого микро рельефа формируется и соответствующая ему структура ценоэкосистем со своеобразным размещением, часто и атегментных, *парцелл*. Наблюдается также на такырах.

Полипедон (Johnson, 1960), почвенный индивидуум, педо:оп, эдафотоп (Сукачев, 1964) — почвенный блок устойчивой ценоэкосистемы, как правило, не имеющий внутренних границ (кроме горизонтальных между почвенными горизонтами), а лишь градиентную вариабельность, однако, как и биоценозы, может иметь парцеллярную («спорадически-пятнистую» или «регулярно-циклическую»: Фридлянд, 1972) структуру. Ср. *климатоп*.

Полисапробы (от греч. polys — много и sapros — гнилой) — организмы, переносящие сильное загрязнение воды бытовыми и другими сточными водами (с избытком белков, полипептидов, углеводов, углекислого газа, сероводорода, метана). Это бактерии (*Zoogloea ramifera*, *Beggiatoa alba*), жгутиконосцы (*Oicomonas mutabilis*), инфузории (*Paramecium putrinum*), червь (*Tubifex tubifex*), личинки мух (*Eristalis tenax*), водоросль (*Polytoma uvella*). Все они ведут биологическую очистку воды (Телитченко, 1975).

Полифаги (от греч. polys — много и phagēin — есть), многоядные — хищники среди животных и некоторых (насекомоядных) растений, питающихся биомассой многих видов растений или животных. Трофические связи конкретных видов полифагов с видами — жертвами («хозяевами»), как правило, не отличаются большой степенью устойчивости. Ср. *монофаги* и *олигофаги*.

Полиценотическая популяция — популяция животных, активно передвигающихся из одного биоценоза в другой, напр. копытных животных, хищников, кочующих птиц, расселяющихся животных.

Полнота биоценоза — мера использования ценотопа доминантными видами. Полным или нормальным древостоем, напр., является тот, который (для лесного доминанта в данном возрасте) имеет наибольший запас древесины на единицу площади. Принимается за единицу. Более низкие по полноте древостои обозначаются десятиными долями единицы (0,9, 0,8, 0,7 и т. д.). Определяется чаще всего по площади сечений оснований стволов на высоте 1,3 м (на уровне груди). Ср. *сомкнутость*.

Полнота кустарниковых, полукустарниковых и травянистых сообществ — определяется по сумме проективных покрытий вида (видов) на единицу площади (1 м², 1 ар).

Половой состав ценопопуляции — соотношение числа мужских и женских особей в биоценозе. Нарушения нормы может приводить к гибели популяции.

Полог — часть яруса при его горизонтальном расчленении, напр. полог крон высоких деревьев, или генеративных побегов, или листьев в ярусе степных злаков (подсед), или полог неассимилирующих частей яруса, напр. лишенные сучьев стволы. Полог может являться *биогоризонтом* или представлять собой два-три биогоризонта.

Полосы полезационные — лесные насаждения по границам сельскохозяйственных полей, создаваемые для защиты их от ветровой эрозии почв, сноса снега, для умерения суховеев.

Полукустарники и полукустарнички — биоморфы, или жизненные формы деревянистых растений, имеющих травянистые верхние части ортотропных осей, притом у многих видов ежегодно почти полностью (кроме базального участка) отмирающих. Различаются прямостоящие полукустарники (приблизительно от 1 м и выше, напр., *Haloxylon persicum*) и полукустарнички (до 1 м, напр., *Artemisia rauciflora*), суккулентные полукустарники и полукустарнички (напр., *Anabasis salsa*) и лиановидные (напр., *Solanum dulcamara*). По своему генезису могут быть разделены на виды, происходящие от кустарников и трав (Голубев, 1960), т. е. деидрогенные и гербогенные (последних, видимо, большинство).

Полутравы — биоморфа, или жизненная форма растений, имеющих одревесневший в верхней части корень, часто заканчивающийся каудексом, и однолетние травянистые побеги (напр., *Anabasis truncata*, *Zygophyllum macropterum*).

Популяционная экология, демэкология — раздел экологии, изучающий популяции как элементарные формы существования вида: их структуру, динамику, половой и возрастной состав, этологию, ге-

этическую цельность, положение в ценоэкосистемах (ср. *ценопопуляции и агроценопопуляции*).

Лит.: Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. Ф., Глозов Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973; Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974; Хаинд Р. Поведение животных. Пер. с англ. яз. М., 1975; Панов Е. Н. Этология, ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М., 1975.

Популяция (от лат. *populatio* — народ, население) — совокупность особей одного вида, воспроизводящих себя теми или иными способами размножения в течение большого числа поколений, функционирующих и развивающихся в одном или в ряде биоценозов. Элементарная единица эволюционного развития вида. В экосистемах популяция может занимать положение *ценопопуляции, полицентрической популяции* (животных, свободно передвигающихся в пределах нескольких экосистем), *нивазционной* (находящейся в процессе обоснования в ценоэкосистеме) или *регрессивной* (обреченной на выпад из ценоза). Ср. *рост популяции, возрастной состав популяции*.

Пористость почвы — объем пор и пустот почвы, выраженный в % от объема почвы.

Потенциальный ареал (Зенкевич, 1912) — территория, экологические условия которой соответствуют жизненным возможностям (толерантности) вида. Понятие, важное для интродукции растений и животных.

Потоотделение — образование потовыми железами пота, содержащего мочевины, соли и ароматические оксикислоты. Один из видов экскреции веществ, а вместе с тем терморегуляции и солевого обмена у некоторых позвоночных животных (особенно обезьян и копытных).

Почва — поверхностный слой земной коры, всецело входящий в состав биостромы, где является частью биоценотической среды ценоэкосистем и местонахождением очень большого количества ценопопуляций почвенных животных и микроорганизмов, а также корневых систем высших растений с их огромными адсорбционными поверхностями. Биомасса и мортмасса составляет весьма значительную часть почв. В почве слового леса, напр., на биомассу растений, животных и микроорганизмов приходится 32,9%, а органических веществ в целом 57% (76,9% по объему; Ковда, 1973). Как часть экосистем почва развивается в процессе биотоценогенеза ее организмов и биогенной основы ее специфических качеств (см. *почвообразование*).

Важнейшей частью почвы являются ее органические вещества:

торф, перегной, или гумус, от которых в значительной степени зависит окраска почвы. Под воздействием организмов почва принимает различную структуру (зернистую, комковатую, ореховатую, призматическую и столбчатую). Важной частью являются коллоиды, с которыми связана буферность (способность противостоять изменению реакций) и обменная или поглощательная способность (поглощение из почвенных растворов катионов и анионов и обмен ими) почв. Плодородные почвы обладают высокой обменной способностью. Обычно имеют хорошо выраженные почвенные горизонты, а также ту или иную степень кислотности или щелочности.

Возраст вполне развитых почв соответствует возрасту экосистем и измеряется по меньшей мере десятками тысяч лет.

По механическому составу («скелету») почвы разделяются на глинистые (частиц менее 0,01 мм свыше 60—80%, во влажном состоянии при скатывании на ладони образуется длинный шнур толщиной менее 0,5 мм), суглинистые (частиц менее 0,01 мм 20—60%, длинный шнур не образуется, он рвется и крошится), супесчаные (частиц менее 0,01 мм 10—20%, при скатывании образуется шарик, рассыпающийся при легком нажатии), песчаные (частиц менее 0,01 мм 1—10%, при растирании на ладони остаются пылевые частицы) и пески (при растирании пылевых частиц не оставляют).

Основной таксономической единицей почв является тип почвы, а элементарной — полипедон (педон).

Почвенная флора и фауна — совокупность обитающих в почве видов растений, грибов, животных и микроорганизмов. Кроме укореняющихся в почве и черпающих из нее питательные вещества высших растений, почвы населены большим количеством почвенных водорослей — синезеленых, зеленых, желто-зеленых и диатомовых (в общей сложности более 2000 видов). Обитают они как на поверхности, так и в верхних горизонтах почв (до 200 тыс. особей на 1 см³); ведут фотосинтез органических веществ, улучшая снабжение почвы кислородом, а некоторые виды синезеленых водорослей фиксируют азот воздуха. Здесь же развивается (особенно в лесных почвах) большое количество видов грибов-сапрофитов и, конечно, бактерий и актиномицетов.

Не менее богата фауна почв. Здесь часть животных приурочена к капиллярной и пленочной влаге — простейшие и очень мелкие виды нематод (нанофауна). Затем следуют мелкие членистоногие — клещи, ногохвостки, симфилы (микрофауна). Численность фауны обеих групп животных исчисляется тысячами на 1 см³ почвы. Оби-

тают в почве и более крупные беспозвоночные — дождевые черви, многоножки, личинки насекомых (мезофауна, до сотен особей на 1 м³ почвы), а также целый ряд роющих позвоночных — кроты, слепыши, сурки.

Все почвенные растения и животные (особенно бактерии, актиномицеты и водоросли — нано-, микро- и мезофауна) являются важнейшей частью ценоэкосистем и играют очень большую роль в почвообразовании.

Лит.: Виноградский С. Н. Микробиология почвы. М., 1952; Ноговрудский Д. М. Почвенная микробиология. Алма-Ата, 1956; Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л., 1969; Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение для эволюции насекомых. М.; Л., 1949; Соколов А. А. Значение дождевых червей в почвообразовании. Алма-Ата, 1956; Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М., 1965; Курчева Г. Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М., 1971; Dunger W. Tiere im Boden. Wittenberg, 1964.

Почвенные горизонты — структурные подразделения почвы по ее вертикальному профилю. Различают (кроме горизонта подстилки — А₀) гумусовый горизонт, более или менее окрашенный гумусом — А₁; элювиальный горизонт, или горизонт вымывания, часто имеющий пепельный, белесоватый или желто-серый цвет, — Е или А₂; иллювиальный горизонт, или вымывания, обычно бурого или коричневатого цвета, обогащен коллоидно-дисперсными соединениями глинистых минералов и полуторными оксидами — I или B. Иногда имеется горизонт гидрогенной аккумуляции с отложениями минеральных или органических осадков (солей, окислов, перегноя) — H, а у переувлажненных почв может находиться глеевый горизонт сизой, голубоватой или зеленоватой окраски — G. У солончаковых почв различается самый верхний эвапоритовый горизонт — EP, играющий большую роль в процессе отдачи солей в атмосферу (Орлова, 1982). Ниже основных горизонтов располагается почвообразующая порода, измененная продуктами почвообразования — C, и не измененная ими — D.

Почвенный разрез — вертикальная стенка почвенной ямы (шурфа), по которой описывается почва, исследуются почвенные горизонты и берутся пробы для анализов. Глубина разреза должна быть такой, чтобы обнажилась почвообразующая, или материнская, порода (подпочва).

Почвоведение — наука о почвах, их происхождении, формировании, биогеохимических и физических свойствах, географии и рациональном использовании.

Лит.: Докучаев В. В. Избр. соч. М., 1948, т. 1, 2; 1949, т. 3; Костычев П. А. Избр. труды. М., 1951; Высоцкий Г. Н. Избр. соч., М., 1962, т. 1; 1963, т. 2; Виленский Д. Г. Почвоведение. М., 1957; Почвенная съемка (руководство по полевым исследованиям и картированию почв). М., 1959; Герасимов И. П., Глазовская М. А. Основы почвоведения и географии почв. М., 1960; Глазовская М. А. Почвы мира. М., 1972; Ковда В. Н. Основы учения о почвах. М., 1973.

Почвообразование — сложный процесс возникновения и становления почвы в развивающихся экосистемах. Происходит под прямым влиянием формирующихся биоценозов на «материнскую породу» с возникающим при этом обменом веществами и энергией, круговоротом веществ, процессами хемосинтеза. Сопровождается образованием гумуса, различных органоинеральных соединений, сильного развития обменных и окислительно-восстановительных реакций, биологическим обогащением почвы углеродом, азотом и другими элементами. Формирует особую почвенную структуру (*почвенные горизонты*) и ведет к устойчивому функционированию ценоэкосистем в целом.

Почвообразовательные процессы в сформированных экосистемах заключаются в поддержании стабильного состояния почв. В культурных экосистемах большое влияние на почвообразование оказывает человек.

Почвоутомление — более или менее резкое нарушение состава и численности почвенных микроорганизмов (грибов, бактерий), запаса макроэлементов и некоторых макроэлементов, накопления биомассы. Происходит из-за бесменного выращивания одной и той же сельскохозяйственной культуры. Преодоление почвоутомления состоит в использовании севооборотов и в удобрении почв.

Поясность высотная, орозоноальность — закономерность вертикального размещения растительности, почв, биоты, биоценозов (ценоэкосистем) в горных странах в виде сменяющих друг друга поясов (орозон) — от близких к зональным до нивального. Обусловлена поднятостью горных территорий на значительные высоты (нарушение зональности равнин) и возникновением в связи с этим климатических градиентов: температуры (убывает на 0,5—0,8° на каждые 100 м высоты), атмосферного давления (убывает на 745 н/м² на каждые 100 м высоты) и солнечной радиации.

По-разному выражается в различных широтах и всегда связана с той зоной, в которой находится горная страна. (см. *тип поясности*). В континентальных областях с умеренным климатом хорошо вычлениется лишь в широтно ориентированных хребтах, на их макроклинах северной и южной экспозиций (на зональных склонах). Ср. *поясность глубинная и микрозональность*.

Поясность глубинная, батизональность — основная закономерность вертикального размещения организмов в озерных и морских бассейнах, обусловленная градиентами температуры, давления и солнечной радиации. В отличие от поясности высотной определяет не только распределение организмов при увеличении глубины поверхности континентальных шельфов и склонов, но и во всем объеме гидросферы.

Преадаптация (от лат. *prae* — перед и *adaptatio*) — связанный с микромутационной изменчивостью геномов скрытый процесс накопления признаков, которые могут оказаться полезными для иных условий среды (в будущем) и явиться основанием морфологических и физиологических изменений при полной адаптации к ним.

Предаторы (от лат. *praedator* — хищник) — хищники.

Предоминанты (от лат. *prae* — впереди и *dominans*): Кашкаров, 1933) — составляющие особый ценотип доминирующие на уровне какого-нибудь биогоризонта животные (напр., косуля в лесном подлеске).

Предплакоры (от лат. *prae* — перед и *placorum*) — песчаные и каменистые (россыпи) равнины. Их водный режим определяется характером грунта, а развивающиеся ценоэкосистемы носят лишь субклимаксовый характер.

Преферендум (от лат. *praefereantia* — предпочтение) — привязанность вида к тем или иным климатическим регионам, провинциям и зонам.

Принцип конкурентного исключения, принцип Гаузе (1934) гласит, что из двух близких по своей биоэкологии видов, занимающих одну и ту же нишу в биоценозе, один обречен на гибель в процессе конкуренции. Не имеет абсолютного характера.

Природопользование — использование ресурсов природы. Охватывает обширную область от окружающего Землю космического пространства до ее глубоких недр. Рациональное природопользование исходит из необходимости в максимальной степени сохранить установившиеся глобальные и экосистемные закономерности и процессы, и должно стремиться изменять их без ущерба среды обитания человека и других организмов, при этом преимущественно в направлении увеличения общей продуктивности естественных и ант-

ропогенных экосистем. Использование биологических ресурсов регламентируется законами охраны природы и соответствующими решениями местных органов власти.

Прирост биомассы — количество прироста в течение года биомассы в том или ином сообществе, исчисляемое в единицах массы на единицу площади. В лесных сообществах иногда определяется процент текущего прироста (P_v):

$$P_v = \frac{200}{t} \cdot \frac{v_{t1} - v_t}{v_{t1} + v_t},$$

где v_t — объем древесины t лет назад, а v_{t1} — в данный момент.

Прогнозирование — научное предвидение, или исследование перспектив развития, в частности природных явлений. Напр., прогноз изменений внешней среды и экосистем при том или ином воздействии человека; прогноз изменений метеорологических и гидрологических режимов, продуктивности сенокосов, пастбищ и т. п. Так, прогнозирование урожая пустынных пастбищ обычно основывается на

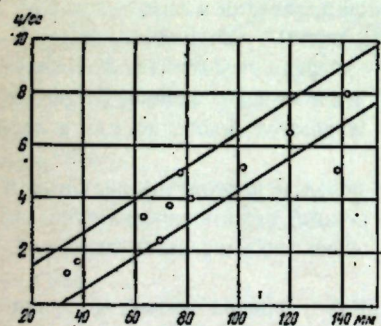


Рис. 26. Связь урожая кормов эфемерно-полюнных пастбищ с запасом доступной влаги в почве по данным 1952—1962 гг. (Федосеев, 1964)

весеннем запасе влаги в верхнем слое почвы (напр. в 1 теплую декаду, с температурой 10°C: рис. 26), сумме температур за определенный период. Даже учет только первой зависимости позволяет вычислить уравнение регрессии (оно оказалось в данном случае равным $P = 0,46x + 0,237$, где P — ожидаемая продуктивность, x — запас влаги; коэффициент корреляции $r = 0,822 \pm 0,066$) и сделать прогноз урожая кормов (Федосеев, 1964).

Прогрессивные и регрессивные признаки развития биоценозов и ценоэкосистем — признаки, которые свидетельствуют о развитии, в частности, демутации ценоэкосистем, а в обратном значении об их регрессе:

усложнение общей структуры ценоэкосистем, их парцелл и био-горизонтов;

увеличение суммы биомассы и мортмассы, энергозапаса в них;

приближение к единице отношения уровня продукции фотосинтеза к уровню дыхания в биоценозе;

понижение отношения продукции к ее запасу в ценоэкосистемах;

максимальное использование поверхности и ресурсов внешней среды;

сильное преобразование внешней среды в биоценотическую;

усиление адаптации ценобионтов к биоценотической среде;

увеличение роли внутрисистемных круговоротов веществ;

усложнение трофической сети и консорциев;

общее увеличение количества информации и понижение энтропии;

увеличение значения авторегуляции с использованием обратных связей;

увеличение устойчивости ценопопуляций, биоценозов и ценоэкосистем.

Продуктивность биосферы — общий прирост ее биомассы в течение 1 года. По последним вычислениям (Уиттекер, 1980) ежегодная (первичная) продукция растений составляет $170 \cdot 10^9$ т (сухая масса) и включает около $300-500 \cdot 10^{21}$ Дж энергии. Из этого количества на долю фитоценозов суши падает $117 \cdot 10^9$ т. Наибольшую часть этого количества ($74 \cdot 10^9$ т) дают леса, особенно тропической зоны. Продукция животных (вторичная) составляет около $909 \cdot 10^6$ т на суше и $3025 \cdot 10^6$ т — в мировом океане, всего $3934 \cdot 10^6$ т ежегодно.

Продуктивность биоценозов — количество произведенной ценопопуляцией или биоценозом биомассы за единицу времени (день, месяц, год). Особенно важны определения биологической продуктивности биоценозов на всех трофических уровнях (первичная продукция автотрофов, вторичная гетеротрофов и прирост биомассы микроорганизмов), а также полезная часть продукции. Может достигать значительных величин. Так, папирус (в тропиках) производит 72 т/га сухого в-ва, сосновый лес 20—30-летнего возраста (Англия) — 37,8 т/га в год. Вторичная продуктивность биоценоза, запас продукции, эффективность биоценотического процесса.

Продуктивность фотосинтеза (F , чистая) — прирост биомассы ($B_2 - B_1$) за единицу времени (T) на средней площади листьев

$$\frac{F_1 + F_2}{2}, \text{ т. с.}$$

$$P_f = \frac{2(B_2 - B_1)}{(F_1 + F_2)T}$$

Продуктивный расход влаги — масса или объем воды, истрачен-

ной ценозэкосистемой на синтез органических веществ растениями, транспирацию и менее значительные траты на других трофических уровнях. Существенный элемент водного режима экосистем.

Продукция биоценоза — количество биомассы, произведенное биоценозом. Различаются: общая первичная продукция (*брутто-продукция*) — количество органического вещества, вводимого в систему ценоза продуцентами путем фотосинтеза и хемосинтеза; чистая первичная продукция (*нетто-продукция*) — то же, но за вычетом веществ, истраченных на дыхание и потребленных фитотрофами; общая вторичная продукция — количество органического вещества, созданного фитотрофами и зоотрофами, т. е. консументами; чистая вторичная продукция — то же, но за вычетом веществ, истраченных на дыхание и потребленных консументами; *запас продукции*. В хозяйственном отношении важно различать: общую продукцию в количестве ценного растительного вещества; полезную продукцию, т. е. ту часть общей продукции, которую рационально использовать (напр., кормовая продукция, высчитанная с учетом коэффициента использования), и запас полезной продукции.

Продуценты (от лат. *producentis* — производящий) — организмы, продуцирующие органическое вещество из простых неорганических веществ (автотрофные и хемотрофные организмы). Ср. *консументы* и *редуценты*.

Производственная эффективность использования биоценозов — ежегодный доход от их эксплуатации. Как и в сельскохозяйственном производстве (полеводстве) должна исчисляться исходя из среднегодовой продуктивности биоценозов и может измеряться нормой их рентабельности (H_p в %): $H_p = \frac{B-C}{C} \cdot 100$, где B — стоимость полученной продукции, а C — ее себестоимость с учетом затрат на поддержание и повышение продуктивности биоценоза (пастбища, сенокоса, леса). Ср. *экологическая эффективность*.

Пролювий (от лат. *proluo* — выносить течением) — рыхлые отложения продуктов эрозии горных пород, вынесенных горными потоками, часто селями. На конусах выноса образуют пролювиальные шлейфы. Характерна сортировка пролювия: в верхних частях шлейфов валун, ниже галька, а затем супесь и суглинки.

Проценоз (от лат. *pro* — перед и греч. *κοινος* — общий; Быков, 1957), временное сообщество (Сукачев, 1917), пионерный ценоз (Раменский, 1938), группировка (Алехин, 1938), колония (Шахов, 1946), проценозы и псевдофитоценозы (Neuhasl, 1963) — нестабильная неустойчивая форма совместного обитания организмов, фаза станов-

ления или угасания биоценоза (при синценогенезе). Для проценозов начальных стадий (колоний) обычны: случайный подбор видов; преобладание видов, диаспоры которых легко транспортируются ветром, водой и другими агентами; господство видов быстро развивающихся, рано и обильно плодоносящих (особенно однолетних и двулетних) или вегетативно размножающихся растений — эксплентов; неполная занятость экотопа; сильная ежегодная изменчивость. По своему составу проценозы могут быть разделены на несколько групп.

1. Проценозы-колонии — поселение одного или нескольких (инициальных, а в будущем сообществе не более чем ингредиентных) видов, обычно одной экобиоморфы. Численность их популяций резко колеблется из года в год, биоценотическая среда отсутствует (или является остаточной), напр. колония однолетнего *Atriplex tatarica* или многолетнего *Calamagrostis epigeios*.

2. Проценозы-группировки — состав более разнообразен и относится к двум или нескольким экобиоморфам.

Псаммогенные сукцессии (от греч. *psámmos* — песок и *genos* — рождение) — в зависимости от характера относятся к *синдинамическим* или *экзодинамическим сменам*.

Псаммофилы (от греч. *psámmos* — песок и *philéo* — люблю) — животные песчаных пустынь, имеющие характерные особенности, связанные с условиями обитания: быстрое передвижение, способность быстро погружаться в песок (круглоголовки) и др. Большая их часть является псаммоксерофилами.

Псаммофиты (от греч. *psámmos* — песок и *phytón* — растение) — растения, приспособленные к жизни на песках, особенно в песчаных пустынях. Имеют целый ряд своеобразных особенностей: незасыпаемые песком пузырчатые или шетинистые плоды, образующиеся при участии корневых волосков песчаные чехлы вокруг корней, длинные придаточные корни, способные давать корнеотпрыски и пр. Могут быть псаммогигромезофитами (напр., *Ruscus maritima*), псаммомезофитами (*Koeleria glauca*), псаммоксеромезофитами (*Carex phytodes*), псаммоксерофитами (*Ephedra lomatolepis*).

Психрофиты (от греч. *psychrós* — холодный и *phytón* — растение) — растения с низкой термофильностью. Предпочитают среднедекадные температуры вегетационного периода 0—10°C. С учетом отношения к влагообеспеченности и сухости можно различать хипофиты (напр., стенотермофильная снеговая водоросль *Chlamydomonas nivalis*), психрогигрофиты (*Eriophorum scheuchzeri*), психрогигромезофиты (*Cobresia stenocarpa*), психромезофиты (*Ranunculus albertii*) и психроксеромезофиты (*Dryadanthé tetrandra*). Ср. *микротермо-*

фиты, мезотермофиты и мегатермофиты, а также криптофилы.

Пустынные экосистемы (СССР) — наиболее своеобразные, но сравнительно низкопродуктивные экосистемы резко континентально-го аридного климата. Доминируют низкие ксерофильные, псаммоксерофильные и галоксерофильные полудеревья (выс. до 8 м), полукустарники и кустарники, многие из которых безлистные и мелколистные. Фитоценозы, как правило, не сомкнутые, с небольшим проективным покрытием (20—50%). Биологическая продуктивность фитомассы 0,5—3,0 т/га, а у песчаных кустарниковых, а также саксауловых ценоэкосистем до 20 т/га. Кормовая продукция от 0,5 до 15 ц/га.

Фитофаги: сайга, джейран, грызуны, степная черепаха. **Зоофаги:** волк, шакал, хищные птицы. Консорции у полудеревьев имеют большой процент монофагов.

Почвы бурые, серо-бурые, часто засоленные (карбонаты, хлориды, сульфаты). Пастбища всех сезонов использования.

Радиационная экология (от лат. radiation — излучение) — раздел экологии, изучающий влияние радиоактивных веществ (нуклидов) на организмы, распределение и миграцию нуклидов в ценоэкосистемах (популяциях, биоценотической среде, особенно в почве, биоценозах). Разделяется на радиоэкологию наземных, пресноводных и морских экосистем. См. также *мутационные факторы среды*.

Лит.: Поликарпов Г. Г. Радиэкология морских организмов. М., 1964; Методы радиоэкологических исследований. М., 1971; Тихомиров Ф. А. Действие ионизирующих излучений на экологические системы. М., 1971; Радиобиология и радиоэкология сельскохозяйственных животных. М., 1973; ed. Schultz V., Klement A. W. Radioecology. N. Y., 1963.

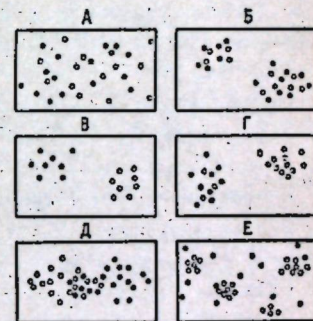
Раздражаемость — способность организмов реагировать на факторы окружающей среды и на состояние своих внутренних органов. Относится как к животным, так и к растениям.

Размер ценоэкосистемы — определяется размерами фитоценоза. Сильно варьирует по величине. Минимальным размером следует считать площадь, пропорциональную высоте доминанта и протяженности его влияния (пертиненции) на внешнюю среду (в частности, ослабление ветра и затенение). Так, минимальный размер сообщества *Picea Schrenkiana* равен поверхности с радиусом, близким к пятикратной средней высоте дерева. На меньших участках сообщество обычно не имеет достаточной выраженности и однородности и

представляет лишь фрагмент ценоза, или парцеллу, в другом фитоценозе.

Размещение (Раменский, 1929), распределение, физиономический гомогенитет (Сукачев, 1927), общественность (Braun-Blanquet, 1928), кучность (Раменский, 1938), узор (pattern: Greig-Smith, 1952) — характер распределения особей и популяций в биоценозе. В значительной мере зависит от биологии видов, в частности способа размножения и расселения, и от условий биоценотической среды — равномерности слоя подстилки, гниющего валежника, некроподиумов. Следует различать диффузное, или равномерное, групповое и пятнистое (клоны вегетативно подвижных растений) размещение. Последнее часто называют контактным. Группы и пятна разных видов могут быть сегрегированными и несегрегированными (рис. 27), при-

Рис. 27. Типы размещения особей двух ценопопуляций растений: А — диффузное несегрегированное (неразобщенное); Б — групповое несегрегированное; В — групповое, сегрегированное; Г — групповое частично сегрегированное; Д — диффузное частично сегрегированное; Е — частично сгруппированное и сегрегированное (Грейг-Смит, 1964)



чем в структуре главного слоя они играют роль *парцелл*, второстепенного — *микроценозов*. Целый ряд беспозвоночных и позвоночных животных нормально может существовать и иметь высокую продуктивность только при групповом размещении («групповой эффект»). Биоценозы с диффузным распределением растений часто называются диффузными, а с контактным — мозаичными.

Нужно иметь в виду, что организмы в биоценозах, или ценоэкосистемах, размещены не только в одной плоскости, но в трехмерном пространстве, в различных биогоризонтах (лишайники, членистоногие, птицы и другие позвоночные). Это касается и водных экосистем.

Размещение исследуют как глазомерно, так и более точными методами: проекций (с определением площадей индивидуумов, групп и пятен), промеров, встречаемости, часто с применением математических методов. Ср. *коэффициент дисперсии, индекс размещения*.

Размножение — способность организмов производить себе подобных, чем обеспечивается сохранение их видов и непрерывность пребывания в биоценозах. Различается размножение бесполое, путем деления особей (напр., у одноклеточных растений), вегетативное — развитием особых органов у растений (луковичек, корневищ, молодых растений, развивающихся на взрослом растении и падающих на землю — вивипария), почкованием у животных (кишечнополостные, губки и др.) и половое — наиболее распространенное. Некоторые виды растений и животных размножаются лишь раз в жизни (монокарпические, как однолетние, так и многолетние растения; многие членистоногие, некоторые виды рыб). Каждый вид имеет свой потенциал размножения. См. *рождаемость*.

Расселение видов — перемещение особей или их диаспор. По отношению к данному биоценозу может являться: эмиграцией — выселением, иммиграцией — вселением в него и миграцией — периодическим удалением и возвращением. Первые два могут быть пассивными (*аллохоры*) и активными (*автохоры*), миграции — только активными.

Растительность, растительный покров — основная часть биоценоза, совокупность фитоценозов, растительных формаций и типов растительности, образуемых ими растительных зон и поясов.

Рациональное использование — см. *природопользование*.

Реакклиматизация (от лат. ге — повторение и акклиматизация) — введение в биоценозы видов, исчезнувших из-за действия катастрофических или антропогенных факторов.

Регрессивные признаки — см. *прогрессивные и регрессивные признаки развития*.

Регрессионный анализ — математический анализ зависимости между средней статистической величиной и другими величинами или факторами, напр. между средней продуктивностью популяции и определенным (-ых) климатического фактора.

Редкие и исчезающие виды животных и растений — виды, имеющие весьма ограниченный ареал или очень редкую встречаемость, а у исчезающих видов — и уменьшение численности особей (иногда лишь вероятность такого уменьшения из-за намеченного освоения территории, занятой видами). Как уникальные продукты эволюционного процесса и ценный генофонд требуют строгой охраны. Значительная часть таких видов из позвоночных животных и высших растений занесена в «Красную книгу СССР» и в такие же книги союзных республик.

Редуценты (от лат. *reducens* — возвращать) — организмы,

превращающие (минерализующие) в процессе своей жизнедеятельности сложные органические вещества мортмассы и отчасти биомассы в простые соединения (CO_2 , H_2O , NH_3 и др.), завершая таким образом возвращение их из сферы биоты в абиотический блок биоценологической среды или во внешнюю среду. Например, целлюлозо-разрушающие и гнилостные бактерии.

Последней ступенью редуцирования является *бактериолиз* — растворение бактериальных оболочек ферментами и выход содержимого клеток в почвенные растворы, затем разложение этих веществ другими бактериями. Большую роль в редукации органических веществ самих бактерий играют бактериофаги, размножающиеся в них и лизирующие их вещества (быть может особый трофический уровень ультраредуцентов).

Резерваты (от лат. *reservo* — сохраняю) — общее название охраняемых территорий — памятников природы, заказников и заповедников.

Рекреационные смены (от лат. *recreation* — отдых) — антропо-динамическая дигрессия состава, структуры и функционирования ценоэкосистем прежде всего из-за сильного уплотнения почвы, уничтожения растений и мелких животных отдыхающими и туристами. Относятся к группе антроподинамических смен.

Рекультивация (от лат. ге — повторение и *cultivo* — обрабатываю) — восстановление почвенного покрова (завоз почвы) или, по крайней мере, планировка поверхности рельефа, нарушенного технической деятельностью человека, способствующая развитию процессов *демутации* биоценозов.

Реликтовые биоценозы — чаще всего обедневшие остатки сообществ прежних эпох. Обычно занимают небольшие территории (напр., биоценозы грецкого ореха в Западном Тянь-Шане).

Реликтовые почвы — почвы, сформировавшиеся в экосистемах прошлых эпох (напр., ферралитные почвы, находящиеся в настоящее время в умеренном, а не в тропическом климате, в условиях которого они возникли), или почвы, погребенные более или менее древними аллювиальными, пролювиальными или эоловыми отложениями (более близкого к нам времени).

Реликты (от лат. *relictum* — остаток) — виды растений и животных, являющиеся мало изменившимися представителями флор и фауны минувших эпох, иногда находясь в некотором несоответствии с современными условиями. Могут занимать как большие, так и небольшие территории (напр., лапина в Закавказье, выхухоль в бассейне р. Урал). Различаются третичные, плейстоценовые и постплейстоценовые реликты.

Рельеф (от франц. relief) — форма поверхности. Может быть положительным (относительно приподнятым, выпуклым) и отрицательным (относительно опущенным, вогнутым). Различаются *макрорельеф*, *мезорельеф*, *микрорельеф* и *нанорельеф*, а также *антропогенный* и *биогеогенный рельеф*.

Реофилы (от греч. rheos — течение и phileo — люблю) — животные быстротекущих рек и прибойной полосы морей. Обычно мелкие (часто только личинки), прикрепленные ко дну, как правило, со сплюснутыми телами (напр., речные мшанки, планарии и однодневки), реже крупные (тоже часто лишь в определенные фазы онтогенеза, напр. проходные рыбы) организмы.

Реофиты (от греч. rheos — течение и phytón — растение) — растения быстротекущих рек или прибойной полосы морей. Часто лентовидной формы (напр., водоросль литодерма) или в виде крепко прикрепленных ко дну кустиков (напр., водяной мох).

Репрезентативность (от франц. representatif — представляющий что-либо) — важнейшее свойство той или иной выборки информации, состоящее в отражении (представлении) ею особенностей всей генеральной совокупности (напр., всей ценопопуляции). О репрезентативности выборки судят по сравнению ее с особенностями всей совокупности выборок, напр. с коэффициентом вариации, средней величиной и пр. См. *статистические методы*.

Репродукционная изоляция — биологические особенности видов, предотвращающие скрещивание близкородственных особей, в частности действительно или потенциально симпатрических популяций. Выражается; напр., в биотопической изоляции (скрещивание не происходит — партнеры не встречаются), этологической (скрещивание не наблюдается), биологической (осеменение не происходит или потомство стерильно). У однодомных растений с обоеполыми цветками наблюдается изоляция в виде протерандрии, когда тычинки созревают раньше пестиков, при протегинии — наоборот. Ср. *устойчивость ценопопуляций*.

Репродукция (от лат. re — повторение и productio — производство) — воспроизводство организмами себе подобных организмов. Различается рождаемость у животных и споровая и семенная продуктивность у растений. Скорость репродукции зависит от *биотического потенциала* вида. Измеряется она числом вновь появившихся особей (ΔN) за единицу времени (Δt). У растений, как и у неживородящих животных, «появившейся особью» считается не семя (и не икра у рыб), а инфантильные особи — всходы (у рыб и амфибий — мальки или «сеголетки»).

Ресурсы природы — использующиеся или лишь резервные бо-

гатства природы. Обычно разделяются на неисчерпаемые (солнечная радиация, вода, теплота ядра Земли, энергия ветра, энергия приливов и отливов) и исчерпаемые ресурсы — богатства недр и экосистем (растительный и животный мир, почвы). Из них недр — невозполнимые, а экосистемы — возобновляемые (хотя и не абсолютно). См. *природопользование*.

Рефлексы (от лат. reflexus — отраженный) — регулируемые центральной нервной системой реакции организма на воздействие факторов внешней среды (и внутренних органов). Одна из форм поведения животных и человека. Одни рефлексы являются безусловными, т. е. наследственно закрепленными, другие условными — возникающими в онтогенезе. По характеру действия могут быть возбуждающими или тормозящими, а по биологическому и экологическому значению — оборонительными, половыми, ориентировочными и пр.

Рефугиум (от лат. refugium — убежище) — участок земной поверхности, на котором определенный вид организма пережил или переживает неблагоприятную для него эпоху.

Ризосфера (от греч. rhiza — корень и sphaira — сфера) — окружающая корни (в радиусе 2—5 мм) почва, характеризующаяся большой биологической активностью: выделением корнями органических веществ (биолинов), обменом анионов и катионов, присутствием корневых волосков и гифов экзоникориз, огромным скоплением микроорганизмов; сфера наиболее активного воздействия растений на почву и почвообразование. Является частью эдасферы, областью биологической активности корневой системы прошлого или настоящего времени (корневые волоски ежегодно пронизывают от 4 до 20% «нового» объема корнеобитаемых горизонтов почвы).

Ритмика жизнедеятельности организмов — циклические колебания, связанные с циклическими ритмами во внешней среде. Различается суточная (циркадная) ритмика, обусловленная сменой дней и ночей, в частности сменой дневной ассимиляционной деятельности на ночную диссимиляционную; фотопериодизм, ритмика растений, а у животных смена часов активной деятельности на часы покоя; годовая ритмика, связанная с сезонами — ранней и поздней весной, ранним и поздним летом, осенью и зимой — феноритмика; цикломорфозы и метаморфозы животных, смена поколений растений; вековая ритмика, связанная с циклами солнечной активности (изменение численности ряда животных, продуктивность озерных организмов и др.). Ср. *биологические часы* и *ценокинез*.

Лит.: Биологические часы: Пер. с англ. яз. М., 1964; Chronobiology. Tokyo, 1974.

Рождаемость — процесс полового возобновления ценопопуляции путем рождения себеподобных. Выражается в численности потомства одной генерации. Зависит от биотического потенциала вида, состояния популяции (в частности от биотического потенциала среды, биотического состава) и биотической среды. Сюда относятся, во-первых, интенсивность откладки яиц (у членистоногих, пресмыкающихся и птиц) или икры (у рептилий и рыб). Эти этапы рождаемости почти не учитываются. Во-вторых, интенсивность рождаемости, т. е. появление проростков и всходов (у споровых и семенных растений), личинок (у членистоногих), мальков (у пресмыкающихся и рыб), птенцов (у птиц), детенышей (у рептилий и млекопитающих). Может быть выражена как $\frac{dNn}{dt}$ или $\frac{dNn}{Ndt}$. Во втором случае рождаемость на единицу популяции. Здесь N — число членов популяции, dNn — прирост потомства, dt — продолжительность времени одной генерации.

Рост популяции — изменение численности ее особей от момента размножения и вселения особей в биоценоз. Определяется как прирост численности в единицу времени (см. индекс роста популяции). Рост популяции может быть выражен J -образной (экспоненциальной) или S -образной (логистической) кривыми роста. В первом случае кривую отражает уравнение $\frac{dN}{dt} = rN$ (с определенным пределом для N), во втором — $\frac{dN}{dt} = rN \frac{k-N}{k}$, где N — численность популяции; dN и dt — изменение численности и времени; r — потенциальный рост, а k — предел роста (рис. 28). Практически кривые имеют массу вариантов, принимающих характер флюктуаций.

Рудеральные организмы (от лат. ruderis — щель) — организмы (антропофилы и антропофиты), заселяющие свалки строительного мусора, напр. дурман, дурнишник, из насекомых — клоп-наземник тощий.

Самоочищение среды — непрерывный процесс биохимической, химической и физико-химической утилизации и обезвреживания веществ, загрязняющих окружающую среду. В значительной мере происходит в связи с переносом их в низменности и водоемы, а также с их транспортом по трофическим каналам экосистем и минерализацией организмами. С середины текущего века самоочищение среды не может полностью обеспечить ее очистку от загрязнения, поэтому возникла необходимость тщательного мониторинга и глобальной системы охраны окружающей среды. См. загрязнение среды и сапробионты.

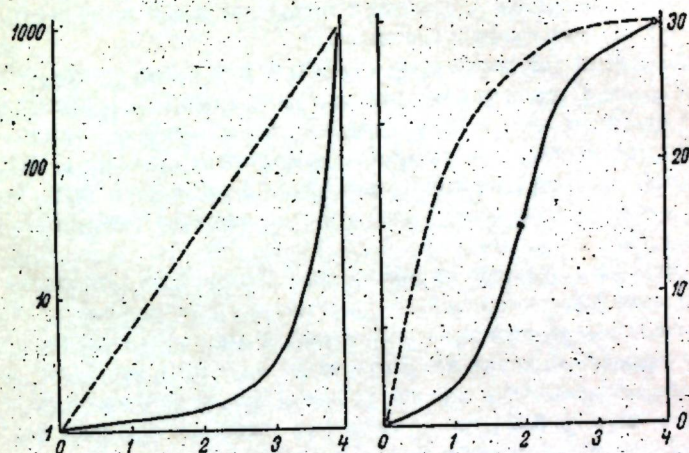


Рис. 28. Два типа роста численности популяций: экспоненциальный (J -образный) рост, в нелимитированных условиях (на левом графике) и логистический (S -образный — на правом). Условная шкала численности на оси ординат справа. Те же данные в логарифмическом выражении (пунктиром по оси ординат слева). По осям абсцисс — время

Сапробионты (от греч. sarpós — гнилой и bios — жизнь) — организмы, обитающие в водах, загрязненных органическими веществами (в основном аэробные и анаэробные бактерии). Используются для биологической очистки вод. Ср. катаробионты.

Сапропель (от греч. sarpós — гнилой и pelós — ил, грязь), гиттия — илстые отложения деструкции органических веществ (лигнино-гумусовых, углеводов, битумов), а также солей кальция, железа, фосфора. Используется в качестве удобрений, а некоторые сапропели — для минеральной подкормки сельскохозяйственных животных.

Сапротрофия (от греч. sarpós — гнилой и trophé — питание) — питание организмов (сапротрофов) органическими веществами мортмассы. Ср. автотрофия и биотрофия.

Сапротрофы — сапротрофные организмы как животные (сапрофаги), так и растения (сапрофиты), питающиеся мортмассой растений (кора деревьев, мертвая древесина, опад, подстилка) и животных

(их трупы, экскременты, различные выделения желез растений и животных). Ср. *автотрофы* и *биотрофы*.

Сапрофаги (от греч. *sapros* — гнилой и *phagein* — есть) — принадлежащие к сапротрофам животные, питающиеся мортмассой растений (термиты, многие другие насекомые и их личинки), в том числе их выделениями (эксистофаги), и животных (трупоеды, или *некрофаги*), их экскрементами (*капрофаги*). Более всего находятся на трофическом уровне (сапро)консументов и частично редуцентов. Ср. *сапрофиты*.

Сапрофиты (от греч. *sapros* — гнилой и *phyton* — растение) — принадлежащие к сапротрофам растения, использующие с помощью выделяемых ферментов для своей жизнедеятельности (питания) мортмассу растений и животных. Более всего это грибы, актиномицеты и бактерии, находящиеся как на уровне (сапро)консументов (значительная часть грибов), так и редуцентов (особенно бактерии, целлюлозоразрушающие миксобактерии, актиномицеты, плесневые и дрожжевые грибы). Ср. *сапрофаги*.

Сбой — до предела выбитое пастбище: травяной покров полностью уничтожен. Необходима *фитомелиорация*.

Световой режим — распределение и изменение интенсивности, поступающей к биоценозам (ценозосистемам) коротковолновой солнечной радиации. На территорию Советского Союза фотосинтетически активной радиации (ФАР) поступает в год от 125 кДж/см² (30 ккал/см²) на Крайнем Севере до 300 кДж/см² (70 ккал/см²) на юге. Поскольку фитоценозы используют на *фотосинтез* лишь 0,2—2% ФАР, они достаточно обеспечены светом. Само его поступление носит циклический характер — в суточной и годовой (или только годовой — за полярным кругом) ритмике.

Световой режим самих биоценозов зависит от плотности их структуры. В сомкнутом (0,9—1,0) дубовом лесу летом под кроны дубов проникает лишь 15% красной части спектра, 5% — желтой и оранжевой, 4% — зеленой и 3% — голубой и фиолетовой. В ряде фитоценозов наблюдается *люминесценция* растений и животных.

Значительные градиенты освещенности и качества света имеют водные биоценозы. Так, в пресной воде на глубине 10 м от красной части спектра остается лишь 2, оранжевой — 8, желтой — 32 и синей — 75%. На глубине 500 м, по существу, остаются лишь фиолетовые лучи. Организмы планктона и детрит значительно рассеивают радиацию. Ср. *тепловой режим*.

Свечение организмов — см. *люминесценция*.

Связующие слои и ярусы — см. *слои викарирующие и корреспондирующие*.

Севообороты — рациональное чередование сельскохозяйственных культур на полях и плантациях, способствующее поддержанию плодородия почв и продуктивности агроценозов. Часто сопровождается мелноративными мероприятиями (удобрение, орошение, осушение).

Сезоны климатические — подразделение года на периоды со своими климатическими особенностями. В умеренном климате обычно выделяется 4 сезона (весна, лето, осень и зима), в фенологии и экологии применяют и более дробное деление: на 6 (ранняя весна, поздняя весна, лето, ранняя осень, поздняя осень и зима) и на 10 сезонов (приближение весны — ранняя весна, полная весна, поздняя весна, начало лета, середина лета, позднее лето, ранняя осень, полная осень, поздняя осень и зима). Даты наступления сезонов, естественно, колеблются.

Сельскохозяйственная экология — раздел экологии, исследующий аутоэкологию сельскохозяйственных растений и животных и *культурценозосистемы*, в том числе плантации и сады. Очень важная отрасль экологии.

Лит.: Ацци Д. Сельскохозяйственная экология: Пер. с итал. яз. М., Л., 1932; Тишлер В. Сельскохозяйственная экология: Пер. с нем. яз. М., 1971; Марков М. В. Агрофитоценология: Казань, 1972.

Сенильные особи (от лат. *senilis* — старческий) — стареющие особи. См. *возрастной состав популяций*.

Сенокосооборот — многолетняя система использования и ухода за сенокосами. В нее входят: годы сенокосения, сроки и годы выпасов, периодического ухода, в частности уничтожения кустарников и сорняков, а из-за регулярного отчуждения фитомассы и поэтому некоторого истощения почв — удобрение сенокосов.

Сенокосы — преимущественно луговые ценозосистемы, продукция (фитомасса) которых регулярно используется человеком для животноводства. Различаются заливные (пойменные), низинные, суходольные и селяные сенокосы. Используются в порядке сенокосооборотов, предусматривающих не только сенокосение и частично выпас, но уход и удобрение.

Сидерация (лат. *sideratio*) — запахивание в почву зеленой массы растений для ее обогащения органическими веществами, особенно азотсодержащими. Сидератами являются заранее высеянные кормовые растения — люпин, донник и другие, преимущественно бобовые травы.

Сидячие животные — большей частью морские, озерные, частично речные животные, прикрепленные к субстрату дна. Сюда относятся: некоторые инфузории, затем гидры, коралловые полипы, часть

многощетинковых червей, мшанки, часть ракообразных (усоногие), некоторые моллюски и морские лилии, асцидии. Сидячий образ жизни привел к развитию разнообразных ловчих щупалец, способности фильтровать воду для улова пищи, к развитию гермафродитизма, а также к появлению твердых (известковых) наружных скелетов.

Симбиоз (от греч. *symbiōsis* — сожительство) — совместное существование организмов (симбионтов) двух или более видов. Носит чрезвычайно разнообразный характер и отличается (в частности, от квартиранства и комменсализма) непосредственными трофическими связями (*биотрофией*). При этом необходимо отличать симбиоз с взаимным использованием биомассы (мутализм), напр. при *микотрофизме*, *альготрофизме* (в частности, у лишайников) и *бактериотрофизме*, и симбиоз лишь с односторонним ее использованием, возмещаемым не трофическими путями, напр. при мирмекофилии — симбиозе муравьев и растений (растение производит особые «тельца Белта», служащие пищей муравьям, а они защищают растения от насекомых-листогрызов). Ср. *паразитизм* и *хищничество*.

Синантропы (от греч. *syn* — вместе и *antropos* — человек) — см. *антропофиты* и *антропофилы*.

Симбиология (от греч. *syn* — вместе и *biologia*) — раздел экологии и биоценологии, исследующий биологию и физиологию ценобионтов, их *биотические взаимоотношения*.

Синдинамика (от греч. *syn* — вместе и *динамикa*) — динамика биоценозов, их изменчивость в связи с периодическими изменениями внешней среды (*ценокинез*), формированием в порядке сукцессий (*синценогенез*) и эволюцией (*биоценогенез* и *биотоценогенез*).

Синдинамические сукцессии, или смены, генетические сукцессии (Сукачев, 1964) — смены сообществ, при которых их возникновение и развитие происходят на лишеной растительности и не имеющей биоценологической среды поверхности. Состоят из поселения пионерных видов и чередования целой серии *проценозов* до становления *биоценоза*. По характеру среды, на которой возникает первый проценоз (колония), различаются серии на глинистом субстрате (*Geosere*), песчаном (*Psammosere*), каменистом (*Lithosere*), а также вулканическом пепле (*Cinosere*) и в водной среде (*Hydrosera*).

Синморфология (от греч. *syn* — вместе и *морфология*) — отдел биоценологии, исследующий обусловленное доминирующими организмами и внешней (в том числе биоценологической) средой структуру *биоценозов* — их *биогоризонты*, *слои* и *ярусы*, распределение биомассы, мортмассы и гумуса, *видовой состав*, *размещение* и *численность популяций*.

Синийкия, *синэкия* — см. *квартиранство*.

Синузия (от греч. *syn* — вместе и *usus* — использование; Hants, 1918) — совокупность находящихся в биоценозе популяций, принадлежащих к видам одной и той же *экобиоморфы* (по Гамсу, «одной жизненной формы» — его «синузия 2°»). Может состоять из одной популяции (напр., синузия *Turpha angustifolia*) или из нескольких (напр., синузия эфемеров). В приведенных примерах синузия совпадает со *слоем* (понятие синморфологическое), что бывает далеко не всегда (напр., синузия эпифитных лишайников, сапрофитных растений, грибов, синузий насекомых и других животных).

Синхорология (от греч. *syn* и *choros* — место, пространство; Braun-Blanquet, 1951) — раздел биоценологии о географии биоценозов, фитоценозов (*ареалы* ценобионтов, географические элементы биоты, *комплексность*, *зональность*, *районирование* биоценозов).

Синценогенез (от греч. *syn* — вместе, *κοινός* — общий и *genesis* — рождение; Быков, 1970), *сингенез* (Сукачев, 1950) — процесс формирования биоценозов, особенности которых не отличают их от уже существующих типов биоценозов, фитоценозов, или ассоциаций. Одно из проявлений синдинамики биоценозов. Обусловливается и обеспечивается различными факторами: находящейся у ценобионтов генетической информации (ср. *авторегуляция*), размножением и миграцией организмов, *отбором экотопическим* и *биоценологическим*. Происходит одновременно с формированием биоценологической среды. Начинается синценогенез с возникновения проценозов и протекает в последовательной их смене, или *сукцессии*.

Синэкология (от греч. *syn* — вместе и *экология*; Schröter, Kirchner, 1896) — отдел фитоценологии и биоценологии (Du-Roielz, 1921; Braun-Blanquet, 1928), исследующий (в отличие от *аутэкологии*) взаимоотношения *синузий* и сообществ с *внешней* и *биоценологической средой*, их *средообразующую роль* (*медиопатию*), происходящие в синузиях и сообществах физиологические процессы, в частности фотосинтез, дыхание и транспирацию. Ср. *индикационная геоботаника* и *аутэкология*.

Склерофиты (от греч. *sclerós* — твердый и *phytón* — растения), склероморфные растения с сильно развитыми механическими тканями (склеренхима, либриформ), жестколистностью, иногда повышенным удельным весом древесины. Сюда относятся: склерогифрофиты (напр., тростник), склеромезофиты (дуб черешчатый), многие склероксерофиты (фисташка), особенно полукустарники (боялычи, эбелек).

Слой (лат. *strues* — слой; Быков, 1960) — основная структурная, а вместе с тем экологическая и энергетическая часть биоценоза, образованная популяцией доминанта, субдоминанта или кондо-

минантов одной и той же экобиоморфы (с сопутствующими популяциями других видов тех же экобиоморф). Господствует на всем протяжении возможной или фактической сомкнутости особей, т. е. от верхней части верхнего до нижней части нижнего яруса. Различаются слои: конституционные, или основные (eustrues: слои деревьев, кустарников, трав, мхов и лишайников), эдафические, или внутрипочвенные (edaphostrues — слои, создаваемые грибами, микробами), выполняющие (fustrues — слои планктонных организмов). Важно различать также главные (verstrues) и второстепенные (substrues) слои. Первые построены доминантами или кодоминантами, вторые субдоминантами. Кроме слоев, находящихся в обычном устойчивом состоянии, они могут быть регенеративными (из подрастающих особей) и сукцессивными (появляются в связи с сукцессией). При сравнении и классификации сообществ необходимо выделять слои *викарирующие* и *корреспондирующие*. По горизонтали слои расчленяются на *ярусы* и *биогоризонты*, а по вертикали — на *парцеллы* (рис. 29).

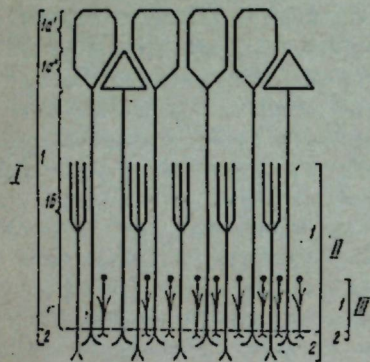


Рис. 29. Слой (I, II, III), ярусы (1, 2), пологи и биогоризонты (1а, 1б) надземного яруса главного слоя

Слой *викарирующие* (от лат. vicarius — заменяющий) — общие по очень близкой экологии доминантов или субдоминантов слои в сообществах различных ассоциаций, напр. слой орляков в ассоциациях *Quercus robur* — *Pteridium aquilinum* и *Castanea sativa* — *Pteridium tauricum*. Как и слои *корреспондирующие*, могут служить для объединения ассоциаций в *ингрегации*. *Викарирование* ассоциаций по главным слоям позволяет вычленять *конгрегации*.

Слой *корреспондирующий* (от нем. korrespondieren — соответствовать) — общий слой в сообществах различных ассоциаций, напр. слой *Struthiopteris filicastrum*, развивающийся в ассоциациях *Pterocarya pterocarya*, *Quercus robur*, *Fagus orientalis*, *Acer velutinum* и др. Позволяет объединить эти ассоциации в одну *ингрегацию*. Те ассоциации, которые имеют *корреспондирующим* главный слой, составляют одну *формацию*, напр. *Pinus silvestris-Cladonia*

alpestris, *Pinus silvestris-Pteridium aquilinum* принадлежат к формации *Pineta silvestris*.

Слой *связующие* — см. *слои викарирующие* и *слой корреспондирующий*.

Смены — изменение растительного покрова путем чередования проценозов при синценогенезе — см. *сукцессии*.

Смертность — сокращение численности особей в ценопопуляции из-за их гибели. Может иметь катастрофический характер, при котором плотность популяции почти не имеет значения (напр., при резком заморозке) и ординарный характер, когда действие внешних факторов на смертность при увеличении плотности популяции может постепенно или на некотором этапе и резко усиливаться. Ср. *рост популяции*.

Смог (от англ. smog — туман с дымом) — сильное загрязнение воздуха (в больших промышленных городах) в виде аэрозолей с дымом, газам и туманом, или только с дымом и газами, крайняя и опасная степень загрязнения атмосферы (5 декабря 1952 г. смог в Лондоне окончился смертью 4 тыс. жителей).

Снежный покров — слой снега на поверхности почвы. Имеет большое экологическое значение, так как регулирует термический режим почвы в зимнее время, сильно снижая ее промерзание, особенно в лесных экосистемах, где он более рыхлый и равномерный. Имеет большое *альbedo* (70%). Является резервом влаги для весеннего сезона.

Созологическая экология (от греч. sózo — охранять), созология (Goetel, 1965), созиэкология — отрасль общей экологии, разрабатывающая научные основы охраны экосистем, биоценозов, отдельных популяций растений и животных.

Лит.: Банников А. Г., Рустамов А. К. Охрана природы. М., 1977; Лаптев И. П. Теоретические основы охраны природы. Основы созологии, Томск, 1975; Красная книга СССР. М., 1978; Caldwell I. In defense of Earth. International protection of the biosphere. London, 1972.

Солевой режим — динамика состава и миграций солей в почвах ценоэкосистем. Заключается в приносе солей, в частности *инпульверизацией*, растворении солей, находящихся в кристаллическом состоянии, и, наоборот, — в выпадении солей из растворов, потребление солей из растворов растениями и отчасти почвенными организмами, возвращение их с опадом, циклические вертикальные миграции солей, перенос солей в иллювиальные горизонты при почвообразовании, вынос солей из системы поверхностными и грунтовыми водами, а также *экпульверизацией*. Может быть нарушен *загрязнением среды*.

Соленость почв и водных бассейнов — количество солей, выраженное в граммах на 1 кг почвы или воды (иногда в %). Соленость почв варьирует в больших пределах — от совершенно пресных до солончаков с очень высокой концентрацией легко растворимых солей. Водоёмы по своей солености тоже могут быть пресными (от 0,01 до 0,5 г, или 0,5‰), солоноватыми (0,5—16), солёными (16—47) и сверхсолёными. Даже в солёных (27‰) могут существовать некоторые водоросли (*Artemia salina*).

Солестойкость — способность растений и животных переносить засоление среды обитания. У растений сопровождается поглощением солей для увеличения осмотического давления, необходимого для продолжения обмена веществ, или повышенным накоплением в клетках сахаров и органических кислот. Некоторые растения не только в избытке поглощают соли, но и выделяют их через особые поры. У *галофитов* осмотическое давление может превышать 100 атм (более $125 \cdot 10^5$ н/м²). См. *галофильность*.

Сомкнутость растений в биоценозах — степень использования ими пространства. Различается горизонтальная сомкнутость крон или корневых систем в ярусах или биогоризонтах, и вертикальная сомкнутость самих ярусов и биогоризонтов. Выражается в процентах.

Сообщества — см. *биоценозы*.

Сопряженность — см. *ассоциированность*.

Сорные виды — виды растений и животных, засоряющие агроценозы. Могут быть как местными (напр., пырей на полях ржи), так и завезёнными (амброзия полыннолистная, колорадский картофельный жук). Для предотвращения проникновения сорных видов последней группы существует строгий контроль Государственной карантинной инспекции.

Сосущая сила — величина превышения осмотического давления внутри клетки над тургорным давлением напряжённой клеточной оболочки. Чем больше разность между ними, тем больше сосущая сила, которая обеспечивает поступление в клетку питательных веществ из воды или почвенных растворов. Наибольшую сосущую силу имеют литофитные водоросли — более 150 атм ($165 \cdot 10^5$ н/м²), галоксерофитные полукустарники — до 100 атм ($> 100 \cdot 10^5$ н/м²), наименьшую — гидрофиты — 1—5 атм (до $5 \cdot 10^5$ н/м²).

Социальные факторы и экология — увеличивающиеся антропогенные изменения внешней, или окружающей, среды сделали экологию наукой, в исследованиях которой заинтересовано все человечество. *Экологические кризисы*, перед которыми оказались народы и природа ряда регионов планеты, являются прямым следствием монополистического капитализма (империализма), подчинившего интересам

безудержной жажды меньшинства благополучие народов и сохранность ресурсов природы. Более того, международная политика империализма поставила человечество и всю биосферу перед угрозой уничтожения. Выход из такой ситуации один — атомное разоружение, мирное сосуществование, всемирное ограничение загрязнения среды, международный контроль за ее состоянием. А самое радикальное — переход к бесклассовому общественно-экономическому формациям с общественной собственностью на средства производства.

Социация (от лат. *sociatio* — объединение: Du-Rietz, 1929) — объединение фитоценозов, отличающихся общим второстепенным слоем. Входит в ассоциацию. Термин широко используется геоботаниками. Должен заменить ставшее распространенным узкое понимание ассоциации.

Социологизация (от социологии) — методологически ошибочное рассмотрение биоценоза, биоценологических связей и биоценологической среды в свете отношений, существующих в человеческом обществе.

Сплавина — см. *плавина*.

Среда, окружающая среда — условия обитания и обмена веществ и энергии организмов, их совокупностей с окружающим миром. Нужно различать и н т р а л ь н у ю (внутреннюю) — среду эндопаразитов и эндокомменсалов, живущих внутри других организмов; э к з а л ь н у ю (цензулярную) — среду эпиконсортов, комменсалов, живущих на теле других организмов в их внешнем покрове (пух, перья, волос, листва); б и о ц е н о т и ч е с к у ю — среду ценобионтов, созданную всей биотой биоценоза; в н е ш н ю ю среду, находящуюся за пределами биоценозов.

Средообразование — совокупность совершаемых организмами биоценозов (всей биотой) метаболических процессов, ведущих к образованию биоценологических сред, к поддержанию их в устойчивом состоянии. См. *медиопатия*.

Стабильность фитоценозов — см. *устойчивость биоценозов*.

Стадо: 1) постоянная или временная группа (популяция) передвигающихся млекопитающих; 2) группа сельскохозяйственных животных (агропопуляция), сформированная для выпаса или откорма (гурт, отара, табун).

Статистические методы (в экологии и биоценологии) — методы вариационной статистики, позволяющие исследовать целое (напр., фитоценоз, популяцию, продуктивность) по его частным совокупностям (напр., по данным, полученным на учетных площадках) и оценить степень точности получаемых результатов. К статистическим методам примыкают и другие математические методы, в частности *факторный анализ*.

Лит.: Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1967; Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., 1964.

Стация (от лат. *statio* — стояние), биотоп — постоянное или временное (дневное, ночное, сезонное) местообитание особи, семьи, популяции или вида животных. Может совпадать с биоценозом, парцеллой, микроценозом, эдасферой и ее частями. Термин, близкий к *нише*.

Стая — временная популяция рыб или птиц, поддерживающих взаимный контакт и действия.

Стенобатные организмы (от греч. *stenós* — узкий и *báthos* — глубина) — водные животные и растения, обитающие лишь на некоторой глубине, особенно обитатели морского дна. Ср. *эврибатные организмы*.

Стенобионты (от греч. *stenós* — узкий и *bios* — жизнь) — организмы с узкой экологической адаптированностью, способные существовать лишь при относительно постоянных условиях среды. Являются хорошими индикаторами соответствующих условий. Ср. *эврибионты*.

Стеногалинные животные (от греч. *stenós* — узкий и *hálinos* — соленый) — водные животные, не выдерживающие значительных колебаний солености воды. Большинство обитателей океанов и морей. Ср. *эвригалинные животные*.

Стенотермофилы (от греч. *stenós* — узкий и *thermé* — тепло) — животные с узким диапазоном термофильности; напр., рачок *Coripia mirabilis*, обитающий при температуре от 23 до 29°. Ср. *эвритермофилы*.

Стенотопные организмы (от греч. *stenós* — узкий и *tópos* — место) — растения и животные, обитающие в однотипных условиях, напр. альдрованда (в пресных водоемах), меловая смолевка (меловые останцы), тонкопалый суслик (песчаная пустыня), оляпка (горные реки). Ср. *эвритопные организмы*.

Степные экосистемы (СССР) — экосистемы аридного континентального климата с доминированием ксерофильных узколистных злаков (ковыли, овсецы, типчак). Субдоминанты — разнотравные виды, а в наиболее континентальных областях и редкостоящие низкие ксерофильные кустарнички (виды родов *Caragana*, *Spiraea hypericifolia*). Фитоценозы неполной и реже полной сомкнутости (60—100%). Биологическая продуктивность фитомассы от 50 до 90 ц/га (50—80% в почве). Кормовая продукция 5—12 ц/га. Фитофаги: сайгаки, сурки, суслики и насекомые. Зоофаги: волк, лисица, хищные птицы. Консорции доминантов не отличаются обилием консортов. Почвы:

черноземы и каштановые, часто солонцовые. Пастбища весеннего, летнего и осеннего использования, сенокосы.

Сточные воды — загрязненные воды, использованные на промышленных предприятиях, в коммунальном и городском хозяйстве. В соответствии с этим подразделяются на промышленные, бытовые и поливные (включая дождевую воду, стекающую по улицам и аркам населенных пунктов). Один из крупных источников загрязнения окружающей среды. См. *очистка сточных вод*.

Стресс (от англ. *stress* — давление) — необычно большое действие какого-нибудь фактора на организм, ведущее к его резкой реакции (напр., листопад, вызванный резким заморозком; «медвежья болезнь» при внезапном испуге этого зверя) или даже к увеличению смертности в популяциях.

Структура биоценозов как ценоэкосистем — их видовой состав (в том числе *цено типы, популяции*), размещение особей (в том числе *парцеллы, микроценозы, слои, ярусы, биогоризонты*, их сомкнутость и мощность), общее распределение *биомассы*, характерные черты *биоценотической среды* (в том числе распределение *морфмассы и гумуса*). Обуславливает особенности *биоценологических и трансбиоценологических взаимоотношений* организмов и весь облик биоценозов (их *аспект*).

Субассоциация (от лат. *sub* — под и ассоциация) — экологический вариант ассоциации. А. П. Шенников (1964) различает субассоциации климатогенные (напр., асс. лишайникового бора на Кодьском полуострове и в степной зоне), эдафогенные (напр., изменение рельефа) и региональные (напр., варианты ассоциации в сообществах, находящихся в разных провинциях). В том случае, когда в системе таксонов кроме ассоциации пользуются и социацией, экологические варианты последней можно называть субсоциациями.

Субдоминанты и субкондоминанты (от лат. *sub* — под и доминанты) — виды растений, доминирующие во второстепенных слоях. Один из цено типов. Субдоминанты доминируют в единственном числе, а субкондоминанты — в числе нескольких видов. Могут быть *коннекторами, патулекторами и дензекторами*. Субдоминант и доминант (главного слоя) обычно принадлежат к разным экобиоморфам.

Субординация (от лат. *sub* — под и *ordinatio* — приведение в порядок) — соподчинение, особенно субординация таксономических единиц (напр., формация, ассоциация, социация). Может использоваться наряду с *ординацией*; напр., ассоциации внутри формации могут представлять ординационный ряд.

Субформация (от лат. *sub* — под и формация) — вариант формации, который может, как и субассоциация, иметь климатогенный

(напр., бореальные и неморальные ельники), эдафогенный (напр., песчаные и глинистые белопопынники) и региональный (напр., бетпак-далинские и устюртские серопопынники) характер. Иногда субформации выделяют по генетическим различиям внутренних слоев сообществ (напр., бореальные ельники с *Oxalis acetosella*; субполярные с *Betula papyra*; Корчагин, 1945).

Суккулентность (от лат. *succus* — сок) — морфологические, анатомические и физиологические особенности суккулентов, отличающиеся сильным развитием водоносной паренхимы листьев и стеблей или только стеблей (редукция листьев), и только листьев; толстой кутикулой эпидермиса с небольшим числом устьиц, сравнительно низким осмотическим давлением, частой галофильностью. Особенно развита у растений, произрастающих на почвах с хлоридным и сульфатным засолением. Показателем суккулентности является отношение количества воды в тканях растений (в г) к их поверхности (в дм^2).

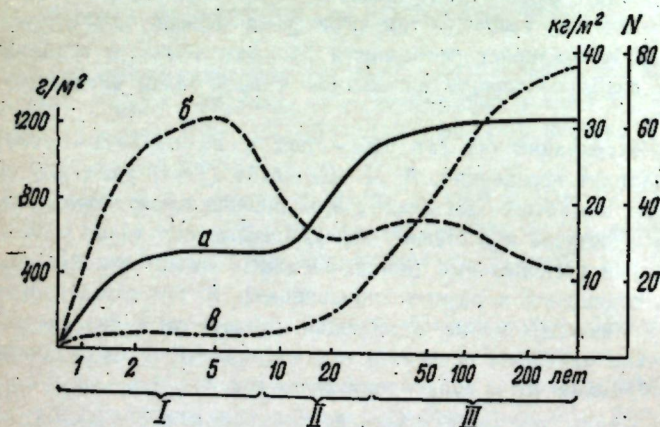


Рис. 30. Демутационная сукцессия дубово-соснового леса (штат Нью-Йорк): I — стадия травяная; II — кустарниковая; III — древесная; а — чистая продукция (шкала слева); б — разнообразие видов (их число на 0,3 га; шкала справа); в — биомасса (шкала справа: Уиттекер, 1980)

Суккуленты — растения с сочными мясистыми надземными органами, в которых запасается влага; засухоустойчивы и жаростойки. Различаются стеблевые (напр., *Halostachys caspica*) и листовые (*Suaeda physophora* и *Sedum albertii*) суккуленты. Относятся к мезофитам (как названный *Sedum*), ксерофитам (*Orostachys spinosa*),

галоксерофитам, галомезоксерофитам, реже к галомезофитам. См. *ксерофиты, мезофиты*.

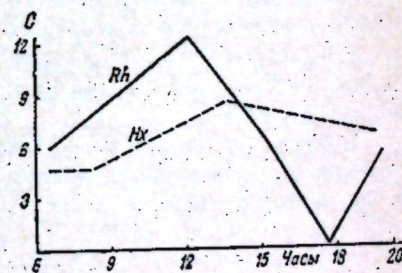
Сукцессии (от лат. *successio* — преемственность: De-Luc, 1806), смены — самоуправляемый процесс синеценогенеза; происходящее в виде смены *проценозов* (различной сложности) формирование, восстановление (демутация) и развитие биоценозов и ценоэкосистем.

По мере развития сукцессий, как правило, происходит увеличение числа видов (рис. 30), усложнение *трофических сетей*, удлинение и усложнение круговоротов веществ, увеличение мортмассы и связанных с нею *трофических каналов*, коэффициент *трофности* в системе стремится к единице. Сукцессии в порядке повышения их сложности разделяются на *синдинамические*, *экзодинамические* и *ценодинамические*. Особое положение занимают *антроподинамические смены*. При развитии микроценозов происходят *микросукцессии*.

Лит.: Александрова В. Д. Динамика растительного покрова. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3; Clements F. E. Plant succession and indicators. N. Y., 1928.

Суточная ритмика, циркадная ритмика — регулярно происходящие в ценоэкосистемах изменения ритмов действия различных фак-

Рис. 31. Суточная динамика фотосинтеза (в мг углерода на 1 г фотосинтезирующей биомассы в час — по оси ординат) ксеромезофильного эфемероида ревеня (*Rheum tataricum* — Rh) и ксерофильного полудерева саксаула (*Haloxylon aphyllum* — Hx) в фазы их цветения. По шкале абсцисс — часы дня (Шабанова, 1981)



торов (солнечной радиации, температуры, влажности и пр.) и ритмов деятельности ценопопуляций (дыхания, фотосинтеза, транспирации, движения, питания растений, животных, микроорганизмов: рис. 31).

Суховей — непродолжительные (несколько суток) ветры с высокой температурой (20—25°), низкой относительной влажностью (30—35%) и большим дефицитом влажности (>20—22 мбар, или 2000—2200 н/м^2) воздуха. Летом наносит большой ущерб урожаю полей,

пастбищ и сенокосов в степной и пустынно-степной зонах. Ср. *засухи*.

Сухостой — сухие кроны мертвых, но не упавших на почву деревьев — *отпад*. Относится к мортмассе ценоэкосистем.

Сходство биоценозов — флористическое и фаунистическое сходство. Выявляется при анализе списков видов сообществ. Выражается в виде коэффициентов сходства. А. Н. Константинов (1967) предложил следующие формулы для вычисления абсолютного и относительного сходства:

$$K = \frac{2(a+b+c+\dots+n)}{A_1+A_2+B_1+B_2+C_1+C_2+\dots+N_1+N_2}$$

$K_0 = a+b+c+\dots+n$, где $A_1, A_2, B_1, B_2, C_1, C_2, \dots$ — количество особей того или иного вида в первом и втором ценозе; a, b, c, \dots — количество «общих» особей тех же видов.

Сциофиты (от греч. *skia* — тень и *phytón* — растение) — тенелюбивые растения, т. е. являющиеся сциомезофитами (напр., *Oxalis acetosella*).

Таксация (от лат. *taxatio* — оценка) — определение запаса растительной продукции или продуктивности сообществ, в частности объема деревьев, запаса и прироста древесины (лесная таксация).

Лит.: Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора, 2-е изд. М., 1965; Анучин Н. П. Лесная таксация. 3-е изд. М., 1971.

Таксисы (от греч. *táxis* — расположение) — активные движения свободно передвигающихся микроорганизмов под влиянием раздражения внешних факторов: света (фототаксис), тепла (термотаксис), воды (реотаксис) и химических элементов (хемотаксис) и др. Эти движения могут быть как по направлению к раздражителю, так и от него. Ср. *тропизмы*.

Таксоны (от греч. *táxis* — порядок, расположение), таксономические единицы — группа каких-либо объектов и их объединения в более крупные единицы, напр. организмов в популяции, виды, роды, семейства, вплоть до биоты планеты; биоценозов в их ассоциации, формации, группы формаций, вплоть до биома планеты; ценоэкосистем в конгрегационные экосистемы, фратриационные экосистемы, вплоть до биостромы Земли.

Телеметрия (от греч. *téle* — далеко и *metréo* — измеряю), теледетекция — дистанционное получение информации об экосистемах,

их состоянии и других особенностях с помощью специальной телеметрической аппаратуры, установленной на самолетах и спутниках.

Телергоны (от греч. *téle* — далеко, *vadálē* — действие: Киршенблат, 1957), феромоны (Karlsón, Lüscher, 1959) — выделяемые (обычно железами) животными биолитины самого разнообразного состава и действия. См. *гомотелергоны* и *гетеротелергоны*.

Температура (от лат. *temperatura* — соразмерность) — физическая величина, показывающая положение термодинамического равновесия системы. Изменяется в градусах Цельсия ($^{\circ}\text{C}$) от температуры кипения воды при давлении, равном 760 мм рт. ст. (0°C). Абсолютная температура, согласно Международной системе единиц, измеряется от абсолютного нуля ($-273,15^{\circ}$) и выражается в *кельвинах* (1 кельвин равен 1°C), напр., $+20^{\circ} = 293,15$ кельвинов.

Тепловой режим ценоэкосистем — характер изменений количества поступающей длинноволновой солнечной радиации. На территории СССР тепловая радиация колеблется в больших пределах: на широте $50-60^{\circ}$ ее баланс на уровне биоценозов равен 125 кДж/см^2 (30 ккал/см^2), на 45° — 184 кДж и на широте $30-40^{\circ}$ — около 243 кДж/см^2 (58 ккал/см^2) в год. При этом внутренняя теплота парообразования и теплота, тратящаяся на эвапотранспирацию, равна $79,5$ в первом и 100 кДж/см^2 в последнем случае ($14,22$ и 24 ккал/см^2), а тепло, уносимое турбулентными потоками воздуха — $67, 91$ и $142,0 \text{ кДж/см}^2$ ($16,2$ и 34 ккал) в год.

Особенно сильный теплообмен происходит в самые деятельные летние сезоны, и в основном в верхнем фотосинтетическом биогоризонте (в пустынях у поверхности почвы), где большие альbedo и поглощение тепла растениями. Там же наиболее сильная суточная ритмика теплообмена. Наоборот, у поверхности почвы в хорошо в структурном отношении развитых ценоэкосистемах суточная ритмика умереннее. В почвенных биогоризонтах тепловой режим в значительной степени зависит от теплопроводности почв. Здесь суточная ритмика затухает на глубинах около 50 см , а годовая — около 3 м (рис. 32).

В различных экосистемах тепловой режим и баланс имеют свои особенности. Так, если в лесах наибольшее значение имеет транспирационный теплообмен, то в песчаных экосистемах — почвенный. Во всех случаях теплообмен, в процессе общего обмена энергии, при метаболизме играет небольшую роль ($1-5\%$). В водных экосистемах постепенно понижаются температура (до $+7^{\circ}\text{C}$) и теплообмен по мере увеличения глубины, но очень сильно колеблется температура на поверхности водоемов, морей, океанов.



Рис. 32. Тепловой режим и баланс кермекового (*Limonium*) сообщества в сентябре 1958 г. (Голодная степь): 1 — радиационный баланс; 2 — эвапотранспирация; 3 — турбулентный теплообмен; 4 — теплообмен почвы. По оси ординат — энергия в джоулях на 1 см² в сутки, по оси абсцисс — дни сентября (Минаева, 1965)

Теплоемкость — свойство веществ поглощать тепло. Выражается в количестве тепла, поглощаемого веществом при его нагреве на 1°C. Теплоемкость воды около 1 кал/г, или 4,2 Дж/г. Теплоемкость почвы (при 14,5—15,5°C) колеблется (от песчаных до торфяных почв) от 0,5 до 0,6 кал (или 2,1—2,5 Дж) на единицу объема и от 0,2 до 0,5 кал (или 0,8—2,1 Дж) на единицу массы (г).

Теплопроводность — скорость перехода тепла от более к менее нагретой части вещества. Теплопроводность воздуха 0,00005, торфа 0,00027, суглинка 0,00033, песка 0,00047 и воды 0,00140 кал/с через 1 см² вещества (0,00021, 0,00113, 0,00149, 0,00197 и 0,00586 Дж/с соответственно).

Термогенные бактерии (от греч. *thérma* — тепло и *génesis* — рождение) — бактерии, выделяющие в процессе своей жизнедеятельности большое количество тепла и нагревающие окружающую их среду (до +70—80°C). Размножаются в богатых органическими веществами торфе, навозе, сене, причем наиболее интенсивный рост их популяций происходит при 50°C и выше. Иногда вызывают «само-возгорание» органических веществ. К термогенным бактериям относятся, напр., *Thermos aquaticum*.

Термофилы (от греч. *thérme* — тепло и *philéo* — люблю) — теплолюбивые, с высокой термофильностью животные, напр., жирафа или stenotherмный (от 23 до 29°C) рачок *Copilia mirabilis*. Ср. *криофилы* и *эвритермофилы*.

Термофильность (от греч. *thérme* — тепло и *philéo* — люблю) — отношение организмов к теплу. Различаются пойкилотермные

организмы с температурой тела, зависящей от окружающей среды и в гораздо меньшей степени — от внутреннего теплообмена (все растения, микроорганизмы, холоднокровные животные) и гомойотермные, которые имеют регуляцию внутреннего теплообмена и более значительный теплообмен с внешней средой; некоторые из них наряду с устойчивой температурой имеют периоды с ее значительными колебаниями (у летучих мышей во время сна, у млекопитающих во время спячки — гетеротермные животные). Среди пойкило- и гомойотермных животных различают эвритермные (с низким термальным минимумом и высоким максимумом активной деятельности) и стенотермные (с узким интервалом этих параметров). Независимо от этого (преимущественно среди стенотермных организмов) различают среди растений *психрофиты*, *микротермофиты*, *мезотермофиты* и *мегатермофиты* (в том числе термогенные бактерии). А среди животных *криофилы*, *термофилы* и *эвритермофилы*.

Термофиты — теплолюбивые растения. См. *термофильность*.

Терофиты (от греч. *theros* — лето и *phýton* — растение) — однолетние монокарпические травы. Ср. *экобиоморфы*.

Территориальность (лат. *territoria* — земельное пространство) — основные формы использования территории и акватории особями того или иного вида животных и растений. Нужно различать *планктонную* территориальность, свойственную микроорганизмам, находящимся во взвешенном (одноклеточные организмы) состоянии; *стабильную* территориальность неподвижных организмов (растения и сидячие животные); *оседлую* территориальность подвижных животных (не контролирующих свою территорию, которая может частично перекрывать территории соседних семей или групп животных, и строго охраняющих свою территорию, хотя бы в периоды размножения); *номадную* территориальность кочующих животных (охраняющих свою территорию только в период размножения и охраняющих всю территорию выпаса или охоты). Территориальность, особенно оседлая и номадная, имеет большое значение для регуляции численности организмов.

Техногенные смены — смены биоценозов, вызванные средствами той или иной индустрии — загрязнением отходами производства, напр. SO₂ или радиоактивным излучением (смены дигрессионного направления), созданием необычных грунтовых поверхностей («хвостов» и рекультивированных земель) — смены демутиационного направления, часто с применением мелиоративных мер для их убыстрения. Относятся к антроподинамическим сменам.

Тип биоценоза — см. *ассоциация*.

Тип леса — совокупность участков леса, принадлежащих к одному типу ценозосистем, т. е. состоящая из сходных биоценозов во главе с доминирующей (-ими) ценопопуляцией, имеющей устойчивый возрастной состав, четко выраженную ярусную структуру, один и тот же тип почв, сходную флору и фауну, а также один и тот же характер восстановительных смен. Принадлежащие к одному типу участки леса имеют сходный поток энергии и круговорот веществ, близкую продуктивность (запас древесины). Исключение составляют лишь участки леса, находящиеся на какой-либо сукцессионной (возрастной) стадии развития ценозосистемы, но которые, несмотря на сильные отличия своего состава, должны относиться к тому же типу в качестве сериальной модификации.

Тип пастбища — объединение тождественных или близких (по составу, кормовым качествам, характеру почв) пастбищных ценозосистем, которые могут быть как однородными (тип пастбища соответствует ассоциации или ее варианту, иногда группе ассоциаций), так и неоднородными, комплексными (тип пастбища соответствует типу комплекса ассоциаций или конассоциаций). Включает производные (кратковременные) модификации пастбищ, вплоть до катаценозов. Типы пастбищ объединяются в группы пастбищ.

Тип почвы — основная таксономическая единица в классификации почв СССР, объединяющая почвы, развившиеся в условиях сходного минерального (солевого), водного и теплового режимов, относящиеся к одному типу ценозосистем (со сходными растительностью и поступающей в опад мортмассой), имеющие одинаковую структуру генетических горизонтов и одинаковое плодородие. Типы почв разделяются на подтипы (виды почв) и далее вплоть до почвенной единицы, соответствующей конкретной ценозосистеме (*полипедону*).

Тип пояса — свойственное горной стране чередование поясов растительности и почв. Лучше всего проявляется на основном макроклине («макросклоне») горного хребта.

Тип растительности — совокупность формаций (или их классов), доминанты которых относятся к одной и той же биоморфе или экобиоморфе. В первом случае обычно понимаются широко (напр., летнезеленые леса), во втором — уже. При этом, как и другие таксоны (напр., ассоциации), типы растительности неравноценны по своему положению в общей классификации растительного покрова и по удельному значению в биостроме. Одни из них объединяют некоренные формации (напр., тип нимфейной растительности — *Nymphaeobosa*), другие — коренные, или зональные (напр., тип ксерофильной злаковой растительности — *Stepoherbosa*).

Тип сенокоса — объединение сенокосов, тождественных по составу и качеству травостоя.

Токсины (от греч. *toxikón* — яд) — белковые и полипептидные вещества, входящие в состав некоторых биологов, особенно телергонов — ядов змей, пауков, насекомых, которые могут вызывать угнетение физиологических функций и гибель животных и растений. Организмы, выделяющие токсины, используют их для защиты и добычи пищи. Токсины бактерий вызывают целый ряд заболеваний животных и человека.

Толерантность (от лат. *tolerantia* — терпение), экологическая валентность, преферендум — адаптированность видов к условиям среды. Виды имеют различную амплитуду толерантности и делятся на *стенобионты* (с узкой амплитудой толерантности) и *эврибионты* (с широкой). Лишь толерантные виды образуют стабильные, особенно климаксовые, ценозосистемы.

Торф (от нем. *Torf*) — в разной степени разложившаяся мортмасса растений болотных и болотно-подзолистых почв идет очень медленно, почему происходит депонирование органических веществ и энергии. На сфагновых (верховых) болотах накопление торфа может происходить тысячелетиями. Мощные торфяные запасы таких экосистем используются торфяной (энергетической) промышленностью.

Травы — биоморфа, или жизненная форма растений с травянистыми побегами. Различаются поликарпические многолетние травы — стержнекорневые одноглавые (напр., *Scorsonera stricta*), многоглавые (*Limonium gmelini*) и подушковидные (*Draba oreades*); кисте-корневые (*Trollius europaeus*); короткокорневищные наземные (*Ane-mone protracta*) и водные (*Nymphaea alba*), дерновые плотнокустовые (*Stipa lessingiana*) и рыхлокустовые (*Alopecurus pratensis*); длиннокорневищные наземные (*Agropyron repens*) и водные (*Vallisneria spiralis*), столонообразующие (*Saxifraga flagellaris*, *Adoxa moschatellina*), ползучие (*Fragaria vesca*); клубневые (*Corydalis ledebouriana*), стеблеклубневые (*Crocus alatavicus*), луковичные (*Allium caspicum*); корнеотпрысковые (*Mulgedium tataricum*); суккулентные (*Sempervivum oppositifolium*); сапрофитные (*Corallorhiza trifida*); паразитные (*Orobanche cumana*); насекомоядные (*Drosera rotundifolia*); эпифитные (многие орхидные); лиановидные (*Calystegia sepium*); монокарпические многолетние травы (*Ferula assa-foetida*) и однолетние — обычные (*Alyssum desertorum*), суккулентные (*Salicornia herbacea*), паразитные (*Cuscuta europaea*), водные *Eury-*

alle ferrox), водные насекомоядные (*Aldrovanda vesiculosa*) и свободноплавающие (*Salvinia natans*). Ср. *полутравы*.

Трансабиотические взаимоотношения (Сукачев, 1953) — различные формы прямых влияний организмов на среду и среды на организмы: а) пассивные влияния — *пертиненция*, б) активные влияния, возникающие в процессе жизнедеятельности организмов — *сапротрофия* и *медиапатия*. На их основе создается биоценотическая среда и возникают особые формы ассоциированности организмов. Ср. *биоценотические взаимоотношения*.

Транспирация (от лат. *transpiration* — выделение) — выделение воды надземными органами растений (особенно листьями) через устьица и отчасти кутикулу эпидермиса. Регулируется устьичным аппаратом. Один из видов экскреции веществ организмами. Тесно связана с фотосинтетической деятельностью растений. Играет важную роль в поддержании транспорта поступающих в корневые системы веществ и регулирует водный и тепловой режимы растений. Интенсивность транспирации выражается в граммах на 1 г сырой транспирирующей биомассы (листьев или стеблей) в единицу времени. Общий расход воды на транспирацию выражается в миллиметрах водяного столба. В лесах умеренного климата колеблется от 250 до 500 мм, в дождевых лесах тропиков может достигать 3000 мм в год. Ср. *коэффициент транспирации*.

Иногда исследуют транспирацию беспозвоночных животных. Так, М. С. Гиляров (1970) приводит следующие данные о транспирации насекомых в Сахаре (в мг/см² за 1 ч):

таракан: *Egometophrila monodi* 0,34 при 40° и 0,60 при 50°C.

муравей: *Monomorium salomonis* — соответственно 0,73 и 1,35, » *Cataglyphis bombycina* — 1,44 и 3,12. Ср. *потоотделение*.

Тренд (от англ. *trend* — общее направление, тенденция) — линия, показывающая многолетнее скользящее среднее по ежегодным флюктуирующим данным численности, продуктивности и т. п. Вычисляется по формулам, одна из которых следующая: $y = v - ax$, где y — ежегодная величина наблюдаемого явления; v — величина среднего (напр., продуктивности) первого года; a — величина, на которую ежегодно изменяется линия тренда; x — число лет до каждого последующего года от исходной даты (рис. 33).

Трихофиты (от греч. *trichinos* — волосной) — растения, существующие за счет капиллярной влаги почвы. Ср. *омброфиты* и *фреатофиты*.

Тропизмы (от греч. *trópos* — поворот) — изменения направления роста органов у растений под действием одностороннего раздражения различными факторами: света (фототропизм), силы тяжести

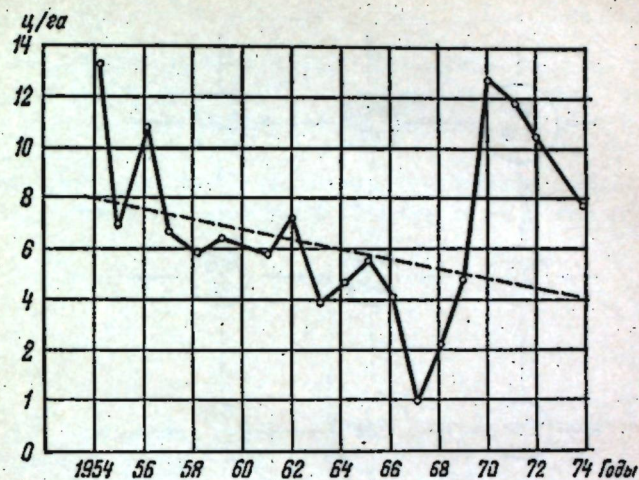


Рис. 33. Колебания ежегодной урожайности на одном из участков разнотравно-злакового пастбища и тренд (пунктиром), показывающий тенденцию падения его продуктивности (Гамаюнова, 1981)

(геотропизм), воды (гидротропизм) и других веществ (хемотропизм), магнитного поля (магнитотропизм), прикосновения (тигмотропизм, особенно побегов и усиков). Могут быть положительными (рост в сторону раздражителя) или отрицательными (от него). При фото- и геотропизме большое значение имеет ростовой фитогармон ауксин. См. *ортотропизм* и *плагитропизм*; ср. *настии* и *таксисы*.

Тропофиты (от греч. *trópos* — поворот и *phytón* — растение) — растения с суточной ритмичкой ориентации листьев по отношению к солнечному свету (напр., «компасное» растение *Lactuca scariosa*, поворачивающее листья в часы яркого освещения ребром по отношению к солнечным лучам). К тропофитам относят также растения с годовой ритмичкой сбрасывания крупных листьев и заменой их мелкими на сухой сезон года (напр., *Calligonum junceum*, сбрасывающий крупные весенние листья и в три раза увеличивающий число более мелких).

Трофическая сеть (от греч. *trophé* — питание), трофическая цепь — характерная для биоценозов структура трофических связей в виде сложной сети, в узлах которой находятся виды со своими консорциями и микроконсорциями (рис. 34). Являются результатом длительного биотоценогенеза.

Трофические связи и уровни (от греч. *trophé* — питание) — ха-

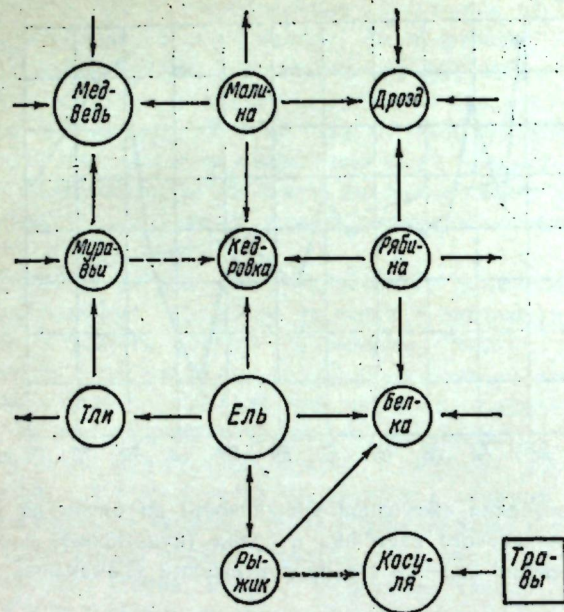


Рис. 34. Часть трофической сети тьянь-шаньского елового леса (*Picea schrenkiana*). Стрелками показано направление потоков биомассы

рактер питания и пищевых связей организмов: с абиотической средой — *автотрофия*, друг с другом — *биотрофия* и с биоценотической средой — *сапротрофия*. Этим определяется распределение организмов в ценоэкосистемах по разным трофическим уровням получения энергии, продуцирования и транспорта биомассы и заключенной в ней энергии: уровень *продуцентов* (автотрофов) → уровень *консументов* (потребителей и транспорт: фитотрофы → зоотрофы) → уровень *сапротрофов* и *редуцентов* (рис. 35).

Эффективность (Э) работы организмов отдельного уровня равна
$$\text{Э} = \frac{100 \cdot A_2}{A_1}$$
, где A_1 — ассимиляция на предшествующем; A_2 — на данном уровне.

Трясина — ценоэкосистема типа зыбкого болота, сформированная на поверхности воды в порядке экотонной сукцессии — расширением обычного болотного ценоза по поверхности воды. Обычно господствуют сфагновые мхи, длиннокорневищные травы (*Menyanthes trifoliata*, *Carex* sp. sp., *Scheuchzeria palustris*) и кустарнички

(*Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus*). Дальнейшая сукцессия ведет к поселению кустарничков (*Salix*) и деревьев (черная ольха, береза, сосна). Этим, а также сфагновыми мхами трясины отличаются от плавин.

Тундровые экосистемы — экосистемы арктического климата с доминированием лишайников (виды *Cladonia*) и мхов, листопадных

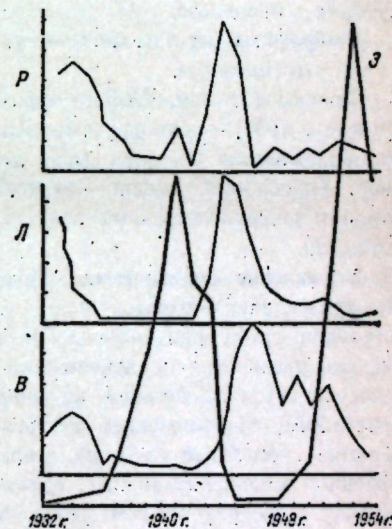


Рис. 35. Трофические связи зайцев (З) и их хищников: волка (В), лисицы (Л) и рыси (Р), выраженные относительной численностью животных (по оси ординат: Тимофеев-Ресовский, 1973)

и вечнозеленых психромезофильных кустарничков (полярная ива, карликовая береза, гермофродитная шикша). Фитоценозы полидоминанты (часто с полигональными беспокровными парцеллами) и мозаичны.

Биологическая продуктивность 3—8 ц/га (около 25% в почве). Фитофаги: северный олень, лемминги, заяц-беляк, полевки, многие птицы. Зоофаги: песец, горностай, ласка, лисица, землеройка-белозубка (*насекомоядна*). Масса «гноса». Многие животные на зимний сезон откочевывают в лесную зону, а птицы улетают в более южные районы. Олени пастбища летнего сезона.

У биквисты (от лат. *ubique* — везде) — см. *зарибионты*.

Угодья — ландшафты или элементы ландшафтов, используемые для сельскохозяйственных целей.

Удобрения — органические (навоз, компост, зеленое удобрение или сидерация, а также бактериальные) и неорганические вещества (азотное, фосфатное, калийное, микроудобрение микроэлементами), используемые для повышения плодородия почв и восполнения их утрат при ежегодном изъятии химических элементов вместе с полезной биомассой урожая (в том числе в прудовых хозяйствах).

Узор (от англ. pattern) — характер размещения особей ценопопуляции в биоценозе.

Умброфиты (от лат. umbra — тень и греч. phytón — растение) — то же, что *сциофиты*.

Унионы (от нем. Union — союз, объединение: Gams, Lippmaa, Du-Rietz, 1935) — «одноярусные ассоциации», составленные видами, принадлежащими к одной (или двум близким) жизненной форме, напр. *Galeobdolon luteum* — *Asperula odorata* — *Asarum europaeum* Union в широколиственных лесах Европы. Понятие, очень близкое к *синузии*.

Управление биоценозами — целесообразные воздействия на сообщества, направленные: 1) на поддержание их в продуктивном состоянии (уход, рациональное использование); 2) на преобразование для увеличения продуктивности или улучшения среды обитания человека: а) воздействием на синдинамические смены (ускорение демутиаций), б) изменением состава (введение новых видов, напр. подсевом, посадкой растений, вселением полезных животных, уничтожением малопродуктивных, ядовитых и вредных растений и животных), в) улучшении биоценотической среды (удобрение, снегозадержание, полив, выжигание, разреживание полога леса).

Уровни организации живой природы — ординация биологических систем по степени их развития: организм — популяция — континуум (примитивная ценоэкосистема) — биоценоз (ценоэкосистема).

Уровни развития ценоэкосистем — нужно различать: а) сerialный уровень — неустойчивые *квазикомплексы* из проценозов, принадлежащих к сукцессии, которая благодаря быстро изменяющемуся действию факторов среды постоянно меняет свое направление и не приводит к формированию фитоценозов и ценоэкосистем; наблюдаются лишь во внеплакорных условиях (напр., квазикомплексы однолетних галофитов и ксерофитов); б) некоренной — недостаточно устойчивые, весьма лабильные, комплексы и комбинации ценоэкосистем (типа конассоциаций), находящихся в разного рода плаккатах с более или менее регулярным нарушением действия факторов внешней среды (напр., ценоэкосистемы *Populus gruiposa* или *Phragmites australis* в поймах и дельтах рек); в) подкорен-

и ой — ценоэкосистемы, претерпевающие очень медленную эволюцию, в направлении формирования растительности и почв коренного уровня; наблюдаются на разного рода предплакорах (напр., в песчаных, особенно «закрепленных» пустынях, на равнинах морских регрессий, на участках дельт, навсегда вышедших из-под влияния пустынных рек; г) коренной уровень — вполне устойчивые ценоэкосистемы плакоров.

Урожайность — количество полезной продукции, получаемой с определенной площади биоценоза (в том числе водного) и агроценоза (в ц/га).

Устойчивость биоценозов как ценоэкосистем, стабильность, го-меостази́с — особенность, отличающая биоценозы от проценозов, проявляющаяся в хорошо развитой более сложной структуре (большее число биогоризонтов), значительной интегрированности ценопопуляций в консорции, высокой степени замкнутости систем, выравненном отношении вводимой и теряемой энергии, константном отношении биомассы к мортмассе, большой информативности. Наиболее устойчивы климаксовые биоценозы (ценоэкосистемы). В значительной степени сопряжена с устойчивостью режимов внешней (абиотической) среды, но не исключает режимных флюктуаций. Об устойчивости биоценозов и ценоэкосистем судят по степени вероятности переноса энергии по свойственным им трофическим каналам (Паттен, 1966), *индексу климаксовой адаптации, индексу устойчивости* основных ценопопуляций.

Устойчивость организмов — укрепляющаяся в процессе онтогенеза способность организмов противостоять экстремальным и стрессовым воздействиям. Основными средствами преодоления этих воздействий является мобилизация своих внутренних резервов (ферментативной, гормональной и нервной регуляции) и соответствующего поведения, в том числе переход в стадию покоя или анабиоза. Ср. *жароустойчивость, засухоустойчивость и холодостойкость*.

Устойчивость ценопопуляций в биоценозе — состояние, при котором популяция сохраняет свою среднюю численность. Увеличивается при возрастании численности и уменьшается при ее падении (что связано обычно с увеличением численности потребителей биомассы популяции или с уменьшением величины используемой ниши и ее пищевых ресурсов). Сильное уменьшение численности популяции ведет не только к уменьшению ее устойчивости, но и к повышению вероятности инбридинга и, следовательно, к повышению гомозиготности и угрозе полной гибели популяции. Ср. *репродукционная изоляция и индекс устойчивости*.

Участие вида в биоценозе, значимость вида — доля его участия

в сложении или продуктивности сообщества. Может быть выражена в процентах участия (относительное покрытие или запас фитомассы, зоомассы или биомассы) от общей суммы участия или запаса, или долей продуктивности от общей продуктивности в единицах массы или энергии. По любому из этих параметров может быть высчитана

с помощью формулы Мак-Артура: $n_r = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^r \frac{1}{S-i+1}$, где n_r — значимость вида r в ряде от наименее значимого ($i=1$) до данного вида ($i=r$) к наиболее значимому ($i=S$); S — число видов; N — сумма значимости всех видов (рис. 36).

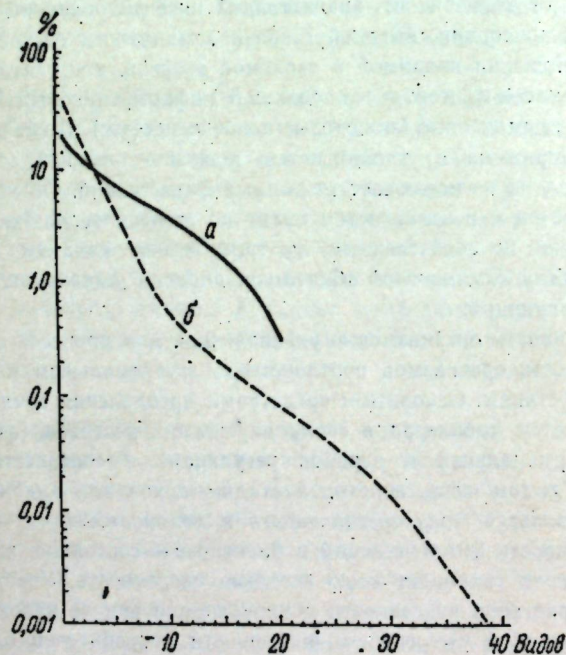


Рис. 36. Участие видов в листопадном лесу: а — численность птиц; б — чистая продукция растений. По оси абсцисс — количество видов, по оси ординат — относительное их участие в % (Уиттекер, 1980)

Факторы в экологии (от лат. factor — делатель, творец) — внешние и внутренние силы, определяющие направление и скорость процессов, совершающихся в организмах и ценоэкосистемах. Могут быть разделены:

а) на абиотические факторы: космическую радиацию; солнечную радиацию, ее вековую, годовую и суточную цикличность; зональные, высотные и глубинные градиенты света и тепла; гравитацию и давление с их высотными и глубинными градиентами; электромагнитное поле планеты; атмосферу, ее состав со своими градиентами и закономерностями циркуляции воздушных масс; поверхность литосферы с ее рельефом, различным минеральным составом и гранулометрией, теплоемкостью и влагоемкостью; гидросферу с градиентами ее состава, закономерностями водообмена и газообмена;

б) на биотические факторы: генетическую информацию на уровне организма (определяет онтогенез, трофические и меднопативные связи), популяции (размножение, поведение) и биоценоза (автотрофия, биотрофия, сапротрофия; биоценотический и естественный отбор); факторы биоценотической среды, квартиранство, трибойкия и пертиненция;

в) на антропогенные факторы.

В природе происходит комплексное воздействие факторов, хотя фактор, находящийся в минимуме или, наоборот, в максимуме, может иметь наибольшее значение. См. *климатические факторы*.

Фанерофиты (от греч. phanerós — явный и rhytón — растение) — деревья и кустарники, т. е. растения с почками возобновления, расположенными более или менее высоко над землей. Разделяются на нанофанерофиты (до 2 м), микрофанерофиты (2—8 м) и макрофанерофиты (выше 8 м). Ср. *экобиоморфы*.

Фауна (Fauna — богиня лесов и покровительница животных в древнеримской мифологии) — совокупность видов животных какой-либо области, района, экосистемы, биоценоза; часть биоты. Фауна СССР включает около 130 000 видов животных; среди них млекопитающих более 300, птиц 760, пресмыкающихся 140, амфибий более 30, рыб около 1400, иглокожих 410, мшанок 450, моллюсков около 2000, насекомых более 80 000, хелицеровых около 5000, ракообразных 3000, кольчатых червей 1100, круглых червей 1800, кишечнополостных 500, губок более 300 видов (Гептнер, 1977). См. также *анализ флоры и фауны*.

Фенология (от греч. phaino — являю и logos — понятие, наука) — наука о ритмах развития растений и животных в биоценозах и агроценозах.

Лит.: Бейдеман Н. И. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.; Л., 1954; Шнелле Ф. Фенология растений: Пер. с нем. яз. Л., 1961; Методика фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.; Л., 1966; Щербинозский Н. С. Сезонные явления в природе. 4-е изд. М., 1966; Добровольский Б. В. Фенология насекомых. М., 1969; Кирильцева А. А. Фитофенологическое картографирование. Ашхабад, 1975; Fenologia i jej praktyczne wykorzystanie, Warszawa, 1971.

Феноритмика (от греч. *rháino* — являю и ритмика), фенологические ритмы — ритмика роста и развития организмов, адаптированная к годовой (сезонной) ритмике факторов внешней среды. Выражается в четком чередовании фенологических фаз.

У высших растений различаются следующие фазы вегетативного развития: начало сокодвижения, набухание почек, начало роста побегов, зеленение листовых почек, разворачивание листьев, летняя потеря листьев, летний покой (диапауза), засыхание отдельных побегов, разворачивание листьев после летнего покоя, закладка почек, начало осеннего окрашивания листьев, осенняя окраска листьев, начало листопада, листопад, окончание листопада, полная потеря листьев, зимнее отмирание побегов, зимняя диапауза, мертвое растение; генеративного развития: набухание цветочных почек, разворачивание цветочных почек, раскрытие первых цветков, массовое цветение, конец цветения, начало завязывания плодов, массовое завязывание плодов, созревание плодов, появление первых зрелых плодов, массовое созревание плодов, начало опадения плодов или семян, окончание опадения плодов или семян, плодоношение закончено, отсутствие признаков генерации. Чередование фенофаз растений обычно иллюстрируют фенологическими спектрами (рис. 37).

У животных жизненные циклы выражены еще разнообразнее. Широко известны метаморфозы насекомых: яйцо, личинка, куколка, взрослое насекомое (имаго). У разных видов эти фазы могут быть приурочены к разным сезонам года, причем диапауза может быть на разных фазах развития. Иного характера циклы у других беспозвоночных (гидроидных, моллюсков) и позвоночных животных (амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих). Так, у птиц это яйцо, птенцы и взрослая птица, а часто и период кочевки или перелета. Сезонная приуроченность тоже может быть различной (еловый клест, напр., гнездится осенью и зимой во время семенения ели).

Важные для человека фенофазы растений и животных иногда отражают на особых фенологических картах.

Ферменты (от лат. *fermentum* — закваска), энзимы — присутст-

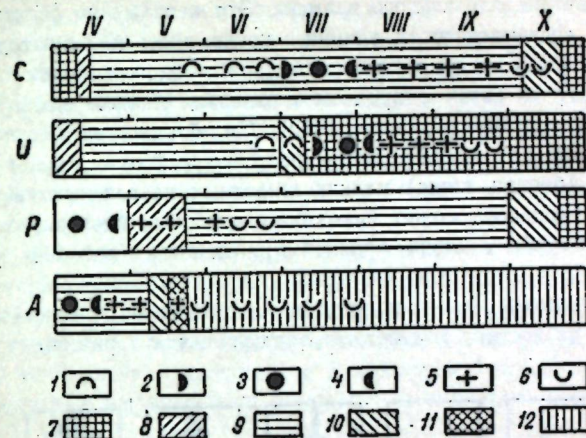


Рис. 37. Фенологические спектры *Ceratoides papposa* (C), *Ungernia severzovii* (U), *Populus tremula* (P) и *Alyssum desertorum* (A). Генеративные фазы: 1 — бутонизация; 2 — начало цветения; 3 — цветение; 4 — конец цветения; 5 — созревание плодов; 6 — осыпание плодов и семян. Вегетативные фазы: 7 — состояние покоя; 8 — начало вегетации; 9 — вегетация; 10 — конец вегетации; 11 — отмирание; 12 — мертвое растение. Римские цифры — месяцы

вующие во всех живых клетках белковые катализаторы реакций обмена веществ. Разделяются на эндоферменты (действуют внутри клеток), экзоферменты (в клеточных мембранах) и экзоферменты, выделяемые клетками. Но и первые из-за постоянной гибели почвенных организмов и корневых волосков всегда находятся в почвах и действуют в качестве биологов. Их значение слабо изучено. Ср. фитогормоны.

Филлосфера (от греч. *phýllon* — лист и *spháira* — шар) — часть эдасферы, воздушное или водное пространство, заполняющее и на небольшом расстоянии окружающее крону отдельного растения, его фотосинтезирующие органы и испытывающее значительное их влияние. В филлосфере поселяется большое количество консументов (паразитов, в частности) и других членов консорции автотрофного растения, а также квартирантов и комменсалов (эпифитов, гнездящихся птиц).

Филоценогенез (от греч. *file* — род, ценоз и генезис: Сукачев, 1944), вековые смены (Gams, 1918), еосерии (Clements, 1936), фитоценогенез (Сукачев, 1945; Быков, 1953) — процесс подбора видов и выработка фитоценологических отношений в растительных ассоциа-

циях в течение длительного времени. Это неразрывно связано с филогенной систематических единиц, когда виды изменяются и приспособляются к среде, создаваемой данным биогеоценозом в целом». Происходит «в связи с процессом развития биогеоценоза, ... т. е. биогеоценогенезом» (Сукачев, 1952). См. биоценогенез.

Фитобий (от греч. *phytón* — растение и *bios* — жизнь) — местообитание (биотоп, ниша) мелких животных на зеленых частях растений. В биоценозе может находиться в разных биогоризонтах — на мхах (бриобий), листьях (филлобий), цветках (антобий) (Догель, 1924).

Фитогормоны (от греч. *phytón* — растение и гормоны) — разнообразные по составу и действию образующиеся в растениях органи-

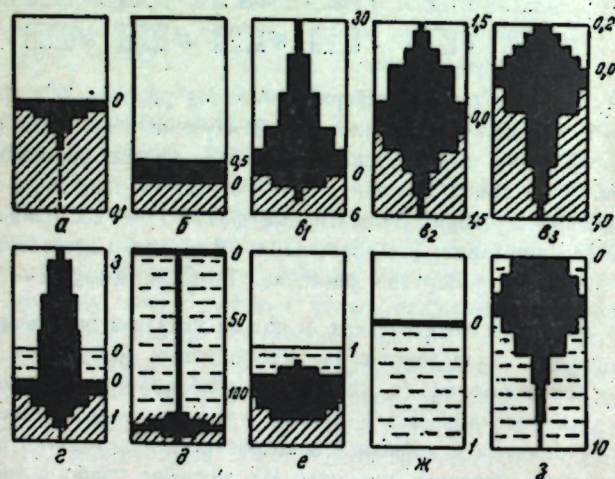


Рис. 38. Типы распределения фитомассы в ценоэкосистемах: а — водорослей на тапуре; б — *Sphagnum*; б₁ — *Picea*; б₂ — *Rosa*, б₃ — *Artemisia*; г — *Phragmites*; д — *Nuphar*; е — *Chara*; ж — *Lemna*; з — фитопланктон

ческие вещества, стимулирующие процессы роста и развития растений (ауксин, гиббереллин, флориген и др.). Некоторые из них (особенно находящийся в корнях цитокинин) постоянно выделяются и в почвенные растворы, где действуют в качестве биолинов. Ср. ферменты.

Фитомасса (от греч. *phytón* — растение и *масса*) — биомасса растений (обычно в т/га) того или иного биоценоза, или ценоэкосисте-

мы. Ее распределение в сообществах определяет их общую структуру (рис. 38). Общий запас фитомассы на суше равен 11^{10} — 11^{11} т (Ковда, 1973), а морей и океанов — $0,3^9$ т (Винберг, Чернов, 1970). Ср. зоомассу и массу микроорганизмов.

Фитомелиорация (от греч. *phytón* — растение и лат. *melioratio* — улучшение) — система мероприятий по улучшению природных условий путем регламентированного использования сообществ, создания лесополос, кулисных посадок, посева трав и пр. Ю. П. Бялович (1970) разделяет фитомелиоративные работы по отраслям: гуманитарная (оздоровление среды для физического и духовного состояния человека), интерьерная (в помещениях), природоохранная (сохранение и улучшение биоценозов), биопродукционная (повышение количества и качества продукции) и инженерная (улучшение условий эксплуатации инженерных — дорожных и гидротехнических — сооружений).

Фитонциды (от греч. *phytón* — растение и лат. *cida* — убивать) — одна из групп биолинов; подавляюще действуют на грибы и бактерии. Выделяются многими растениями, напр. черемухой, луками, можжевельниками и пр., чаще в газообразном состоянии (напр., эфирные масла). Оказывают большое влияние на бактериальный состав, особенно воздушной части ценоэкосистем. Так, в атмосферу соснового бора сосна выделяет около 5 кг в сутки фитонцидов и его атмосфера практически стерильна (всего 2—3 сотни бактерий на 1 м^3).

Фитофаги (от греч. *phytón* — растение и *phagéin* — есть), растительноядные хищники — животные, питающиеся растениями. Сюда прежде всего относятся копытные, грызуны, масса насекомых, в том числе карпофаги (поедают плоды), ксилофаги (древесину), ризофаги (корни, луковицы, корневища), микрофаги (напр., личинки клещей, поедающие гифы грибов, и дрожофилы — дрожжевые клетки). В общей биотрофии занимают уровень консументов 1-го порядка. Ср. зоофаги.

Фитоценогенез — см. биоценогенез.

Фитоценоз (от греч. *phytón* — растение и *κοινός* — общий: Пачоский, 1915; Gams, 1918), индивидуум ассоциации, участок ассоциации — создающая структуру продуцирующая первичную биомассу автотрофная подсистема биоценоза, или ценоэкосистемы. В широком понимании биоценоз суши (Быков, 1978). См. биоценоз.

Фитоценология (от фитоценоз и греч. *lógos* — учение), фитосоциология — наука о фитоценозах; то же, что геоботаника.

Флора (Flora — богиня цветов в древнеримской мифологии) — часть биоты, совокупность видов растений, обитающих в опреде-

ленной области, зоне, районе, в типе растительности, формации, ассоциации или биоценозе.

Флюктуация (от лат. fluctuatio — колебание) — колебание численности популяций и продуктивности в виде волнообразной кривой; S-образный рост, затем плавное падение и снова рост и падение (рис. 39).

Формация (от лат. formatio — формирование, образование: Гризебах, 1838) — совокупность ассоциаций, возглавляемых одними и теми же доминантами (иногда кондоминантами) главного слоя и имеющих некоторые другие сходные особенности. Формации объединяются в группы или классы формаций.

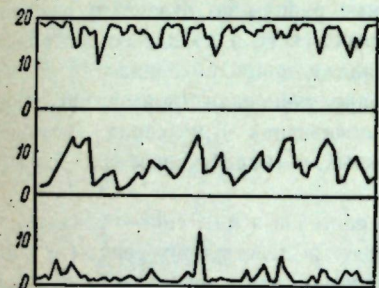


Рис. 39. Три возможных типа флюктуаций численности популяций: сверху — плотность популяции колеблется около своего верхнего предела; в середине — меняется в широких пределах от своего среднего; внизу — колеблется около своего нижнего предела (Уиттекер, 1980)

ночная активность, вертикальные миграции некоторых организмов морского планктона).

Фотосинтез (от греч. *phótos* — свет и *synthesis* — составление) — синтез высшими растениями, водорослями и некоторыми бактериями (фототрофами) органических веществ с использованием для этого солнечной энергии и таких простых веществ, как углекислый газ и вода. Фотосинтез бактерий происходит с участием бактериохлорофиллов, а водорослей и высших растений — хлорофиллов. Подсчитано, что их общая масса составляет 244 млн. т (большинство на суше — 226 млн.). При фотосинтезе ежегодно поглощается около 200 млрд. т углекислого газа, выделяется более 145 млрд/т кислорода и создается более 100 млрд/т органических веществ с $3 \cdot 10^{21}$ Дж

энергии, обеспечивающей жизнедеятельность как растений и животных, так и микроорганизмов. Ср. *хемосинтез*.

Фотопериодизм (от греч. *phótos* — свет) — особенности поведения и жизнедеятельности организмов в связи с суточной ритмикой светового режима. У растений выражается в замедлении развития при длине дня более 10—12 ч (короткодневные растения, напр. просо) и в замедлении развития при уменьшении дня (длиннодневные растения, напр. пшеница). У животных наблюдается в виде периодизма суточного поведения (утренняя, дневная или

Фототрофы (от греч. *phótos* — свет и *trophé* — питание) — фотосинтезирующие организмы (*автотрофы*) — фототрофные бактерии, водоросли и высшие растения. Ср. *хемотрофы*.

Фотосинтетически активная радиация (ФАР) — часть доходящей до биоценозов солнечной радиации в пределах 400—700 нм спектра электромагнитных волн с различным КПД, используемая растениями для фотосинтеза. На территории СССР она зонально распределяется в количестве от 10—40 (тундра) до 250 кДж/см² (пустыни Туркменинии) за вегетационный сезон.

Фратриационная экосистема (от лат. *fratris* — братство) — экосистема, объединяющая конгрегационные экосистемы. В биоценологическом отношении соответствует фратриации, или фратрии (Сочава, 1945). Занимает цельную территорию (напр., маньчжурская фратриационная экосистема, включающая конгрегационные системы смешанных лесов, березняков, кустарничников, темнохвойных и светлохвойных лесов) и имеет общую на данной территории историю, а потому и связи (особенно трофические — общие фитофаги).

Фреатофиты (от греч. *phréatos* — колодец и *phytón* — растение: Meintzer, 1927) — растения, существующие за счет влаги грунтовых вод; имеют глубокие корневые системы (3—15 м). Ср. *омброфиты* и *трихофиты*.

Футурты (от лат. *futurum* — будущее: Работнов, 1978) — виды-ингредиенты, способные стать доминантами.

Хазмофиты (от греч. *chasma* — щель и *phytón* — растение) — растения, обитающие в щелях скал, часть литофитов.

Хамефиты (от греч. *chamáí* — низко и *phytón* — растение) — растения, почки возобновления которых находятся близко к поверхности земли, защищены почечными чешуями, снеговым покровом (зимой) и отчасти подстилкой. Подразделяются на бриохамефиты (пазменные мхи) и собственно хамефиты: ползающие (напр., *Trifolium repens*), суккулентные (*Sedum hybridum*), подушечные (*Oxypetalis immersum*), полукустарнички стелющиеся (*Dryas punctata*) и обычные (*Ononis minutissima*). Ср. *экобиоморфы*.

Характерные виды — виды, более или менее привязанные или типичные для того или иного таксона в классификации фитоценозов (биоценозов). (Ср. *верность видов*). I. Braun-Blanquet (1931) придавал им значение детерминантов (в качестве дифференциальных видов, отличающих данный таксон, напр. ассоциацию, от других.

Характерные виды — виды, более или менее привязанные или типичные для того или иного таксона в классификации фитоценозов (биоценозов). (Ср. *верность видов*). I. Braun-Blanquet (1931) придавал им значение детерминантов (в качестве дифференциальных видов, отличающих данный таксон, напр. ассоциацию, от других.

Хемосинтез (от греч. *chémia* — химия и синтез) — синтез органических веществ рядом бактерий (хемотрофов) с использованием для этого энергии окисления неорганических веществ и ферментов. К таким бактериям относятся водородные, нитрифицирующие, серобактерии, марганцевые, железобактерии. Углерод (как и при фотосинтезе) они получают за счет углекислого газа. Получаемая хемотрофами биомасса редуцируется, вероятно, более всего бактериофагами.

Хемотрофы, хемолитотрофы — см. *автотрофы, хемосинтез*.

Хищники, предаторы — животные, растения и микроорганизмы (напр., хищные грибы), питающиеся растениями (фитофаги), животными (зоофаги и некоторые насекомоядные растения) или теми и другими (многие полифаги). Трофические связи этих организмов друг с другом являются регулируемыми (см. рис. 35).

Хищничество, эпизитизм (Kuhnel, 1965) — один из видов непосредственных пищевых взаимоотношений организмов (биотрофии) в биоценозах типа хищник — жертва, ведущих к уничтожению или травме жертвы, напр. истребление животного животным, животного — «насекомоядным» растением, растения — растением (гриб — хищным грибом) и пр. Отношения хищник — жертва описываются уравнениями Лотки-Вольтерра. Первое из них гласит, что жертва увеличивает число своих особей в соответствии со скоростью роста своей популяции (r_1), умноженной на ее численность (N_1) и сокращает число своих особей со скоростью, пропорциональной числу встреч с хищником, т. е. равна произведению численности жертв на численность хищника (N_2):

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - P N_1 N_2.$$

Второе: хищник увеличивает свою численность со скоростью, пропорциональной тому же произведению численности, и теряет ее соответственно смертности (d_2), умноженной на численность хищника: $\frac{dN_2}{dt} = a P N_1 N_2 - d_2 N_2$, где P — коэффициент хищничества; a — отношение числа рождений хищника к числу съедаемых им жертв.

Хлороз (от греч. *chlórós* — бледно-зеленый) — заболевание растений, вызванное недостатком некоторых элементов в почве (чаще всего магния или железа) или вирусами. Выражается в пожелтении листьев.

Холодостойкость — способность растений переносить низкие температуры (-1 — -10°) и не терять жизнеспособность при заморозках и морозах (морозостойкость). Увеличивается в процессе онтогенеза (рис. 40). При сильном снижении температур в межклетниках, а

затем и в клетках образуется лед, нарушающий структуру протоплазмы. При быстром (после охлаждения) повышении температуры также происходят внутриклеточные разрушения.

«Цветение» воды — массовое развитие зеленых и сине-зеленых водорослей (напр., *Anabaena*, *Scenedesmus*) в верхнем биогоризонте пресноводных экосистем. Цветению воды иногда способствует загряз-

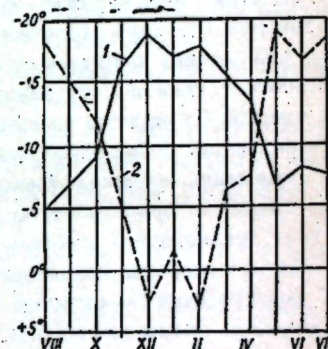


Рис. 40. Изменение холодостойкости (температуры вымерзания) камнеломки в течение года. По шкале ординат — температура: 1 — вымерзания, 2 — поверхности почвы; по оси абсцисс — месяцы (Kesler, — цит. по Васильеву, 1953)

нение водоемов биогенными веществами. При этом некоторые водоросли (*Microcystis*) при своем разложении отравляют воду токсинами, что может приводить к гибели животных.

Ценобиоты (от греч. *koínos* — общий и *bíos* — жизнь) — индивидуумы или особи как члены ценопопуляции, или биоценоза (Раменский, 1937). Могут быть лабильными, т. е. свободно передвигающимися, и стабильными — прикрепленными к субстрату. Особенности последних обусловлены, в частности, принадлежностью к той или иной биоморфе и экоморфе. Могут иметь свои эдафферы и индивидуальные консорции.

Ценогенез (от ценоз и греч. *génésis* — происхождение) — отдел биоценологии, исследующий развитие биоценозов и их эволюцию, т. е. *синценогенез, биоценогенез* и *биотоценогенез*.

Ценодинамические сукцессии, или смены, эндогенетические сукцессии (Сукачев, 1942) — наиболее срочные и длительные сукцессии, при которых формирование биоценозов и ценоэкосистем происходит путем более или менее постепенного их изменения в результате изменения биоценотической среды.

Ценокинез (от греч. *koínós* — общий и *kínema* — движение) —

один из разделов синдинамики, совокупность процессов, обуславливающих существование, развитие, продуктивность и устойчивость биоценозов как ценозосистем. Включает следующие явления: ввод автотрофами солнечной энергии при осуществлении ими эндотермических реакций фотосинтеза; производство благодаря этому первичной биомассы (фитомассы); транспорт органических веществ и энергии по трофическим каналам от автотрофов к гетеротрофам — консументам; производство ими вторичной биомассы; вовлечение в круговорот большого количества веществ по медиопативным каналам; разложение биомассы и мортмассы организмами-редуцентами; связанное с этим и с круговоротом веществ почвообразование; вывод энергии из системы при дыхании организмов; репродуктивное (размножение) и возобновление организмов; перестройка систем при изменении внешних (режимных) условий. Регулирование всех этих процессов происходит по трофическим (биотрофия) и медиопативным (медиопатия) каналам связей в ценозосистемах.

Многие стороны ценокинетики выражаются в большей или меньшей повторяемости — ритмике, в том числе ритмике поведения организмов. Эти ритмы следующие: суточные (циркадные) — суммарного фотосинтеза и обмена веществ, развития и активности ценопопуляций растений и животных; годовые — смены сезонной активности и продуцирования популяций, их флуктуации, сезонные феноритмы и аспекты, колебания интенсивности процессов обмена и пр.; вековые — связанные с цикличностью солнечной радиации. Ср. *экологическая эффективность, синценогенез*.

Ценопопуляция, популяция ценоценозическая (Работнов, 1950) — популяция, находящаяся в границах биоценоза как устойчивой ценозосистемы. В соответствии с этим обладает стабильностью своих флуктуаций (численности, возрастного и полового состава), биотрофических и медиопативных связей с биотой и биоценоценозической средой, непрерывным участием в общем процессе биоценоценозического отбора и авторегуляции ценозосистемы, а в конце концов и в биоценогенезе. Имеет большую или меньшую генетическую обусловленность своей адаптированности к ценозосистеме данного типа. Кроме ценопопуляций в биоценозе находятся *полиценоценозические популяции* свободнопередвигающихся, но связанных с ним животных, а также инвазионные и регрессивные популяции, находящиеся в процессе обоснования или выпада из ценоза.

Важным является изучение возрастного и полового состава популяций, их численности, трофических и медиопативных связей и консорциев, флуктуаций численности и продуктивности, устойчивости и функционального значения в ценозосистеме.

Ценотипы (от греч. κοινός — общий и τύπος — тип: Раменский, 1935, 1938) — фитоценозные классы (Высоцкий, 1915), фитоценозные типы (Сукачев, 1926) — совокупность видов с одинаковыми биоэкологическими возможностями занимать то или иное наиболее устойчивое положение в биоценозе. Известны классификации ценотипов I. Pavillard (1919), В. Н. Сукачева (1924), F. E. Clements (1936), Л. Г. Раменского (1938), Т. А. Работнова (1978).

Приводим нашу классификацию (1966), охватывающую ценотипы не только растений, но также животных и микроорганизмов:

I. Кондоминанты — их двух-, многовидовые популяции составляют главные слои сообщества.

II. Доминанты — популяция каждого из них образует главный слой сообщества, является наиболее продуктивной, оказывает наибольшее влияние на среду и в большей степени, чем другие, определяет важнейшие особенности сообщества.

По своим биоморфологическим свойствам доминанты и кондоминанты подразделяются:

1) на патулекторы — доминируют в редком стоянии (напр., *Pistacia vera*, *Ferula assa-foetida*);

2) на дензекторы — доминируют в сравнительно густом стоянии и при этом не связаны сетью корневищ (напр., *Picea obovata*, *Artemisia terrae-albae*);

3) на коннекторы — доминируют при тесном сплетении корневищами, столонами (напр., *Phragmites communis*);

4) на терректоры — доминируют, располагаясь на поверхности почвы (напр., *Sphagnum squarrosum*, *Cetraria islandica*);

5) на преобладающие — животные, способные доминировать в том или ином биогоризонте биоценоза; иногда флуктуирующие, сезонные;

6) на гифекторы — доминируют при сплетении таломных нитей (многие грибы);

7) на микробекторы — доминируют в скоплении клеток (напр., бактерии);

8) на сестонекторы — доминируют в планктоне.

III. Субдоминанты — их популяции образуют второстепенные слои сообществ. Субкондоминанты составляют слои совместно друг с другом. И те и другие в большей или меньшей степени зависят от преобразованной кондоминантами или доминантами среды сообщества, но вместе с тем и сами изменяют ее. Разделяются на такие же биоморфологические группы, как и доминанты (патулекторы, дензекторы, коннекторы и пр.).

IV. Эзодоминанты — их популяции являются наиболее значи-

тельными в консорциях доминантов или субдоминантов, а также в микроценозах. В соответствии с этим ээдоминанты разделяются: 1) на консорбенты (напр., *Usnea barbata* в консорции сибирской ели — фитоконсорбент; *Gastropacha pini* — сосновый шелкопряд, в консорции обыкновенной сосны — зооконсорбент, или инфлюент), 2) на доминиленты (напр., *Dicranum rugosum*).

V. Ингредиенты — остальные участники сообществ, их главных и второстепенных слоев; а с с е к т о р ы — не случайные и а д в е к т о р ы — случайные в сообществе.

По своему положению в синценогенезе кондоминанты, доминанты и субдоминанты могут быть климаксовыми (напр., *Stipa Lessingiana*), проклимаксовыми (*Calligonum sp. sp.*), акклимаксовыми (*Phragmites australis*), проценозными (напр., *Chamaenerium angustifolium*, *Ceratocarpus arenarius*). Естественно, что вид, проявляющий себя в качестве доминанта или субдоминанта в одном сообществе,

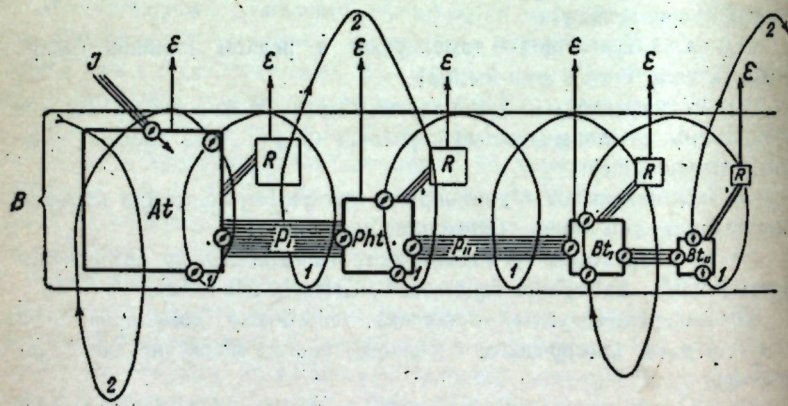


Рис. 41. Модель работы ценоэкосистемы: *B* — границы ценоэкосистемы (биоценотической среды); *At* — автотрофные растения; *Ph1* — фитотрофы и *Bt* — биотрофные животные; *Bt1* — поедающие фитотрофов, *Bt2* — биотрофов; *R* — редуценты; *P1* и *P2* — продукция первичная и вторичная; *J* — солнечная радиация; *E* — потеря энергии при дыхании организмов. Параллельными линиями обозначены потоки вещества и энергии, кривой — круговороты веществ: 1 — внутри системы, 2 — с внешней средой

может быть ингредиентом в другом.

Ценотоп (от греч. *κοινος* — жизнь и *τοπος* — место), фитоцено-топ — местообитание биоценоза, физическая среда, в условиях кото-

рой находится сообщество, т. е. окружающая его среда и абиотическая часть биоценотической среды. Ср. *экотоп* и *биотоп*.

Ценоэкосистема (от ценоз и экосистема: Быков, 1970), эпиморфа (Аболин, 1914), эпифация (Раменский, 1938), биогеоценоз (Сукачев, 1942), биоценотоп (Иоганзен и др., 1970), геоэкосистема (Сочава, 1970), геоэкобиота (Герасимов, 1973), биоэкос (Nesterov, 1975) — элементарная экосистема, соответствующая биоценозу с присущей ему биоценотической средой и трофическими связями, с установившимся круговоротом веществ, потоком энергии, продуктивностью и авторегуляцией (рис. 41). Имеет разные уровни развития и непосредственные ценоценотические взаимоотношения с соседствующими экосистемами. В том случае, когда ценоэкосистемы близки по своим особенностям (принадлежность доминирующих растений-продуцентов к одной экобиоморфе), они объединяются в *конгрегационную экосистему*.

Ценоэлементы (Клеопов, 1941) — группы характерных видов для того или иного типа биоценоза, или для той или иной экосистемы. Например, ценоэлементы неморальные, кверцетальные (дубравные), пинетальные (сосновых лесов), пицетальные (еловых лесов), стипантные (степные), пратантные (луговые) и т. п. Ср. *анализ флоры и фауны*.

Ценозула (от греч. *κοινός* — общий и *οίκος* — дом: Быков, 1980) — индивидум доминирующего в биоценозе растения с его эдасферой и индивидуальной консорцией. Элементарная подсистема ценоэкосистемы (рис. 42). Ср. *экоид*.

Цепи питания — см. *трофическая сеть*.

Цикл стравливания — период стравливания одного загона или сектора на пастбище. Пастбище может быть подвергнуто одному, двум или трем циклам стравливания в год.

Циклические смены, или сукцессии — экзодинамические смены, обусловленные периодическим изменением среды обитания; напр., в подвижном рельефе песчаных пустынь и в поймах рек.

Цикличность (от греч. *κύκλος* — круг) — закономерные повторения процессов в абиотической среде (цикличность колебаний земной коры, циркуляции атмосферы и воды в океанах, циклические колебания процессов в ценоэкосистемах и биостроме) — см. *внешняя среда* и *ритмика жизнедеятельности организмов*.

Численность — количество особей ценопопуляции на единицу площади или объема. Зависит от многих факторов: биотического потенциала вида, внешней среды, биоценотической среды, биотических

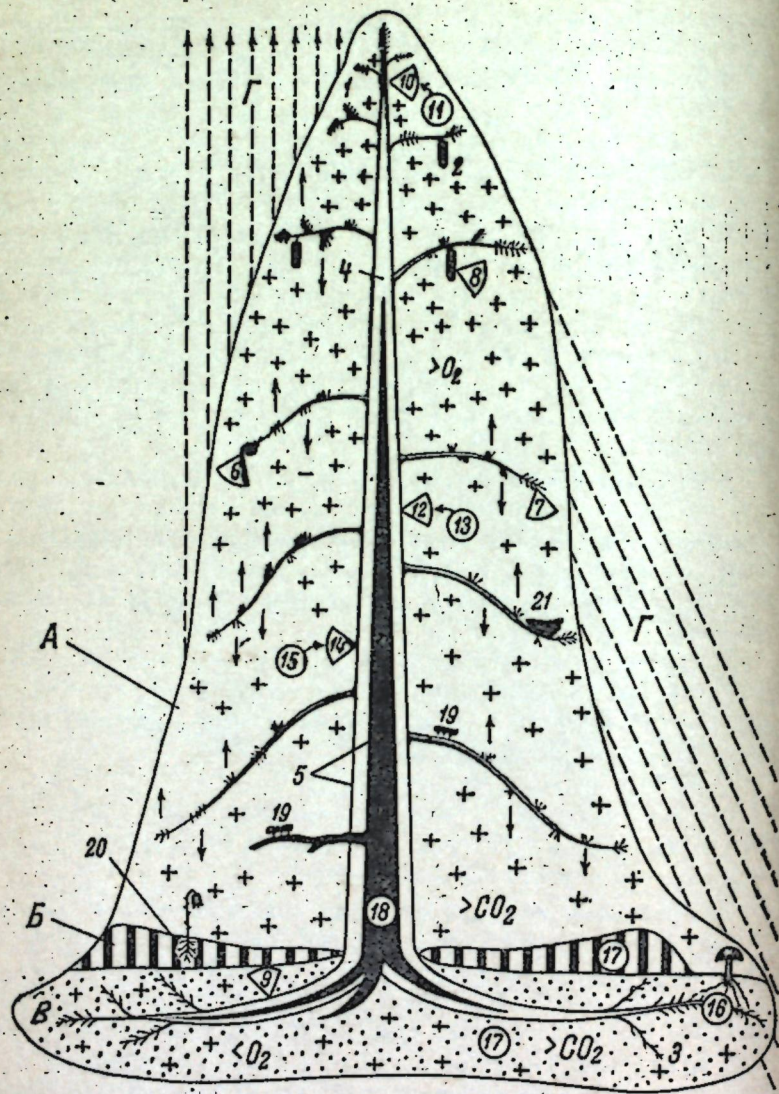


Рис. 42. Ценозула тьянь-шаньской ели (*Picea Schrenkiana*): А — филлосфера (крестики — биолины, выделяемые елью; стрелки — флуоресцентная радиация еловой хвои); Б — некроподиум; В — ризосфера (точками обозначен гумус), Г — турбулентные потоки воздуха и теневая пертиненция. Знаками «больше» и «меньше» (>, <)

и трансбиотических взаимоотношений особей и ритмики поведения организмов.

Постоянно наблюдаются флюктуации численности, особенно во время сукцессий. В устойчивом биоценозе численность ценопопуляций также приобретает относительную устойчивость и регулируется различными связями (рис. 43).

Численность растений определяется непосредственным пересчетом особей на пробных площадках. Ее можно определить и методом встречаемости, т. к. $N = \ln \left(1 - \frac{R}{100} \right)$, где N — среднее число особей на площадке (Грейг-Смит, 1967), и методом промеров, т. к. от полученных средних расстояний между особями легко перейти к их числу.

Численность животных определяется прямым подсчетом (в том числе с вертолетов), отловом животных («кошением» сачками, методом ловушек, сетями), подсчетом нор, отбором почвенных проб и др.

При точных исследованиях этот показатель подсчитывается на протяжении известного периода, напр. года: $N = n_1 + \sum_{i=2}^k \Delta h_i$, т. е. равен результатам первого учета (n_1) и сумме приращений чис-

отмечено увеличенное или уменьшенное количество O_2 и CO_2 в дневное время. Основные органы ели: 1 — ассимиляционные (листья); 2 — репродукционные (шишки) и 3 — адсорбционные (корни); 4 — остальная биомасса; 5 — мортмасса (мертвая масса) ствола, корней и коры; 6 и 7 — питающиеся соками хвои тля (*Sacchiphantes abietes*), образующая галлы, и гриб фузариум (*Fusarium oxysporium*); 8 — гриб, но на шишках ели (*Thekosporium padi*); 9 — паразитирующий на коре корней ели короед (*Hylastes substriatus*); 10 — большая еловая тля (*Cinaria grossa*) и 11 — ее хищник — коровка (*Anatis ocellata*); 12 — короед Гаузера (*Ips hauseri*) и 13 — его хищник мушка медетера (*Medetera excelens*); 14 — паразитирующий на коре и древесине усач (*Asemum striatus*); 15 — хищник, его поедающий, — трехпалый дятел (*Picoides tridactylis*); 16 — микорриза, образованная грибами, в частности рыжиком (*Lactarius deliciosus*); 17 — грибы подстилки и почвы (*Pinicillum* и др.); 18 — грибы, паразитирующие на мертвой древесине, в частности амилпория (*Amylporia tianschanica*); 19 — лишайники (*Physcia stellaris* и др.); 20 — сапротрофный подъяльник (*Hyporhynchus monotrōpa*); 21 — комменсал (квартирант) арчовый дубонос (*Mycerobas carpipes*)

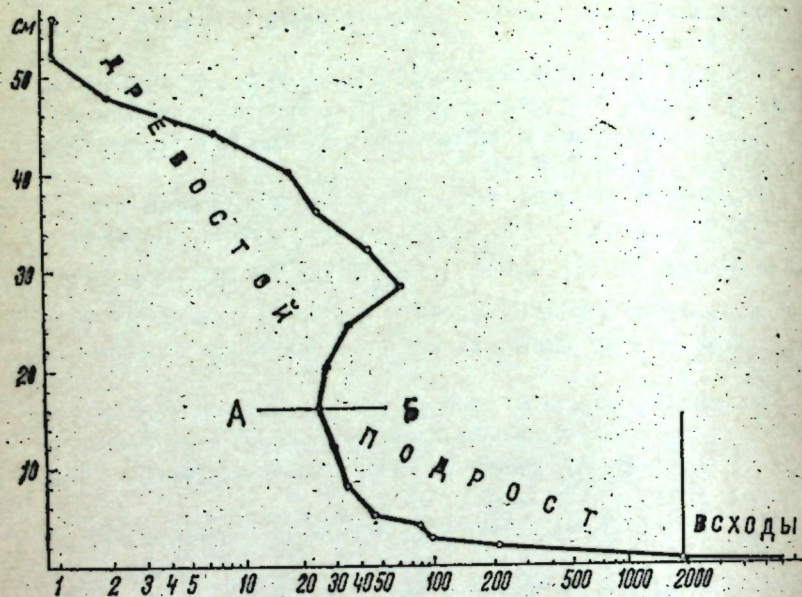


Рис. 43. Численность и возраст (диаметр стволов) *Picea schrenkiana* в ее биоценозе (сомкнутость крон 0,8—0,9) в Заилдйском Алатау: А—Б — порог особенно интенсивной регуляции численности условиями биоценотической среды (главным образом затенение). По оси абсцисс — численность в экземплярах, по оси ординат — диаметр стволов в сантиметрах

ла особей (Δn_i) после него, вплоть до последнего (k) учета. См. *рост популяции, индекс роста популяции, пики и взрывы численности.*

Чувствительность — свойство живых организмов реагировать на действие факторов окружающей среды. Наименьшая сила фактора, которую ощущает организм, является порогом его чувствительности; и чем ниже этот порог, тем выше чувствительность организма.

Шкала возобновления лесных доминантов (Нестеров, 1949) (см. с. 197).

Шкала засоленности и богатства почвы — экологическая шкала для оценки минерального богатства почвы (Раменский, 1938). В сокращенном виде (см. с. 197).

Шкала Крафта — распределение деревьев одной популяции по степени господства и жизнестойкости:

Шкала возобновления лесных доминантов (Нестеров, 1949)

| Баллы | Оценка возобновления | Число всходов и подроста (тыс./га) в возрасте, годы | | | Подрост > 15 лет, % от числа деревьев |
|-------|----------------------|---|------|-------|---------------------------------------|
| | | 1—5 | 6—10 | 11—15 | |
| 1 | Плохое | <3 | <1 | 0,5 | 0—34 |
| 2 | Слабое | 3—5 | 1—3 | 0,5—1 | 35—54 |
| 3 | Удовлетворительное | 5—10 | 3—5 | 1—3 | 55—74 |
| 4 | Хорошее | 10 | 5 | 3 | 75—100 |

Шкала богатства почв

| Ступень шкалы | рН | Анионы, мг/100 г почвы | | |
|-------------------------|---------|------------------------|-----------------|-------------|
| | | HCO ₃ | SO ₄ | Cl |
| 1 — весьма бедные почвы | 4,0—4,5 | — | — | — |
| 2 — бедные | 5,0—5,5 | — | — | — |
| 3 — небогатые | 5,5—6,5 | — | — | — |
| 4 — довольно богатые | 6,0—7,5 | 1,4—20 | Следы | Следы |
| 5 — богатые | 7,0—7,5 | 20—50 | — | — |
| 6 — слабосолончаковые | 7,5—8,3 | 40—60 | 10—40 | До 15 |
| 7 — среднесолончаковые | 7,5—8,3 | 50—80 | До 250 | До 45 |
| 8 — сильносолончаковые | До 9,1 | 50—110 | До 500 | До 250 |
| 9 — резкосолончаковые | — | — | До 500 | До 500—1000 |

I — исключительно господствующие, выделяются над пологом древесных крон;

II — господствующие, главная часть древесного полога;

III — согосподствующие, входят в общий полог, но затенены;

IV — угнетенные, достигают полога древесных крон;

V — вполне угнетенные, почти лишённые ветвей, отмирающие.

Шкала поймовыносливости растений (Раменский, 1938) — разделение видов по выносливости периодического затопления:

1 — относительно материковые виды (напр., *Briza media*);

2 — слабо поймовыносливые (*Agrostis tenuifolia*);

3 — средние поймовыносливые (*Artemisia austriaca*);

4 — весьма поймовыносливые (*Astragalus danicus*);

5 — вполне поймовыносливые (*Heracleum sibiricum*);

6 — относительно поймовыносливые (*Carex vulpina*);

7 — выражено поймовыносливые (*Agropyron repens*).

Шкала увлажнения — экологическая шкала для оценки водообеспеченности растений (Раменский, 1938). В сокращенном виде:

- | | |
|---------------------------|----------------------------------|
| 1 — пустынное увлажнение; | 6 — сухих и свежих лугов, лесов; |
| 2 — пустынно-степное; | 7 — сыролуговое; |
| 3 — сухостепное; | 8 — болотно-луговое; |
| 4 — среднестепное; | 9 — болотное; |
| 5 — влажностепное; | 10 — прибрежно-водное. |

Шкалы дигрессий — деление дигрессивной сукцессии или смены на основные ее фазы. Разрабатываются для разных типов сельскохозяйственных угодий; напр. для полукустарничковых пустынных пастбищ (Быков, 1978).

Шкалы обилия — балльные системы глазомерной оценки обилия особой той или иной популяции. В Советском Союзе чаще всего пользуются шкалой O. Drude (1890) — см. *обилие*. Известны 10-балльная шкала E. Rubel (1922), 4-балльная Б. А. Келлера (1936), 5-балльные A. G. Tansley (1926), I. Braun-Blanquet (1928, 1951), H. C. Hanson (1930) и др. Ниже приведены некоторые из них (по Понятовской, 1964).

| Баллы | A. G. Tansley (1926) | I. Braun-Blanquet | | H. C. Hanson (1930) | O. Drude (1890) |
|-------|----------------------|-------------------|--|---------------------|----------------------------|
| | | 1928г. | 1951г. | | |
| 1 | Редко | Очень рассеянно | 1 — чрезвычайно редко, с крайне незначительным покрытием + — редко, с незначительным покрытием 1 — обильно, но с незначительным покрытием или довольно редко, но с большим покрытием | Очень редко | So1 |
| 2 | Случайно | Рассеянно | 2 — очень много или с покрытием не менее $\frac{1}{20}$ площади, численность любая | Редко | Sp |
| 3 | Часто | Немного | 3 — покрытие $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ площади, численность любая | Не часто | Сop ₁ |
| 4 | Обильно | Много | 4 — покрытие $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ площади, численность любая | Часто | Сop ₂ |
| 5 | Очень обильно | Очень много | 5 — покрытие более $\frac{3}{4}$ площади, численность любая | Обильно | Сop ₃ — —soc |

Шкалы покрытия — шкалы для глазомерной оценки покрытия почв растениями:

| Баллы | R. Hult (1881) | I. Braun-Blanquet (1951) | Л. Г. Раменский (1938) | Б. А. Быков (1953) |
|-------|---------------------------|--------------------------|--|--------------------|
| 1 | До $\frac{1}{16}$ площади | 0—5 | Площадь ничтожна | До 0,16% площади |
| 2 | До $\frac{1}{8}$ площади | 5—25 | То же, но растения все же встречаются: 1—3 экз. на 1 ар. | До 0,8% площади |
| 3 | До $\frac{1}{4}$ площади | 25—50 | От 0,1% и менее до 0,2% площади | До 4% площади |
| 4 | До $\frac{1}{2}$ площади | 50—75 | От 0,2 до 8% площади | До 20% площади |
| 5 | До полной площади | 75—100 | От 8 до 100% площади | До 100% площади |

Шкалы цветов — пособия для точного распознавания цветов и оттенков. Наиболее известны шкала из 720 оттенков (Klincksieck, Valetta. Codw des couleurs, Patavia, 1891), из 50 (П. И. Мищенко. Шкала цветов Саккардо. Пг., 1915) и 105 (Бондарцев. Шкала цветов. М.; Л., 1954) и др.

Щелочность почв — суммарное содержание ионов CO_3^{2-} и HCO_3^{-1} , определяемое количеством ионов H^+ , способных нейтрализовать щелочность и выражаемое условными величинами pH-отрицательными логарифмами концентрации водородных ионов (выше нейтрального pH, равного 7): Организмы, выносящие щелочную среду, называются базифитами (растения) и базифилами (животные). Ср. *выщелачивание*.

Эвапотранспирация (от лат. evaporation — испарение с поверхности почвы) — суммарный расход влаги на транспирацию и эвапацию. Один из факторов проявления водного режима. Определяется испарение при помощи особых испарителей, а транспирация — физиологических методов. С размерами эвапотранспирации коррелирует продуктивность экосистем (рис. 44).

Эволюционная экология — раздел экологии, исследующий эволюцию видов в связи с факторами внешней среды и эволюцию биоценозов и экосистем. По современным представлениям, эволюция жизни на нашей планете явилась «совершенно уникальным явлением» (Одум, 1975), создавшим современную нам биосферу. Эта эволюция была не только зависимой от внешних факторов, но и коренным образом изменяла их (см. биосфера). Уже это означает,

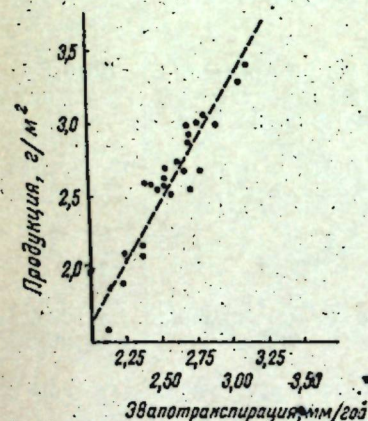


Рис. 44. Корреляция первичной продуктивности надземной фитомассы и эвапотранспирации в 24 экосистемах — от пустынь до тропических лесов (Rosznweig, — цит. по Пианка, 1981)

что эволюционировали не только виды, но и экосистемы. Ведущим двигателем их эволюции была эволюция видов (Даждо, 1975). При этом в современных сложных экосистемах имеются комплексы видов (особенно доминирующих), в геномах которых заключена и ценотическая информация:

а) интенсивность размножения, обеспечивающая необходимую численность популяций для определенного типа ценоэкосистем;

б) трофические связи, особенно монофагов и олигофагов, адаптированность сапротрофов к мортмассе определенных видов или групп видов, ряда экоморф (эпифитов, умброфитов, нитрофитов и пр.) к определенной биоценотической среде; связанные с этим морфологические и физиолого-биохимические качества видов;

в) продуцирование растениями и животными биолинов определенного биохимического качества, посредством ценотической среды определенным образом действующих на популяции других видов (аллелопатия); влияние растений избирательным изъятием ряда веществ из почв (аллелосполия: Быков, 1978, 1980). См. биотоценогенез.

Лит.: Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969; Даждо Р. Основы экологии: Пер. с франц. яз. М., 1975; Одум Ю. Основы экологии: Пер. с англ. яз. М., 1975; Уиттекер Р. Г. Сообщества и экосистемы. М., 1980; Быков Б. А. Геоботаника. 3-е изд. Алма-Ата, 1978; Пианка Э. Эволюционная экология: Пер. с англ. яз. М., 1981; Ager D. V. Principles of paleoecology. N. Y., 1963; Pianka E. R. Evolutionary ecology. N. Y., 1974.

Эврибатные организмы (от греч. euryús — широкий и bathos — глубина) — морские животные, как беспозвоночные, так и позвоночные (рыбы), способные существовать в широком диапазоне глубин (напр., двухстворчатый моллюск *Modiolaria discors* — от 200 до 1800 м) или производить вертикальные миграции (чаще в суточной ритмике) с глубины в 300—400 м к поверхности, т. е. с уменьшением и увеличением давления в 40 раз. Ср. стенобатные организмы.

Эврибионты (от греч. euryús — широкий и bios — жизнь), убиквисты — организмы с широкой экологической адаптированностью, или толерантностью, способные существовать в различных условиях среды, напр. корненожка *Cyphoderia ampulla* (пресные воды и моря), тростник, волк. Ср. стенобионты.

Эвригалинные животные (от греч. euryús — широкий и hálinos — соленый) — водные животные, приспособленные к значительным колебаниям солености воды, напр. обитатели эстуариев рек, проходные рыбы. Ср. стеногалинные животные.

Эвритермофилы (от греч. euryús — широкий, thérme — тепло и philéo — люблю) — животные с широким диапазоном термофильности, напр. рыба пустынных водоемов *Cyprinodon maculatis* (10—40°C). Ср. стенотермофилы.

Эвритопные организмы (от греч. euryús — широкий и topos — место) — растения и животные разнообразных условий обитания, напр. обыкновенная сосна (болота, равнины, граниты), волк (леса, степи, пустыни, горы). Ср. стенотопные организмы.

Эвритрофные организмы (от греч. euryús — широко и trophé — питание) — организмы, не имеющие ясно выраженного отношения к степени богатства почвы питательными веществами. Ср. олиготрофные, мезотрофные и эвтрофные организмы.

Эвтрофные водоемы (от греч. eu — хорошо и trophé — питание) — неглубокие, хорошо прогреваемые водоемы, отличающиеся большой продуктивностью, часто с обилием водорослей.

Эвтрофные организмы — организмы, нормально развивающиеся лишь в условиях, богатых питательными веществами почв (напр.,

Dactylis glomerata, *Heracleum dissectum*) или водоемов. Ср. *олиготрофные, мезотрофные и эвритрофные организмы.*

Эдасфера (от греч. *édarhos* — основание, почва и *spháira* — сфера: Быков, 1970), фитосфера (Быков, 1957), фитогенное поле (Уранов, 1965) — окружающее

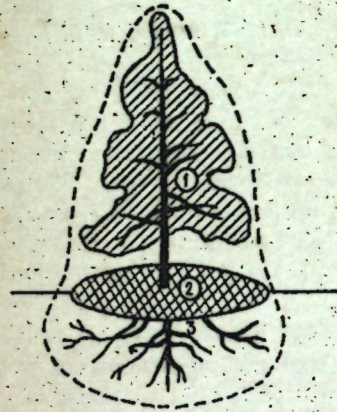


Рис. 45. Эдасфера растения: 1 — филлосфера; 2 — некроподиум; 3 — ризосфера

отдельный организм пространство, на которое он оказывает влияние в процессе своей жизнедеятельности, создавая, в частности, особый климат (эоклимат) и целый ряд физических и химических биогенных полей: радиационных (электрического, термического, флуоресцентного, радиоактивного и др.), гравитационного и аллелопатических. Эдасфера высших растений разделяется на *филлосферу, некроподиум и ризосферу* (рис. 45). В случае поселения и устройства на дереве гнезда птицами или белками вокруг этих поселенцев (комменсалов) создается микроэдасфера гнезда (часто с дополнительным населением из консортов птиц или белок).

Эдафические факторы — влияющие на жизнь ценобионтов почвенные и грунтовые условия (плодородие почв, их увлажнение, присутствие микроэлементов и пр.).

Эдафогенные смены — см. *экзодинамические сукцессии.*

Эдафон (от греч. *édarhos* — почва) — совокупность ценобионтов (микроорганизмов, простейших, членистоногих) почвы.

Эдификаторы (от лат. *aedificator* — строитель: Pavillard, 1919) — растения, слагающие основу биоценозов, или ценоэкосистем, и играющие основную роль в создании биоценотической среды. Имеют исключительное, можно сказать планетарное, значение в биосфере, поскольку эдификаторные свойства определяются главным образом продуктивным (энергетическим) значением популяций; обладают ими прежде всего доминанты, кондоминанты и субдоминанты. Ср. *ценопиты.*

Экзодинамические сукцессии, или смены (от греч. *éxo* — снаружи и *dýnamis* — сила: Сукачев, 1928), — сменяемость ценозов, вызванная внешними факторами, часто стрессового характера: по-

жара (пирогенные), ветроломом (анемогенные), опесчаныванием (псаммогенные), заливанием (агриллогенные), засолением или расолоением (галогенные), лавинами (лабиногенные), обводнением или осушением (гидрогенные).

Экзосмос (от греч. *éxo* — вне и *osmos*) — диффузия веществ из клеток через их полупроницаемые мембраны. Обычно происходит при большем осмотическом давлении вне клетки, чем в клетке. Один из видов экскреции веществ организмами. Ср. *эндосмос.*

Экзотермические реакции (от греч. *éxo* — вне и *thermé* — тепло) — реакции, сопровождающиеся потерей энергии, напр. реакции гидролиза жиров (с участием фермента липазы), или диссимилиации углеводов при дыхании. Ср. *эндотермические реакции.*

Экобиоморфы (от *экоморфа* и *биоморфа*: Быков, 1962; Лавренко, Свешникова, 1965) — совокупность видов (иногда и внутривидовых таксонов), имеющих сходные формы роста, биологические ритмы, а также эколого-физиологические, в том числе приспособительные и средообразовательные (медипативные), особенности. Сходство обусловлено родством видов и форм, а чаще адаптивной конвергенцией. Вследствие этого популяции видов, принадлежащих к одной экобиоморфе, занимают аналогичные позиции и играют сходные роли в создании структуры биоценозов, образовании их биоценотической среды, транспорте веществ и энергии, и часто связаны между собой синузальными консорциями. Экобиоморфа — это неразрывное единство биоморфы и экоморфы. Примерами являются летнезеленые мезофильные деревья, суккулентные галохсерофильные полукустарнички или вечнозеленые мезофильные стланики.

Классификация экобиоморф растений Советского Союза разработана Б. А. Быковым (1978). Широко известна классификация растений С. Raunkier и J. Braun (1951) по расположению у них почек возобновления, что, естественно, связано с экологией видов. Авторы разделяют жизненные формы на планктофиты (фитопланктоиды), эдафифиты (фитоэдафон), эндофиты, терофиты, гидрофиты, гемикриптофиты, хамефиты, фанерофиты и элифиты.

Классификация экобиоморф животных не разработана. Назовем некоторые экобиоморфы: морских млекопитающих (киты, тюлени), летающих млекопитающих (рукокрылых); псаммофильных грызунов (песчанки), пресноводных млекопитающих (ондатра, водяная полевка), таких воздушных хищников, как птицы (напр., стрижи и ласточки), гигрофильных голенастых птиц (ансты, цапли).

Экоид (от греч. *oikos* — дом: Hegri, 1954) — система индивидуума и его среды, индивид и его эдасфера. Ср. *ценокула.*

Экоклин — см. экологические ряды.

Экологическая валентность — диапазон адаптированности (толерантности, приспособленности) вида к тем или иным условиям среды. Прежде всего выражается в разделении организмов на эврибионтов, стенобионтов и мезобионтов, т. е. видов широкой, узкой и средней адаптированности. Ср. экологический спектр вида.

Экологическая эффективность (Одум, 1975) — состояние биоценологического процесса на различных трофических уровнях ценоэкосистемы: 1) эффективность поглощения энергии организмами трофического уровня: $\frac{J_t}{J_{t-1}}$, где J — поступление энергии на данном тро-

фическом уровне (t) в сравнении с предыдущим ($t-1$);

2) эффективность ассимиляции трофического уровня: $\frac{A_t}{A_{t-1}}$;

3) продуктивность трофического уровня: $\frac{P_t}{P_{t-1}}$. Ср. производственная эффективность.

Экологические кризисы — нарушение экосистем на больших территориях капиталистических государств (напр., кризис экосистем Скандинавского полуострова, вызванный кислотными дождями), кризис экосистем многих крупных водоемов в США (оз. Верхнее и др.) из-за сверхмерного загрязнения отходами промышленности. Ср. экологические ошибки.

Экологические ошибки — экологически не обоснованные пути или размеры использования природных экосистем и ресурсов, приводящие к экологическому или экономическому ущербу, как правило, исправляемые или исправимые.

Экологические ряды, экоклин — постепенные изменения ценоэкосистем по градиентам среды, также узкие, но длинные трансекты (иногда в несколько километров), на которых исследуются изменения численности и характер размещения особей разных видов; пространственные смеи фитоценозов по мере изменения какого-либо градиента условий обитания: гранулометрического и химического состава почв (особенно ее засоленности) и гумусированности, увлажнения, абсолютных высот или глубин (в литоральных экосистемах). Производится исследование этих градиентов (рис. 46).

Экологические эквиваленты — виды, занимающие аналогичные экологические позиции, или ниши, в экосистемах разных континентов (или областей; напр., в Евразии в степных экосистемах сайга и бизон (до его истребления) в Северной Америке, или в лесных экосистемах

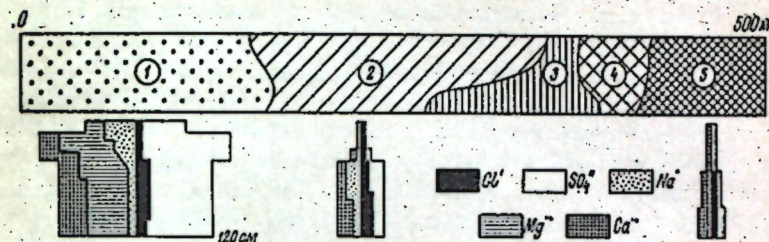


Рис. 46. Экологический ряд на шлейфе соленосного чинка (Алтай-Чокусу, Актюбинская обл.) от биюргунника на сульфатном солончаке до чернополынного на солонце: 1 — проценоз биюргуна с осочкой; 2 — биюргун с белоземельной поlyingю; 3 — биюргунник; 4 — чернополынный биюргунник; 5 — чернополынный (Насонова, 1968)

Евразии обыкновенная черника, а на Дальнем Востоке и Северной Америке замещающая ее черника овальнолистная.

Экологический спектр вида — отношение вида к различным факторам среды. Так, рачок *Holopedium gibberum* по отношению к теплу является мезотермным, к кислороду — эвриацидным, а к кальцию — мезокальцидным.

Экологический спектр экоморф — состав экоморф растений какой-либо территории, типа биоценозов, формаций и пр., выраженный в процентах; напр. экологический спектр доминантов и субдоминантов Советского Союза (папоротники, голосеменные, покрытосеменные) таков: гидрофитов — 5, гигрофитов — 7, мезофитов — 58, галомезофитов и галоксерофитов — 6, ксерофитов — 24%. Ср. биологический, биоэкологический и нормальный спектры.

Экология (от греч. *oikos* — дом и *logos* — учение; Naekel, 1866) — наука о взаимоотношениях организмов и их популяций друг с другом и со средой обитания; о биоценозах и экосистемах как результатах взаимообусловленной эволюции организмов (биоты) и биоценологической среды; об осуществляемой на разных трофических уровнях деятельности популяций, определяющей мощность потоков энергии и веществ в экосистемах и общий круговорот веществ; об авторегуляции экосистем и их роли в биосфере планеты. В настоящее время функционирование экосистем планеты зависит от социальных факторов и антропогенных влияний.

Экология разветвляется на ряд разделов: экологию организмов, или аутоэкологию, популяционную, экосистемную, эволюционную, сельскохозяйственную, радиационную, созологическую и космическую экологию, частично этологию.

Экологические исследования ведутся во многих странах, особенно во Франции, США, Советском Союзе и в странах социалистического содружества. Существует Международное общество экологов (ИНТЭКОЛ).

Развитие экологии в Советском Союзе — одна из основных задач нашего времени («Основные направления экономического и социального развития СССР на 1981—1985 годы и на период до 1990 года», М., 1981). Исследования ведутся в Институте экологии животных и растений АН СССР (Свердловск) и в Институте эволюционной морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР и в ряде других научных учреждений страны. Издается журнал «Экология» (Свердловск).

Лит.: Вернадский В. И. Биосфера. Л., 1926. Т. 1, 2; Основы лесной биогеоценологии (под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылыса). М., 1964; Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969; Дювель П., Таче М. Биосфера и место в ней человека (экологические системы и биосфера): Пер. с франц. яз. М., 1973; Одум Ю. Основы экологии: Пер. с англ. яз. М., 1975; Дажо Р. Основы экологии: Пер. с франц. яз. М., 1975; Дрѐ Ф. Экология: Пер. с франц. яз. М., 1976; Лархер В. Экология растений: Пер. с нем. яз. М., 1978; Уиттекер Р. Г. Сообщества и экосистемы. М., 1980; Рамад Фр. Основы прикладной экологии: Пер. с франц. яз. Л., 1981; Clarke G. L. Elements of ecology. N. Y., 1965; Wolf L. L. General ecology. N. Y., 1973; Stugren B. Grundlagen der allgemeinen Ökologie. Jena, 1974; Parsons H. L. (Editor and compiled). Marx and Engels on ecology. Conn.; L., 1977.

Экология замкнутой системы космических кораблей и станций, система жизнеобеспечения космонавтов — искусственно регулируемая среда обитания, обеспечивающая существование, нормальный обмен веществ и работоспособность космонавтов. Исходит из необходимого баланса обмена веществ человека (в г/сут):

| Потребление | | Выделение | |
|-------------|------|----------------|------|
| Пища | 500 | Углекислый газ | 930 |
| Кислород | 800 | Водяной пар | 840 |
| Вода | 2200 | Моча | 1500 |
| | | Кал | 230 |
| Всего | 3500 | | 3500 |

Регулируется обеспечением космонавтов запасом пищи, кислорода, воды и терморегуляцией, а при длительных полетах — аппаратами регенерации кислорода (электролиз воды) и воды (химическая регенерация конденсатов мочи и пара). При межпланетных полетах требуется включение в экосистему кораблей автотрофных фотосинтезирующих и хемотрофных бактерий (Газенко, 1972). Ср. биоконкомплекс экосистемы космического корабля.

Экоморфы (от греч. *bikos* — дом, место и *tophré* — форма: Бельгардт, 1950) — жизненная форма растений и животных в отношении к условиям внешней среды. Для наземных организмов это прежде всего влажность. В отношении к ней растения являются гидрофитами, гигрофитами, мезофитами и ксерофитами, а животные — гидрофилами, гигрофилами, мезофилами и ксерофилами. Те и другие обозначаются как Hd, Hg, M, X. Затем тепло, по отношению к которому растения и животные являются психрофитами и психрофилами — Ps, мезотермофитами и мезотермофилами — Mt, мегатермофитами и мегатермофилами — Mgt. К засолению галофиты и галофилы — Ha. По отношению к субстрату литофиты — Pt и литофилы — Lt, псаммофиты и псаммофилы — Pm, геофиты и геофилы — Ge. В основу общей терминологии удобнее положить отношение организмов к влажности (Hd, Hg, M, X) с добавлением наиболее характерной (-ных) другой экологической особенности, напр. галомезофит (HaM), псаммоксерофил (PmX). Ср. биоморфы и эковиоморфы. Для морских животных это прежде всего группы разнообразных биоморф бентоса, планктона, нектона, плейстона и нейстона.

Экосистемная экология, синэкология, биогеоценология — раздел экологии, исследующий экосистемы (прежде всего ценоэкосистемы, или биогеоценозы) как очень сложные объединения популяций растений, животных и микроорганизмов и образовавшихся под их влиянием биоэкологических сред, их трофические и меднопативные отношения, сложные подсистемы (консорции) и блоки (автотрофные, биотрофные, сапротрофные), установившиеся потоки веществ и энергии, их авторегуляцию и биотоценогенез, а также рациональное использование и охрану.

Лит.: Пачоский И. К. Основы фитосоциологии. Херсон, 1921; Сукачев В. Н. Растительные сообщества. 4-е изд. Л.; М., 1928; Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938; Полевая геоботаника. М., 1959—1976, т. 1—5; Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.: Л., 1961; Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л. 1964; Основы лесной биогеоценологии

(под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса). М., 1964; Грейг-Смит П. Количественная экология растений: Пер. с англ. яз. М., 1967; Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969; Одум Ю. Основы экологии: Пер. с англ. яз. М., 1975; Быков Б. А. Геоботаника, 4-е изд. Алма-Ата, 1978; Balogh I. Grundzüge der Zoozoologie. Budapest, 1953; Ellenberg H. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. Stuttgart, 1950—1954, v. 1—3; Klika I. Nauka o rostlinnych společenstvech (fytocenologie). Praha, 1955; Scamoni A. Einführung in die praktische Vegetationskunde. Berlin, 1955; Tischler W. Synökologie der Landtiere. Stuttgart, 1955; Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie 3 aufl. W.; N. Y., 1964; Borza N., Boscaiu N. Introducere în studiul convorului vegetal. Bucuresti, 1965; Whittaker R. H. Communities and ecosystems. N. Y., 1970; Knapp R. Einführung in Pflanzensoziologie. 3 aufl. Stuttgart, 1971.

Экосистемы (от греч. *oikos* — дом, место и система; Tansley, 1935) — исторически сложившиеся на той или иной территории или акватории открытые, но целостные и устойчивые системы живых (автотрофных продуцентов и гетеротрофных консументов и редуцентов — биота) и неживых (биоценологическая среда) компонентов, имеющие односторонний поток энергии, внутренние и внешние круговороты веществ, обладающие способностью регулировать все эти процессы. Понятие охватывает экосистемы, различные по величине и сложности, от биосферы в целом (экосистема биосферы) и конечная конкретная ценоэкосистемой. Классификация экосистем недостаточно разработана, но она включает: *фратриационные экосистемы, конгрегационные экосистемы, ценоэкосистемы и культурэкосистемы* помимо *морских экосистем*.

Экотипы (от греч. *oikos* — дом и *typos* — тип), экологические расы или разновидности растений и животных, чаще всего находящиеся в пределах непрерывных рядов изменчивости, климатической, эдафической или ценоценологической. Напр., кулундинский климатип обыкновенной сосны (*Pinus silvestris kulundensis*) или аральский климатип малого суслика на юге его ареала (*Citellus pygmaeus nikolskii*), затем эдафотип меловой фермы той же сосны (var. *cretacea*), а также ценоэкотип (Синская, 1948) лесной формы *Dactylis glomerata* или подобной же формы *Aegorodium alpestre* (см. рис. 7), а также красноватая форма улитки *Succinea nemoralis*, приобретаемая в березовых лесах (Майр, 1974).

Экотон (от греч. *oikos* — дом и *tonos* — оттенок; Clements, 1928) — переходная микрizona между сообществами. Может быть динамичным (с экотонными сукцессиями) и консервативным (без них). Обычно имеет повышенную численность видов (*краевой*

эффект), часто ярко выраженную пертиненцию. Ср. *границы биоценозов*.

Экотонные сукцессии — смены растительности на границах (в *экотонах*) сообществ, ведущие к расширению территории одних из них за счет других. Часто сопровождаются инкумбацией и декумбацией ярусов. Относятся к *ценодинамическим сукцессиям*.

Экотоп (от греч. *oikos* — дом, жилище и *topos* — место; Высоцкий, 1915), местообитание — термин, близкий к *биотопу*. Внешние (не относящиеся к биоценологической среде) условия жизни.

Экотопический отбор — отбор особей, среди *ценопопуляций*, происходящий в тех условиях, где факторы внешней (по отношению к ценоэкосистеме) среды имеют контролирующий характер, напр. при заселении свободных территорий и в открытых биоценозах (отбор особей по стойкости к заморозкам, засухам и т. п.). Ср. *биоценологический отбор*.

Экотопическое смещение, закон предвращения (Алехин, 1935) — смещение свойственных определенному экотопу биоценозов или биотопу видов на находящиеся в другой зоне или провинции экотопы или биотопы совсем иного типа, наиболее для них благоприятного. Напр., смещение хвойного леса с плакорных экотопов лесной зоны на северные склоны горных хребтов пустынной зоны; смещение *Picea obovata*, обитающей на тех же плакорных экотопах, в речные долины более восточной (восточнее р. Оби) провинции (из-за большей континентальности климата); смещение короеда *Blastophagus pini-perda* лесной зоны, где он обитает в коре сосновых стволов, в кору сосновых корней на более южных барханных песках Зауралья (Гиляров, 1970).

Экотопическому смещению в пространстве может быть противопоставлено смещение во времени, при развитии эфемерности. Ср. *эфемеры и эфемероиды*.

Экоцид (от греч. *oikos* — дом и *cida* — убивать, уничтожать) — уничтожение среды обитания животных и человека. Термин получил распространение в связи с проводимой США во Вьетнаме тактикой выжженной и отравленной земли. Термин близок к *биоциду*.

Экскременты (от лат. *excrementum* — отход) — твердые и жидкие выделения животными отходов пищеварения. Состоят из продуктов обмена веществ, непереваренных остатков пищи и большого количества микроорганизмов. На поверхности почвы, в норах позвоночных и беспозвоночных животных (напр., дождевых червей) экскременты становятся субстратом для развития и питания других животных и бактерий. Последние завершают это ответвление потока веществ и энергии минерализацией веществ.

Экскреция веществ (от лат. *excretio* — выделение) — выделение организмами конечных или побочных продуктов метаболизма в биоценологическую среду ценоэкосистем. Некоторые из них имеют специальное назначение — *биолины*. Сюда относятся также вещества *экзосмоса* (особенно корнями растений), *транспирации*, *гуттации*, *поотделения*, выделения *гумми*, *экскременты животных*. Ср. *опад*.

Экспериментальная экология — ведет исследования с использованием методов прямого вмешательства в строй и жизнь ценоэкосистем или культурэкосистем, их фрагментов, синузий, популяций. Некоторые из этих объектов исследуются и в условиях лаборатории методом моделей.

Эксплеренты (от лат. *explere* — выполняющий: Раменский, 1938) — растения низкой ценологической мощности, но способные быстро захватывать свободные территории, «шакалы растительного мира». Многие; преимущественно однолетние, в том числе сорные, растения. Выполняют роль *инициальных видов*.

Экспозиция (от лат. *expositus* — открытый) — ориентировка склонов: *солярная* — по отношению к странам света (ориентация) и плоскости горизонта (инклинация: Jenik 1970), *циркулярная*, или ветровая, — по отношению к господствующему направлению ветра.

Экспульверизация (от лат. *ex* — из и *pulvis* — пыль) — вынос из экосистемы распыленных ветром минеральных и органических веществ. Один из путей солеобмена. Ср. *импульверизация*.

Экспермация (от лат. *ex* — из и *semen* — семя) — вынос семян (диаспор) за пределы фитоценоза. Ср. *инспермация*.

Экстразональная растительность (от лат. *extra* — вне и греч. *zone* — зона) — растительность, сходная с растительностью какой-либо зоны, но находящаяся вне ее (напр., сосновые леса в степной зоне). Ср. *азональная*, *интразональная* и *зональная растительность*.

Экстремальные условия (от лат. *extremus* — крайний) — крайние (максимально или минимально) жесткие условия для существования организмов, т. е. условия, находящиеся на границах толерантности. Могут действовать в качестве *стресса*.

Экситаторы (от лат. *excitator* — возбудитель) — группа веществ (биолинов), выделяемых микроорганизмами и стимулирующие действующих на развитие других микроорганизмов; напр., вещества, выделяемые некоторыми видами *Aspergillus*, стимулирующие развитие плесневых грибов.

Эктотрофные организмы (от греч. *ektós* — снаружи и *throphé* — питание) — паразитные организмы, обитающие на теле других орга-

низмов, как животных, так и растений, их экзоконсорты. Ср. *эндотрофные организмы и консорция*.

Элизия (от лат. *elisió* — выталкивание: Clements, 1904) — исключение вида из сообщества. Происходит вследствие различных причин, но прежде всего из-за гибели в процессе межвидовых отношений и в связи с изменяющимися условиями обитания. Ср. *инвазия*, *экологический отбор* и *биоценологический отбор*.

Элиминация (от лат. *elimino* — выношу за порог, удаляю: Тимирязев, 1923) — выпадение из биоценозов особей, популяций или видов под действием биологических, экологических или биоценологических (биоценологическая среда) факторов. Нужно различать нормальную биологическую элиминацию — выпад старческих (сенильных) особей популяции; сверхтолерантную элиминацию — выпад от воздействия факторов среды, превосходящих толерантные (приспособительные) возможности вида (напр., от сильных засух и морозов); избирательную элиминацию — гибель части особей популяции из-за их более низкой жизнестойкости в режиме нормальных колебаний условий существования. Все три вида элиминации имеют меньшее или большее значение в регуляции видовой и популяционной состава биоценозов, в биоценологическом отборе. Однако только избирательная элиминация ведет к естественному отбору видов и к общему биоценогенезу.

Элювий (от лат. *eluo* — вымываю) — отложения, сформированные на месте горных пород, подвергшихся длительному выветриванию. Различается по степени размельчения породы.

Эндемичные биоценозы, ассоциации и формации (от греч. *endemos* — местный) — встречающиеся только в ограниченной области: напр., формация *Avenastreta krylovii* эндемична только для Якутии.

Эндемы, эндемизм (от греч. *endemos* — местный) — виды растений и животных, встречающиеся лишь в данном географическом регионе, а эндемизм — «абсолютная» особенность его флоры или фауны (Толмачев, 1974). Процент эндемов не является сопоставимым измерителем эндемизма регионов разных по величине своей территории, т. к. чем она крупнее, тем больший процент эндемов должна иметь (для территории планеты вся ее биота эндемична). Поэтому для сравнения флористического эндемизма разных территорий нужно пользоваться индексом эндемизма, определяемого по формуле

$$I_e = \frac{E_f}{E_n} \quad (\text{если } E_f > E_n), \text{ или } I_e = \frac{E_n}{E_f} \quad (\text{если } E_f < E_n), \text{ где } E_f —$$

фактический процент эндемизма; а E_n — нормальный для данного размера территории, определяемый по номограмме (рис. 47). Индекс эндемизма флоры суши Земного шара равен 1, а, напр., индек-

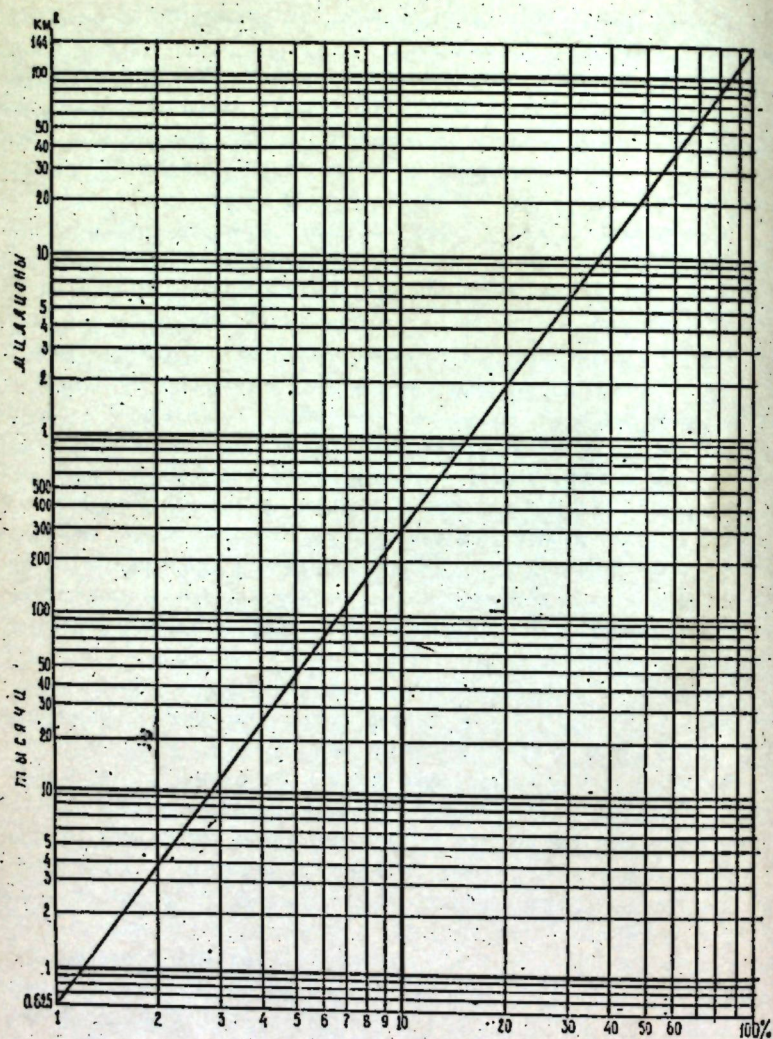


Рис. 47. Номограмма для определения величины нормального эндемизма. По размеру территории (ось ординат) находится соответствующая точка на диагонали и от нее — на оси абсцисс (%)

Монголии — 5,30, Тайвань +10,66, Каратау +1,83 (Быков, 1979).

Ср. анализ флоры и фауны.

Эндойкия — см. квартиранство.

Эндосмос (от греч. *endon* — внутрь и *osmos*) — диффузия веществ из окружающей среды внутрь клеток через их полупроницаемые мембраны. Происходит при большем осмотическом давлении внутри клеток (обычно создается сахарами, полисахаридами, аминокислотами), чем вне их. Основной путь минерального питания растений, усвоения пищи клетками кишечника у животных, питания большинства микроорганизмов. Большое значение имеет для транспорта веществ внутри многоклеточных организмов. Ср. *экзосмос*.

Эндотермические реакции (от греч. *endon* — внутри и *therme* — тепло) — реакции, сопровождающиеся поглощением тепла, напр. реакции фотосинтеза, в результате которых образуются органические вещества, чей энергетический уровень значительно выше, чем у исходных веществ. Ср. *экзотермические реакции*.

Эндотрофные организмы (от греч. *endon* — внутри и *trophé* — питание) — паразитные и сапротрофные (эндойкия — ср. *квартиранство*) организмы, обитающие внутри других организмов, их эндоконсорты. Ср. *эктотрофные организмы* и *консорция*.

Эндифиты и эндифилы (от греч. *endon* — внутри) — организмы, живущие в каменных породах (напр., сверлящие водоросли) и в растениях (напр., эндомикориза) и внутри животных (эндотрофные организмы).

Энергетика экосистем — обеспеченность ценоэкосистем энергией и ее использование. Включает следующие процессы: получение энергии из двух основных источников — солнечной радиации (*фотосинтез*) и энергии реакций окисления неорганических веществ (*хемосинтез*); транспорт энергии по *трофическим уровням* и каналам; использование энергии организмами для продуцирования биомассы и жизнедеятельности (с экологической *энтропией*). Единица энергии — *джоуль* (ранее — калория) — универсальная мера для оценки не только энергетического потока, но и продуктивности экосистем. Энтотофилия (от греч. *entómos* — насекомое и *philéo* — люблю) — см. *опыление*.

Энтропия экологическая (от греч. *entropia* — превращение) — необратимое рассеяние энергии экосистемами. Происходит двумя путями: обычная потеря тепла из-за градиентов температур между ценоэкосистемой (биота и почва) и окружающей средой, а также присущая только организмам и их биоценозам, потеря тепла в процессе дыхания и брожения в связи с освобождением энергии при экзотермических реакциях (происходящих в организмах). Выражается в джоулях на кельвин (Дж/К).

Эпизоотия (от греч. *epi* — на и *zōon* — животное) — широкое распространение заразной болезни животных. Вызывается обычно

внезапным вселением вида с большим биологическим потенциалом или резкими и сильными изменениями среды (ослабляющей, в частности, подверженных заболеванию животных). Ср. *эпифитотия*.

Эпийюкия — см. *квартирантство*.

Эпифитотия (от греч. *epi* — на и *phyton* — растение) — широкое распространение инфекционной болезни растений, вызванной, напр., ржавчиной, головней (на злаках), фитофторой (на картофеле). Причины те же, что и при *эпизоотии*.

Эпифиты (от греч. *epi* — на и *phyton* — растение) — растения, живущие на других растениях (форофитах); главным образом древесных (напр., многие папоротники и орхидные в тропических лесах). Эпифиты, поселяющиеся на листьях, называются *эпифиллами*. В сообществах являются звеньями консорциев (эпиконсорциев). Ср. *экобиоморфы*.

Эремофилы (от греч. *erēmos* — пустынный) — животные пустынь.

Эремофиты (от греч. *erēmos* — пустынный) — растения пустынь.

Эрозия (от лат. *erōsio* — разъедание) — процесс разрушения горных пород и почв водными потоками. Один из основных факторов формирования и изменения рельефа. Различается поверхностная и линейная (образование оврагов, балок, равнин) эрозия. Ср. *дефляция*.

Этология (от греч. *ethos* — характер и *logos* — учение) — наука о поведении организмов в условиях экосистем.

Лит.: *Панов Е. Н.* Этология — ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М., 1975; *Тинберген Н.* Поведение животных: Пер. с англ. яз. М., 1969; *Хайн Р. А.* Поведение животных: Пер. с англ. яз. М., 1975; *Терехин Э. С.* О возможности использования понятия «поведение» в изучении растений. — *Бот. журн.*, 1972, т. 57, № 1.

Эфемеронды (от греч. *ephēmeros* — мимолетный и *eidos* — вид, т. е. похожие на эфемерон: Коровин, 1935) — многолетние организмы, сместившие и сократившие ритмы своего развития: растения с коротким, обычно весенним, периодом развития; многие из них — геофиты, или геоэфемеронды; животные, в частности эфемерондные насекомые, активны лишь в весеннее время (Гилларов, 1970).

Эфемеры — однолетние растения и животные с коротким, обычно весенним, периодом развития.

Эхолокация (от *echo* и лат. *locatio* — размещение) — способность некоторых животных (дельфинов, летучих мышей, тюленей, некоторых птиц и др.) излучать высокочастотные звуковые сигналы и

воспринимать их отражение для обнаружения добычи или препятствий.

Ювенильные особи (от лат. *juvenilis* — юный) — подрастающие, юношеские особи в популяциях растений. См. *возрастной состав популяций*.

Ядовитые животные — животные, имеющие железы, которые вырабатывают токсины, служащие для защиты или добычи пищи. В СССР около 1500 видов. В основном это виды, относящиеся к рыбам, кишечнополостным, пресмыкающимся, червям, иглокожим, членистоногим и простейшим. Некоторые их яды (змеи, пчелы) используются в качестве лекарств.

Ядовитые растения — растения, вырабатывающие ядовитые вещества (алкалоиды, глюкозиды), которые служат им для защиты от хищников. В СССР около 400 видов, главным образом среди грибов, плаунов, однодольных растений. Некоторые из растительных ядов (атропин, морфин, стрихнин) употребляются в качестве лекарств.

Ядохимикаты — см. *пестициды*.

Яма почвенная — см. *почвенный разрез* и *почвенные горизонты*.

Ярус — часть *слоя* в биоценозе и агроценозе, к которой более или менее четко приурочены ассимилирующие (листья или стебли) или адсорбирующие и запасающие (корни, корневища, клубни, луковицы) органы растений. Ярус главного *слоя* называется главным, второстепенного — второстепенным. В ярусе могут быть выделены *пологи* и *биогоризонты*.

Ярусность — *расчлененность биоценоза и агроценоза на слои, ярусы, пологи, биогоризонты*, т. е. структурные или функциональные части, имеющие различную степень сомкнутости и принимающие различное участие в ассимиляции и аккумуляции веществ и энергии.

вне-
или
нос

рас-
рж:
чин

жи
вес
сах
ми
Ср

ты

гор
роп
и
ля

о

в
ны
с
по
т.

т.
ми
кс
ге

мс

лз

нс

кс

Борис Александрович Быков

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ

*Утверждено к печати Ученым советом Института ботаники
Академии наук Казахской ССР*

Рецензенты: доктор биол. наук С. А. Бедарев,
кандидаты биол. наук П. А. Салюков, С. А. Арыстангалиев

Зав. редакцией *Д. М. Глазырина*
Редактор *А. Н. Ведерникова*
Худ. редактор *А. Б. Мальцев*
Оформление художника *Н. Ф. Чурсина*
Техн. редактор *В. К. Горячкина*
Корректор *Р. С. Нигалиева*

ИБ № 1405

Сдано в набор 23.02.83. Подписано в печать 19.09.83.
Формат 84×108^{1/32}. Бум. тип. № 2. Литературная гарнитура.
Высокая печать. Усл. п. л. 11,3. Уч.-изд. л. 13,9. Тираж 6000.
Заказ 70. Цена 1 р. 20 к.

Издательство «Наука» Казахской ССР.
Типография издательства «Наука» Казахской ССР.
Адрес издательства и типографии: 480021, г. Алма-Ата, Шевченко, 23.

14-281