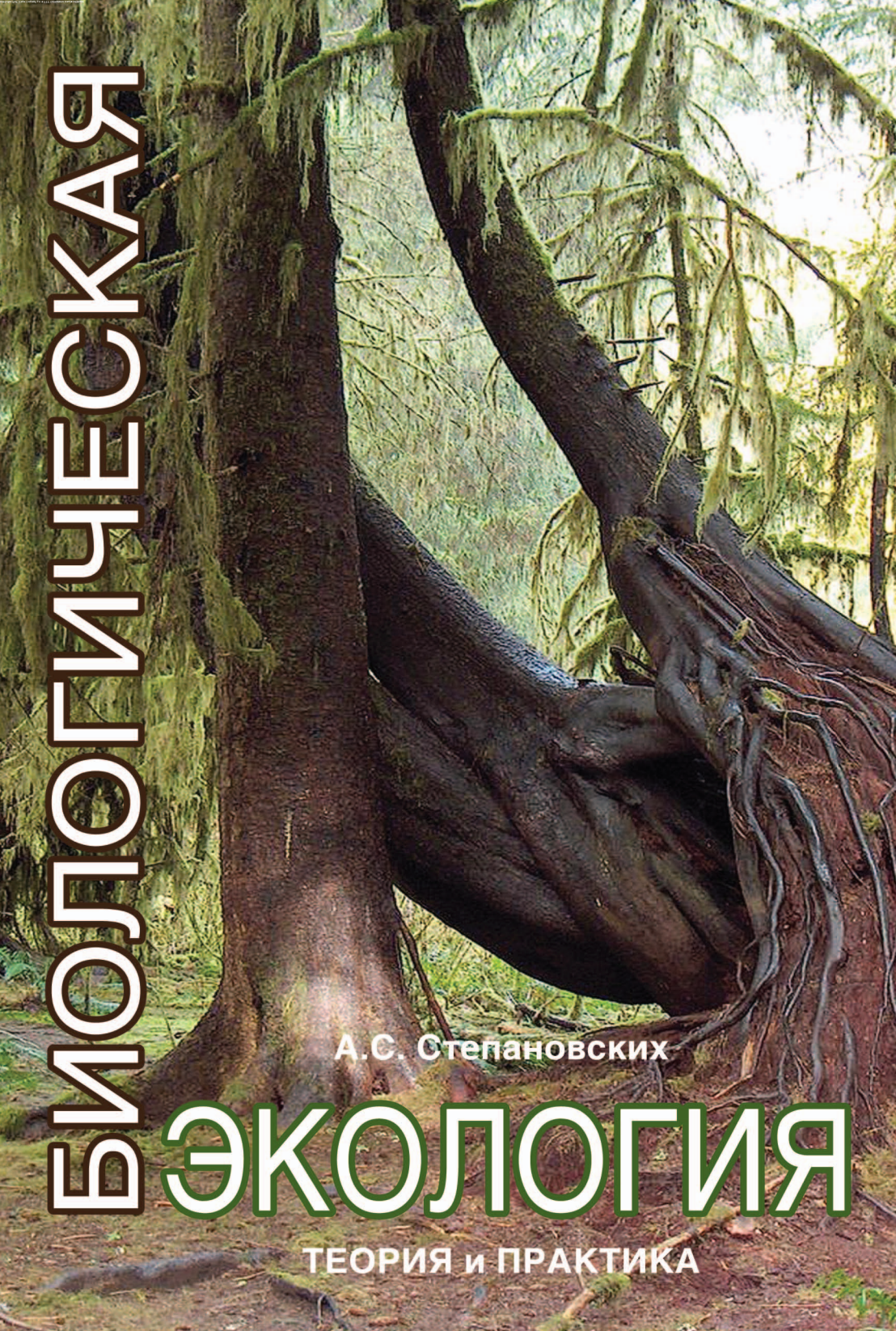

БИОЛОГИЧЕСКАЯ
А.С. Степановских
ЭКОЛОГИЯ
ТЕОРИЯ и ПРАКТИКА

А.С. Степановских

# БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

## теория и практика

*Допущено Учебно-методическим объединением вузов Российской Федерации по агрономическому образованию в качестве **учебника** для студентов высших учебных заведений, обучающихся по экологическим специальностям*

*Рекомендовано Учебно-методическим центром «Профессиональный учебник» в качестве **учебника** для студентов высших учебных заведений, обучающихся по экологическим специальностям*

ЮНИТИ
UNITY

Москва • 2012

**УДК 574(075.8)(076.5)**
**ББК 28.080я73-1**
**С79**

Р е ц е н з е н т ы:
д-р с.-х. наук, проф., засл. деятель науки РФ *В.А. Чулкина*
(Новосибирский государственный аграрный университет);
д-р с.-х. наук, проф., засл. изобретатель РФ *В.А. Савельев*;
канд. биол. наук, доц. *А.Н. Панфилова*
(Курганская государственная сельскохозяйственная академия им. Т.С. Мальцева);
д-р с.-х. наук, проф., засл. агроном РФ *В.В. Немченко*
(Курганский НИИ сельского хозяйства РАСХН)

Главный редактор издательства *Н.Д. Эриашвили*,
кандидат юридических наук, доктор экономических наук, профессор,
лауреат премии Правительства РФ в области науки и техники

**Степановских, Анатолий Сергеевич.**

**С79** Биологическая экология. Теория и практика: учебник для студентов вузов, обучающихся по экологическим специальностям / А.С. Степановских. — М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2012. — 791 с.

ISBN 978-5-238-01482-1

Агентство CIP РГБ

Излагаются главные положения современной экологии, строение и эволюция биосферы, роль живого вещества в биосфере. Рассматриваются основные среды жизни и адаптации к ним организмов, экологии особей, популяций, сообществ и экосистем, дается концепция ноосферы, освещаются экологические проблемы современности и пути их решения. Теоретический материал подкрепляется практическими заданиями, что облегчает освоение изучаемого материала.

Для студентов, обучающихся по экологическим специальностям, и преподавателей. Может быть полезным для студентов биологических специальностей вузов, преподавателей средних и средне-специальных учебных заведений, руководителей и специалистов по экологии.

**ББК 28.080я73-1**

ISBN 978-5-238-01482-1

© А.С. Степановских, 2009
© ИЗДАТЕЛЬСТВО ЮНИТИ-ДАНА, 2009
Принадлежит исключительное право на использование и распространение издания.
Воспроизведение всей книги или любой ее части любыми средствами или в какой-либо форме, в том числе в Интернет-сети, запрещается без письменного разрешения издательства.
© Оформление «ЮНИТИ-ДАНА», 2009

# ПРЕДИСЛОВИЕ

Экологические проблемы в начале XXI столетия стали одними из самых острейших. Неоспорим тот факт, что все более интенсивно потребляя природные ресурсы с помощью колоссально возрастающих по своей мощи технических средств, человечество неизмеримо улучшило условия развития своей цивилизации и своего роста как биологического вида. Вмешательство человека во все сферы природы вызывает резкое ухудшение состояния экологических систем, нередко даже гибель уникальных природных комплексов, сокращение и исчезновение популяций отдельных видов растений и животных, опасность необратимых изменений в структурах географических сфер, которые могут привести к непрогнозируемым отрицательным последствиям. Время стихийного, безоглядного использования природных ресурсов уже прошло. Природопользование должно осуществляться исключительно на научной основе, с учетом всех сложных процессов, происходящих в окружающей среде.

В решении экологических проблем велика роль подготовки экологических кадров, экологического образования и воспитания населения страны.

Издание учебника по биологической экологии вызвано необходимостью удовлетворить в нем потребности высших учебных заведений при подготовке студентов по экологическим специальностям. Вышедшие в последние годы учебники и учебные пособия отечественных и зарубежных авторов в большинстве своем посвящены частным вопросам биологической экологии, не полностью соответствуют учебной программе, не отражают всех ее вопросов.

В биологической экологии, теоретически обобщающей дисциплине, отрасли науки об общих закономерностях взаимоотношений организмов и среды, излагаются главные положения современной экологии, строение и эволюция биосферы, роль живого вещества в биосфере, рассматриваются основные среды жизни и адаптации к ним организмов, экологии особей, популяций, сообществ и экосистем, дается концепция ноосферы, отражаются экологические проблемы современности и пути их решения. Теоретический материал подкрепляется практическими заданиями, облегчающими освоение изучаемого материала.

При подготовке учебника широко использованы материалы учебников и учебных пособий отечественных и зарубежных авторов. Всем им выражается глубокая благодарность.

# 1. ВВЕДЕНИЕ: ПРЕДМЕТ ЭКОЛОГИИ

## 1.1. Краткая история экологии

Слово «экология» образовано от греческого «oikos», что означает дом (жилище, местообитание, убежище) и «logos» — наука. В буквальном смысле экология — это наука об организмах «у себя дома». Наука, в которой особое внимание уделяется «совокупности или характеру связей между организмами и окружающей средой». В настоящее время большинство исследователей считает, что *экология* — это наука, изучающая отношения живых организмов между собой и окружающей средой, или наука, изучающая условия существования живых организмов, взаимосвязи между средой, в которой они обитают.

Экология приобрела практический интерес еще на заре развития человечества. В примитивном обществе каждый индивидум для того, чтобы выжить, должен был иметь определенные знания об окружающей его среде, о силах природы, растениях и животных. Можно утверждать, что цивилизация возникла тогда, когда человек научился использовать огонь и другие средства и орудия, позволяющие ему изменять среду своего обитания. Как и другие области знания, экология развивалась непрерывно, но неравномерно на протяжении истории человечества. По дошедшим до нас орудиям охоты, наскальным рисункам о способах культивирования растений, лова животных, обрядам люди еще на заре становления человечества имели отдельные представления о повадках животных, образе их жизни, о сроках сбора растений, употребляемых для их нужд, о местах произрастания растений, о способах выращивания и ухода за ними. Некоторые сведения подобного рода находим в сохранившихся памятниках древнеегипетской, индийской, тибетской культур.

Петроглифы в бухте Саган-Заба — подлинная жемчужина древней культуры народов Сибири (рис. 1.1).

Египтяне еще за 4000 лет до нашей эры составили описание применяемых в Египте лекарственных растений — подобие фармокопеи. Одно из дошедших до нас свидетельств — папирус Георга Эберса, названный в честь его первооткрывателя (рис. 1.2).

Элементы экологии имеют место в эпических произведениях и легендах. Например, в древнеиндийских сказаниях «Махабха-

**Рисунок 1.1 — Петроглифы в бухте Саган-Заба — уникальное явление среди всех других наскальных изображений Сибири**

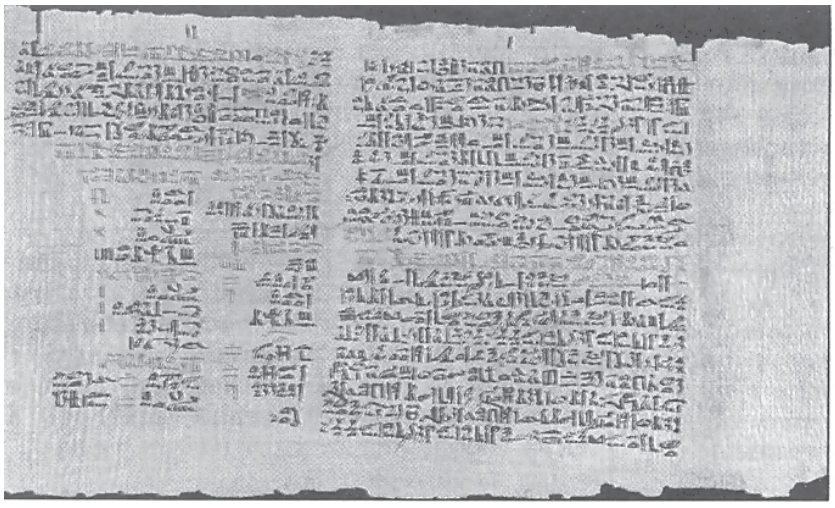
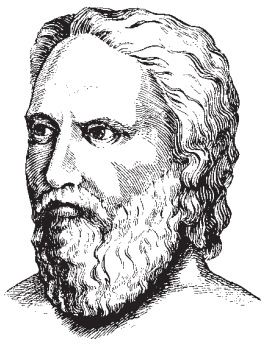


**Рисунок 1.2 — Папирус Георга Эберса (Египет, 1570 г. до н.э.)**

рата» (VI—II вв. до н. э.) даются сведения о повадках и образе жизни около 50 видов животных, сообщается об изменениях численности некоторых из них. В рукописных книгах Вавилонии есть описания способов обработки земли, указывается время посева культурных растений, перечисляются птицы и животные вредные для земледелия. В китайских хрониках IV—II вв. до н. э. описываются условия произрастания различных сортов культурных растений.

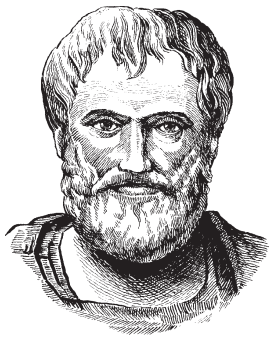


**Гераклит Эфесский**

В трудах ученых античного мира — Гераклита (530-470 до н. э.), Гиппократа (ок.460-ок.370 до н. э.), Аристотеля (384-322 до н. э.) и др. — были сделаны дальнейшие обобщения экологических фактов.

Аристотель всесторонний мыслитель Древней Греции, выдающийся исследователь природы тех времен. Им впервые были обобщены биологические знания, накопленные человечеством, разработана систематика животного мира. Он разделил всех живых существ на две группы: животных с кровью и бескровных (в настоящее время это позвоночные и беспозвоночные).

Аристотель в своей «Истории животных» описал более 500 видов известных ему животных, рассказал об их поведении. Так начинался *первый этап* развития науки — накопление фактического материала и первый опыт его систематизации. Ученик Аристотеля, «Отец ботаники» Теофраст Эрезийский (372-287 до н. э.) описал влияние почвы и климата на структуру растений, наблюдаемое им на огромных пространствах Древнего Средиземноморья. В своих работах он впервые предложил разделить покрытосеменные растения на основные жизненные формы: деревья, кустарники, полукустарники, травы. К этому периоду относится знаменитая «Естественная история» Плиния Старшего (23-79 н. э.).



**Аристотель**

В средние века интерес к изучению природы ослабевает, заменяясь господ-

ством схоластики и богословием. Связь строения организмов с условиями среды толковалась как воплощение воли бога. Людей сжигали на кострах не только за идеи развития природы, но и за чтение книг древних философов. В этот период, затянувшийся на целое тысячелетие, только единичные труды содержат факты научного значения. Большинство сведений этого периода имеют прикладной характер, опираются на описание целебных трав (Разес, 850-923; Авиценна, 980-1037), культивируемых растений и животных, на знакомство с природой далеких стран (Марко Поло, XIII в., Афанасий Никитин, XV в.).

Началом новых веяний в науке в период позднего средневековья являются труды Альберта Великого (Альберт фон Больштедт, ок.1193-1280). В своих книгах о растениях он придает большое значение условиям их местообитания, где помимо почвы важное место уделяет «солнечному теплу», рассматривая причины «зимнего сна» у растений; размножение и рост организмов ставит в неразрывную связь с их питанием.

Крупными сводами средневековых знаний о живой природе являлось многотомное «Зеркало природы» Венсена де Бове (XIII в.), «Поучение Владимира Мономаха» (XI в.), ходившие в списках на Руси, «О поучениях и сходствах вещей» доминиканского монаха Иоанна Сиенского (начало XIV в.).

Географические открытия в эпоху Возрождения, колонизация новых стран явились толчком к развитию биологических наук. Накопление и описание фактического материала — характерная черта естествознания этого периода. Однако, несмотря на то, что в суждениях о природе господствовали метафизические представления, в трудах многих естествоиспытателей имели место явные свидетельства экологических знаний. Они выражались в накоплении фактов о разнообразии живых организмов, их распространении, в выявлении особенностей строения растений и животных, живущих в условиях той или иной среды. Первые систематики — А. Цезальпин (1519-1603), Д. Рей (1623-1705), Ж. Турнефор (1656-1708) утверждали, что существует зависимость растений от условий и мест их произрастания или возделывания. Сведения о поведении, повадках, образе жизни животных, сопровождавшие описание их строения, называли «историей» жизни животных. Известный английский химик Р. Бойль (1627-1691) является первым ученым, осуществившим экологический экспери-

мент. Он опубликовал результаты сравнительного изучения влияния низкого атмосферного давления на различных животных.

В XVII в. Ф. Реди экспериментально доказал невозможность самозарождения сколько-нибудь сложных животных.

Карл Линней (1707-1778) большое значение придавал изучению взаимных отношений естественных тел, на которых основывается равновесие в природе. Он сравнивал природу с человеческой общиной, живущей по определенным законам.

**Карл Линней**

К. Линней в книге «Системы природы» (1735 г.) обосновал систему соподчиненных номенклатурных категорий (класс, семейство, порядок, род, вид), ввел двойное название растений и животных, включавшее родовое и видовое названия, описал новые виды растений и животных.

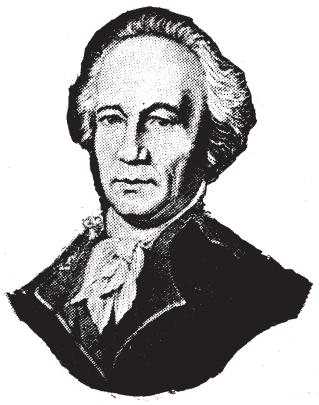
В XVII—XVIII вв. в работах, посвященных отдельным группам живых организмов, экологические сведения зачастую составляли значительную часть, например, в трудах А. Реомюра о жизни насекомых (1734), Л. Трамбле о гидрах и мшанках (1744), а также в описаниях натуралистами путешествий. Антони ван Левенгук (1632-1723), более известный как один из первых микроскопистов, был пионером в изучении пищевых цепей и регуляции численности организмов. По сочинениям английского ученого Р. Брэдли видно, что он имел четкое представление о биологической продуктивности. На основании путешествий по неизведанным краям России в XVIII в. С.П. Крашенинниковым, И. И. Лепехиным, П.С. Палласом и другими русскими географами и натуралистами указывалось на взаимосвязанные изменения климата, животного и растительного мира в различных частях обширной страны. В своем капитальном труде

**С.П. Крашенинников**

**П.С. Паллас**

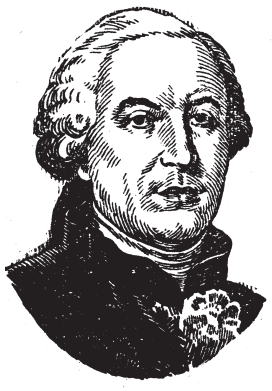
«Зоография» П.С. Паллас подробно описал образ жизни 151 вида млекопитающих и 425 видов птиц и такие биологические явления, как миграции, спячка, взаимоотношения родственных видов и т. д. П.С. Палласа, по определению Б.Е. Райкова (1947), можно считать «одним из основателей экологии животных». Идеи влиянии среды на организм высказывал М.В. Ломоносов (1711-1765). В трактате «О слоях земных» (1763) М. В. Ломоносов писал: «...напрасно многие думают, что все, как мы видим, сначала создано творцом...». Изменения в неживой природе он рассматривал как непосредственную причину изменений растительного и животного мира. По останкам вымерших форм животных (моллюсков и насекомых) он судил об условиях их существования в прошлом. Влиянию среды на организм много внимания уделял ученый-агроном А.Т. Болотов (1738—1833). На основании наблюдений он разработал приемы воздействия на молодые растения яблони, определил роль минеральных солей в жизни растений, создал одну из первых классификаций местообитаний, затронул вопросы взаимоотношений между организмами.

**М.В.Ломоносов**



**А.Т. Болотов**

Во второй половине XVIII в. проблема влияния внешних условий нашла отражение в работах французского естествоиспытателя Ж. Бюффона (1707—1788). Он обратил внима-



**Ж.-Л.Л. Бюффон**

ние, что на разных материках живут представители одних и тех же или близких родов и отрядов, однако представленные разными видами. В книге «О дегенерации животных» Ж. Бюффон объяснял эти изменения тремя причинами: температурой климата, качеством пищи и гнетом порабощения (одомашнивания). В качестве причины изменчивости он выдвигал и внутреннюю тенденцию к изменениям, наследование приобретенных признаков.

В титаническом труде «Естественная история» четко просматривается материалистический взгляд на неразрывность материи и движения. «Материя без движения никогда не существовала, — пишет он, — движение, следовательно, столь же старо, как и материя». Ж.-Л. Л. Бюффон отрицает божественное происхождение Земли. «Естественная история» явилась той почвой, на которой взошли ростки эволюционизма Ж.Б. Ламарка, выросло эволюционное учение Ч. Дарвина. Создание эволюционной концепции развития природы — главное теоретическое достижение Жана-Батиста Ламарка (1744-1829). В «Философии зоологии» (1809) он дает эволюционное обоснование «лестницы существ». Ж.-Б. Ламарк считал влияние «внешних обстоятельств» одной из самых важных причин приспособительных изменений организмов, эволюции животных и растений.

**Ж.-Б. Ламарк**

Одним из наиболее ярких представителей метафизического естествознания был Жорж Кювье (1769-1832). Он отвергал принцип исторического развития и не признавал идеи изменяемости видов. Однако объективно и независимо от его личных взглядов он в значительной степени содействовал подготовке фактической базы эволюционной теории. Ж. Кювье сделал очень много для

**Ж. Кювье**

выяснения границ естественных групп животных. Это связано прежде всего с тем, что к характеристике систематических групп он привлекал не отдельные признаки, а совокупность признаков, включая анатомические. На основе сравнительно-анатомических исследований он приходит к выводу, что каждая естественная группа характеризуется целостной системой всегда закономерно сосуществующих признаков — системой, которую можно обнаружить у всех представителей данной группы.

По мере развития зоологии и ботаники происходило накопление фактов экологического содержания, свидетельствующего, что к концу XVIII в. у естествоиспытателей начали складываться элементы особого, прогрессивного подхода к изучению явлений природы, об изменениях организмов в зависимости от окружающих условий и обусловленном их влиянием многообразии форм. Вместе с тем экологических идей как таковых еще нет, лишь начала складываться экологическая точка зрения на изучаемые явления природы.

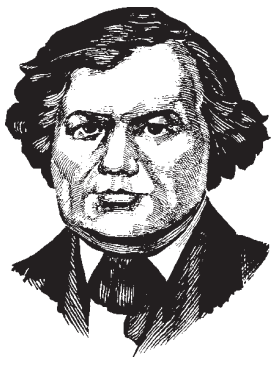
*Второй этап развития* науки связан с крупномасштабными ботанико-географическими исследованиями в природе. Появление в начале XIX столетия биогеографии способствовало дальнейшему развитию экологического мышления. Подлинным основоположником экологии растений принято считать А. Гумбольдта (1769-1859), опубликовавшего в 1807 году работу «Идеи о географии растений», где на основе своих многолетних наблюдений в Центральной и Южной Америке он показал влияние климатических условий, особенно температурного фактора, на распространение растений. В сходных зональных и вертикально-поясных географических условиях у растений разных таксономи-

**А. Гумбольдт**

ческих групп вырабатываются сходные «физиономические» формы, т. е. одинаковый внешний облик.По распределению и соотношению этих форм можно судить о специфике физико-географической среды. Появились первые специальные работы, посвященные влиянию климатических факторов на распространение и биологию животных, среди них книги немецкого зоолога К. Глогера (1833) об изменениях птиц под влиянием климата, датчанина Т. Фабера (1826) об особенностях северных птиц, К. Бергмана (1848) о географических закономерностях в изменении размеров теплокровных животных.

В 1832 году О. Декандоль обосновал необходимость выделения особой научной дисциплины «Эпиррелогия», изучающей влияние на растения внешних условий и воздействие растений на окружающую среду или, говоря современным языком экологии, среду, в которой существуют растения, стали понимать как совокупность действующих экологических факторов. Число таких факторов по мере расширения и углубления исследований по экологии растений возрастало, а оценка значимости отдельных факторов изменялась. О. Декандоль писал: «Растения не выбирают условия среды, они их выдерживают или умирают. Каждый вид, живущий в определенной местности, при известных условиях представляет как бы физиологический опыт, демонстрирующий нам способ воздействия теплоты, света, влажности и столь разнообразных модификаций этих факторов».

Русский ученый Э.А. Эверсман рассматривал организмы в тесном единстве с окружающей средой. В работе «Естественная история Оренбургского края» (1840) он четко разделяет факторы среды на абиотические и биотические, приводит примеры борьбы и конкуренции между организмами, между особями одного и разных видов.



**К. Ф. Рулье**

Экологическое направление в зоологии лучше других было сформулировано другим русским ученым К.Ф. Рулье (1814-1858). Он считал необходимым развитие особого направления в зоологии, посвященного всестороннему изучению и объяснению жизни животных, их сложных взаимоотношений с окружа-

ющим миром. К. Ф. Рулье подчеркивал, что в зоологии наряду с классификацией отдельных органов нужно производить «разбор явлений образа жизни». Здесь следует различать явления жизни особи (выбор и запасание пищи, выбор и постройка жилища и т. д.,) и «явления жизни общей»: (взаимоотношения родителей и потомства, законы количественного размножения животных, отношения животных к растениям, почве, к физиологическим условиям среды). Вместе с этим следует изучать периодические явления в жизни животных — линьку, спячку, сезонные перемещения и др., Следовательно, К. Ф. Рулье разработал широкую систему экологического исследования животных, «зообиологии», в его понимании, и оставил ряд трудов типично экологического содержания, таких, как типизация общих особенностей водных, наземных и роющих позвоночных. Научные работы К.Ф.Рулье оказали значительное влияние на направление и характер исследований его учеников, и последователей Н.А. Северцова (1827-1885), А. Н. Бекетова (1825-1902).Так, Н.А.Северцов в книге «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855) впервые в России изложил глубокие экологические исследования животного мира отдельного региона. Исследования носили динамический характер и представляли собой наблюдения за изменением группировок наземных позвоночных животных в течение ряда лет, по сезонам и в течение суток, устанавливающие взаимную связь между организмами. Он сформулировал теоретические установки следующими словами: «В оценке явлений органической природы должно обращаться внимание преимущественно на многопричинность и текущее образование или ход явления, которое зависит: 1) от организма животного или растения; 2) от всей сложности внешних условий: климата, местности, пищи, безопасности; 3) от всего ряда предшествовавших жизненных явлений изучаемого животного или растения, ряда, в котором каждое явление зависит от предыдущих и обуславливает последующие».

**Н.А. Северцов**

В 40-50-х годах XIX в. получила известность деятельность российского зоолога А.Ф. Миддендорфа (1815-1894). Он совершил экспедиции на Кольский полуостров (1840 г.), на Таймыр, в Якутию и на Дальний Восток (1843-1844 гг.). Целью путешествий являлось определение видового состава сибирской флоры и фауны, изучение условий существования организмов в субарктических и арктических районах Сибири, особенностей их строения и образа жизни. А.Ф. Миддендорф анализировал строение покровов и окраски северных животных в зависимости от климатических условий, терморегуляцию у животных, в первую очередь у млекопитающих, изучал сезонные перемещения, миграции северных животных и т.д.

**А.Ф. Миддендорф**

Результаты исследований нашли отражение в четырехтомном труде «Путешествие на север и восток Сибири» (1859-1875 гг.), обогатившие науку новыми данными о природе северной Азии. Он впервые установил понятие границы леса, отметил основные закономерности в очертании полярной границы лесов.

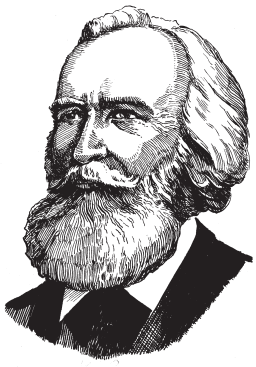
Таким образом, ученые начала XIX в. анализировали закономерности организмов и среды, взаимоотношения между организмами, явления приспособляемости и приспособленности. Однако разрешение этих проблем, дальнейшее развитие науки экологии произошло на базе эволюционного учения Ч. Дарвина (1809-1882). Он по праву является одним из пионеров экологии. В книге «Происхождение видов» (1859) им показано, что «борьба за существование» в природе приводит к естественному отбору и является движущим фактором эволюции. Стало ясно, что взаимоотношения живых существ и связи их с неорганическими компонентами среды («борьба за существование») — большая самостоятельная область исследований.

**Ч. Дарвин**

Английский естествоиспытатель Т.П. Гексли (1825-1895), ближайший соратник Ч. Дарвина, популяризатор его учения, установил общность происхождения птиц и пресмыкающихся.

К.А. Тимирязев (1843-1920) — один из основоположников современного учения о фотосинтезе, много сделал для распространения дарвинизма в России. Его фундаментальный труд «Чарльз Дарвин и его учение» является и сегодня важным пособием по основам дарвинизма.

Победа эволюционного учения в биологии открыла, таким образом, *третий этап* в истории экологии, для которого характерно дальнейшее увеличение числа и глубины работ по экологическим проблемам. В этот период завершилось отделение экологии от других наук. Экология, родившись в недрах биогеографии, в конце XIX в. благодаря учению Ч. Дарвина превратилась в науку об адаптациях организмов. Однако сам термин «экология» для новой области знаний впервые был предложен немецким зоологом Э. Геккелем (1834-1919) в 1866 году. Он дал следующее определение этой науки: «Это познание экономики природы, одновременное исследование всех взаимоотношений живого с органическими и неорганическими компонентами среды, включая непременно неантагонистические и антагонистические взаимоотношения растений и животных, контактирующих друг с другом». Э. Геккель относил экологию к биологическим наукам и наукам о природе, интересующимся всеми сторонами жизни биологических организмов. Термин «экология» в дальнейшем получил всеобщее признание. Во второй половине XIX столетия содержанием экологии являлось главным образом изучение образа жизни животных и растений, их адаптации к климатическим условиям — температуре, световому режиму, влажности и т. д. В этой области был сделан ряд важных обобщений, исследований. Датский ботаник Е. Варминг в книге «Ойкологическая география растений» (1895) излагает основы экологии растений, четко формулируя ее задачи. Изложив основные положения экологии отдельных растений и растительных сообществ, он создал



**Э. Геккель**

стройную систему фитоэкологических взглядов и с полным основанием может быть назван отцом экологии.

А.Н. Бекетов (1825-1902) в научной работе «География растений» (1896) впервые сформулировал понятие биологического комплекса как суммы внешних условий, установил связь особенностей анатомического и морфологического строения растений с их географическим распространением, указал на значение физиологических исследований в экологии. Им же были детально разработаны вопросы межвидового и внутривидового взаимоотношений организмов. Д. Аллен (1877) нашел ряд общих закономерностей в изменении пропорций тела и его выступающих частей, в окраске североамериканских млекопитающих и птиц в связи с географическими изменениями климата.

В конце 70-х годов XIX в. параллельно с данными исследованиями возникло новое направление. Немецкий гидробиолог К. Мебиус в 1877 году на основе изучения устричных банок Северного моря обосновал представление о биоценозе как о глубоко закономерном сочетании организмов в определенных условиях среды. Биоценозы, или природные сообщества, по К. Мебиусу, обусловлены длительной историей приспособления видов друг к другу и к исходной экологической обстановке. Он утверждал, что всякое изменение в каком-либо из факторов биоценоза вызывает изменения в других факторах последнего. Его труд «Устрицы и устричное хозяйство» положил начало биоценологическим исследованиям в природе. Изучение сообществ в дальнейшем обогатилось методами учета количественных соотношений организмов. Учение о растительных сообществах обособилось в отдельную область ботанической экологии. Значительная роль в этом принадлежит русским ученым С. И. Коржинскому (1861-1900) и И. К. Пачоскому (1864-1942), назвавших новую науку фитосоциологией, переименованную позднее в фитоценологию, а затем — в геоботанику. К этому же периоду относится деятельность знаменитого русского ученого В. В. Докучаева (1846—1903). В.В. Докучаев в своем труде «Учение о зонах природы» писал, что ранее изучались отдельные тела, явления и стихии — вода, земля,

**В. В. Докучаев**

но не их соотношения, не та генетическая вековечная и всегда закономерная связь, какая существует между силами, телами и явлениями, между мертвой и живой природой, между растительными, животными и минеральными царствами с одной стороны, человеком, его бытом и даже духовным миром. Учение В. В. Докучаева о природных зонах имело исключительное значение для развития экологии. В целом его работы легли в основу геоботанических исследований, положили начало учению о ландшафтах, дали толчок широким исследованиям взаимоотношений растительности и почвы. Идея В. В. Докучаева о необходимости изучения закономерностей функционирования природных комплексов получила дальнейшее развитие в книге видного лесовода Г. Ф. Морозова «Учение о лесе», в учении В. Н. Сукачева о биогеоценозах.

В начале XX столетия оформились экологические школы гидробиологов, фитоценологов, ботаников и зоологов, в каждой из которых развивались определенные стороны экологической науки. В 1910 году на III Ботаническом конгрессе в Брюсселе экология растений разделилась на экологию особей и экологию сообществ. По предложению швейцарского ботаника К. Шретера экология особей была названа *аутэкологией* (от греч. «autos» — сам и «экология»), а экология сообществ — *синэкологией* (от греческой приставки «syn», обозначающей «вместе»). Такое деление вскоре было принято и в зооэкологии. Появились первые экологические сводки: руководство к изучению экологии животных Ч. Адамса (1913), книга В. Шелфорда о сообществах наземных животных (1913), С. А. Зернова по гидробиологии (1913) и др. В 1913—1920 гг. были организованы экологические научные общества, основаны журналы, экологию начали преподавать в ряде университетов. В экологии получило развитие количественное рассмотрение изучаемых явлений и процессов, связанных с именами А. Лотки (1925), В. Вольтерры (1926).

После разносторонних исследований к 30-м годам XX столетия определились основные теоретические представления в области биоценологии: о границах и структуре биоценозов, степени устойчивости, возможности саморегуляции этих систем. Углублялись исследования типов взаимосвязей организмов, лежащих в основе существования биоценозов. Проблему взаимодействия живых организмов с неживой природой подробно разработал В. И. Вернадский (1863-1945) в 1926 году, подготовив усло-

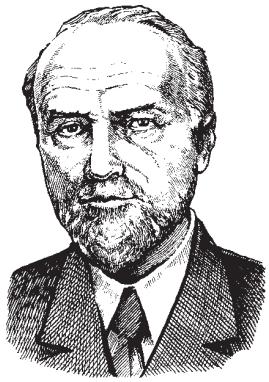
вия для понятия единого целого биологических организмов с физической средой их обитания.

**В.И. Вернадский**

Большой вклад в фитоценологические исследования внесли в России В.Н. Сукачев, Б. А. Келлер, В. В. Алехин, Л. Г. Раменский, А.П. Шенников, за рубежом — Ф. Клементс в США, К. Раункиер в Дании, Г. Дю Рие в Швеции, И. Браун-Бланк в Швейцарии. Были созданы разнообразные системы классификации растительности на основе морфологических (физиономических), эколого-морфологических, динамических и других особенностей сообществ; разработаны представления об экологических индикаторах, изучены структура, продуктивность, динамические связи фитоценозов.

Продолжая традиции К. А. Тимирязева, в разработку физиологических основ экологии растений много ценного внес Н.А. Максимов.

В 30-40-х годах XX столетия появились новые сводки по экологии животных, в которых излагались теоретические проблемы общей экологии: К. Фридерикса (1930), Ф. Боденгеймера (1938) и др.



**Д. Н. Кашкаров**

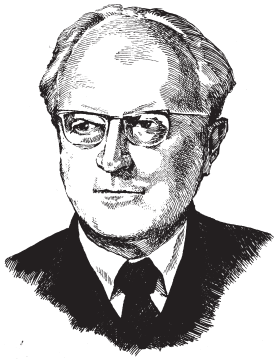
В развитие биологической экологии значительный вклад внес Д.Н. Кашкаров (1878- 1941). Ему принадлежат такие книги, как «Среда и общество», «Жизнь пустыни». Он является автором первого в нашей стране учебника по основам экологии животных (1938). По инициативе Д. Н. Кашкарова регулярно издавался сборник «Вопросы экологии и биоценологии».

В этот период оформилась новая область экологической науки—популяционная экология. Английский ученый Ч. Элтон в книге «Экология животных» (1927) переключает внимание с отдель-

ного организма на популяцию как единицу, которую следует изучать самостоятельно. На этом уровне выявляются свои особенности экологических адаптации и регуляций.

Колебания численности особей в популяциях, возникающих под влиянием биотических и абиотических факторов, Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1900-1981) в 1928 году были названы популяционными волнами. Всеобщность флуктуаций численности особей в популяциях С.С. Четвериков (1880-1959) назвал волнами жизни, указав на их общее и особенно эволюционное значение.

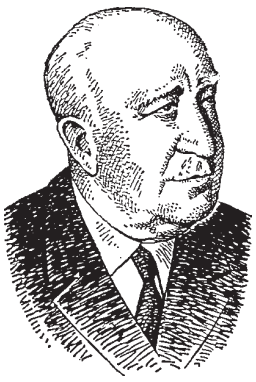
На развитие популяционной экологии в нашей стране оказали влияние С.А. Северцов, Е.Н. Синская, И.Г. Серебряков, М. С. Гиляров, Н.П. Наумов, Г.А. Викторова, Т.А. Работнова, А.А. Уранова, С.С. Шварц и др.



**М. С. Гиляров**

Е. Н. Синская (1948) провела исследования по выявлению экологического и географического полиморфизма видов растений. И. Г. Серебряковым была создана новая, более глубокая классификация жизненных форм. М.С. Гиляров (1912-1985) в 1949 году выдвинул предположение, что почва послужила переходной средой в завоевании членистоногими суши. Исследования С. С. Шварца эволюционной экологии позвоночных животных привели к возникновению палеоэкологии, задачей которой является восстановление картины образа жизни вымерших форм.

В начале 40-х годов XX столетия наступил *четвертый* этап в истории экологии, возникает новый подход к исследованиям природных экосистем. Г. Гаузе (1934) провозгласил свой знаменитый принцип конкурентного исключения, указав на важность трофических связей как основного пути для потоков энергии через природные сообщества, что явилось весомым вкладом в появление концепции экосистемы. Английский ученый А. Тенсли в 1935 году в работе «Правильное и неправильное использование концепций и терминов в экологии растений» ввел в экологию термин «экологическая система». Основное достижение А. Тенсли заключается в успешной попытке интегрировать биоценоз с биотопом на



**В. Н. Сукачев**

уровне новой функциональной единицы — экосистемы. В 1942 г. В. Н. Сукачев (1880-1967) обосновал представление о биогеоценозе. В этих понятиях нашла отражение идея единства совокупности организмов с абиотическим окружением, о закономерностях, лежащих в основе всего сообщества и окружающей неорганической среды — о круговороте вещества и превращениях энергии. Начались работы по точному определению продуктивности водных сообществ (Г. Г. Винберг, 1936). В 1942 году американский ученый Р. Линдеман изложил основные методы расчета энергетического баланса экологических систем. С этого периода стали принципиально возможными расчеты и прогнозирование предельной продуктивности популяции и биоценозов в конкретных условиях среды. Развитие экосистемного анализа привело к возрождению на новой экологической основе учения о биосфере, принадлежащего крупнейшему ученому В. И. Вернадскому, который в своих идеях намного опередил современную ему науку. Биосфера предстала как глобальная экосистема, стабильность и функционирование которой основаны на экологических законах обеспечения баланса вещества и энергии.

В 50-90 гг. XX столетия вопросам экологии посвящены работы видных отечественных и зарубежных исследователей, ученых, таких, как Р. Дажо (Основы экологии, 1975), Р. Риклефс (Основы общей экологии, 1979), Ю. Одум (Основы экологии, 1975; Экология, 1986), М. И. Будыко (Глобальная экология, 1977), Г. А. Новиков (Основы общей экологии и охраны природы, 1979), Ф. Рамад (Основы прикладной экологии, 1981), В. Тишлер (Сельскохозяйственная экология, 1971),С.Г.Спурр, Б. В. Барнес (Лесная экология, 1984), В.А. Радкевич (Экология, 1983,1997), Ю.А. Израэль (Экология и контроль природной среды, 1984), В. А. Ковда (Биогеохимия почвенного покрова, 1985), Дж. М. Андерсон (Экология и науки об окружающей среде: биосфера, экосистемы, человек, 1985), Г.В. Стадницкий, А.И. Родионов (Экология, 1988,1996), Н.Ф. Реймерс (Природопользование, 1990; Экология, 1994), Г.Л. Тыш-

кевич (Экология и агрономия, 1991), Н.М. Чернова, А.М. Былова (Экология, 1988), Т.А. Акимова, В. В. Хаскин (Основы экоразвития, 1994; Экология, 1998), В.Ф. Протасов, А.В. Молчанов (Экология, здоровье и природопользование в России, 1995), Н.М. Мамедов, И. Т. Суравегина (Экология, 1996), К. М. Петров (Общая экология, 1996), А.С. Степановских (Общая экология, 1996, 1999, 2000, 2005; Экология, 1997, 2000, 2001; Охрана окружающей среды, 1998, 2000; Прикладная экология, 2003) и другие.

**Н. Ф. Реймерс**

Н.Ф. Реймерс (1931-1993), доктор биологических наук, видный российский ученый, внесший значительный вклад в развитие экологии. Автор таких фундаментальных работ, как Природопользование (1990), Экология (1994). Анализ понятий «экология», нашедших отражение в его работах, позволяет сделать заключение, что сегодня категория «экология» является сложным междисциплинарным научным комплексом идей, который затрагивает все области знаний о природе. Вершина естествознания — *мегаэкология*.

**Н. Н. Моисеев**

Ученый с мировым именем, доктор физико-математических наук, академик Н.Н. Моисеев (1917-2000) в результате многолетних исследований сформировал систему взглядов на развитие биосферы, впоследствии получившей название «универсальный эволюционизм». Он считал, что устремление к новой цивилизации должно реализоваться через коэволюцию (совместную, взаимосвязанную эволюцию) человеческого общества и биосферы.

Анализируя историю экологии как науки, нельзя не заметить, что развитие экологии задержалось минимум на пятьдесят лет по сравнению с такими

дисциплинами, как эмбриология и генетика. К некоторым причинам отставания экологии относятся:

• недооценка потребности открыть законы, применяемые ко всему живому. Экология находится здесь во многих случаях на аналитической стадии. Изучение взаимоотношений организмов друг с другом и со средой не может идти без учета огромного разнообразия животного и растительного мира, и если общие законы существуют, то в ряде случаев их еще предстоит открыть;

• степень развития научных знаний вынуждала ученых к изучению изолированных естественных явлений, как если бы они были независимы и не связаны друг с другом. Французский ученый О. Конт в своих трудах проводил мысль о жестких барьерах между науками. Для некоторых ученых такой подход стал привычным. Он вынуждал их рассматривать предметы и явления вне существующих между ними взаимосвязей, тогда как взаимодействие — это первая особенность при рассмотрении научных фактов в совокупности. Эти искусственные барьеры рушатся в XX столетии с появлением новых отраслей знания, сформировавшихся на основе слияния отдельных наук — физики и химии, химии и биологии.

Рождение и развитие экологии — науки, обязанной своим появлением на свет разнообразным дисциплинам и имеющей свои собственные методы, относится к этому же периоду. В настоящее время в экологии просматривается все большая тенденция к превращению ее в науку, в которой для охвата всех сторон изучаемого предмета работа ведется группами ученых;

• отсутствие реальных перспектив ее развития вплоть до 30-х годов XX столетия. Казалось, что эта наука в отличие, например, от медицины, успеху которой способствовали лабораторные исследования, ограничивалась теоретическими изысканиями. В XIX, в начале XX вв., а иногда и сейчас, непосредственное перенесение на природу методов, выработанных в лабораторных условиях, часто приводило к непредвиденным, катастрофическим последствиям. Эта ошибочная практика постепенно заставила обратить внимание на экологию, к учету человеком в своей деятельности экологических законов.

В конце XX – начале XXI столетий наметился *пятый период* в истории экологии, происходит «экологизация» науки. Это связано с осознанием огромной роли экологических знаний, с пониманием того, что деятельность человека зачастую не просто на-

носит вред окружающей среде, но и воздействует на нее отрицательно, изменяя условия жизни людей, угрожает самому существованию человечества.

## 1.2. Содержание, предмет и задачи экологии

*Содержание* современной экологии лучше всего можно определить, исходя из концепции уровней организации, которые составляют своеобразный «биологический центр» (рис 1.3).

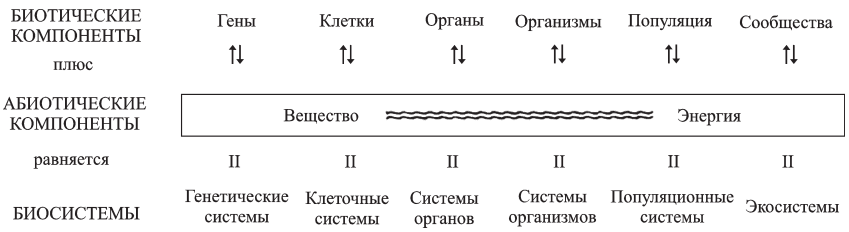



**Рисунок 1.3 — Спектр уровней организации (по Ю. Одуму, 1986)**

Ген, клетка, орган, организм, популяция, сообщество — основные уровни организации жизни. Расположены в иерархическом порядке — от малых систем к крупным. На каждом уровне или ступени в результате взаимодействия с окружающей физической средой (энергией и веществом) возникают характерные функциональные системы. Под *системой* понимаются упорядоченно взаимодействующие и взаимозависимые компоненты, образующие единое целое. Экология изучает, главным образом, системы надорганизменных уровней организации: популяционные, экологические.

Самой крупной и наиболее близкой к идеалу по «самообеспечению» веществом и энергией является *биологическая система — биосфера.* Она включает все живые организмы Земли, находящиеся во взаимодействии с физической средой как единое целое, чтобы поддерживать эту систему в состоянии устойчивого равновесия, получая поток энергии от Солнца, ее источника и переизлучая эту энергию в космическое пространство.

Иерархический подход дает удобную основу для подразделения и изучения экологических ситуаций. На этом основании можно дать определение экологии как науки, ее содержания, предме-

та и задач. *Экология* — это наука, исследующая закономерности жизнедеятельности организмов (в любых ее проявлениях, на всех уровнях интеграции) в их естественной среде обитания, с учетом изменений, вносимых в среду деятельностью человека.

*Основным содержанием* современной экологии является исследование взаимоотношений организмов друг с другом и со средой на популяционно-биоценотическом уровне и изучение функционирования биологических макросистем более высокого ранга: сообществ,экосистем, биосферы, их продуктивности и энергетики.

*Предметом* исследований экологии являются биологические макросистемы (особи, популяции, биоценозы) и их динамика во времени и пространстве.

*Основные задачи экологии* могут быть сведены к изучению динамики популяций, к учению о биоценозах и экосистемах. Структура биоценозов, на уровне формирования которых происходит освоение среды, способствует наиболее экономичному и полному использованию жизненных ресурсов. С этой точки зрения, главная теоретическая и практическая *задача экологии* заключается в том, чтобы вскрыть законы этих процессов и научиться управлять ими в условиях неизбежной индустриализации и урбанизации нашей планеты.

### 1.3. Взаимосвязь экологии с другими биологическими науками. Подразделения экологии

*Экология* — одна из сравнительно молодых и бурно развивающихся биологических наук. Однако проникновение экологических идей практически во все разделы биологии зачастую ставит под сомнение самостоятельность экологии как науки. Вместе с тем существует немало классификаций биологических наук, каждая из которых, хотя и не охватывает все биологические науки (табл. 1.1), дает возможность определить место экологии среди других дисциплин (рис. 1.4).

Общие биологические науки изучают весь органический мир в строго определенном направлении, какую-то одну сторону его жизненных явлений, т. е. «немного обо всем». Каждая из этих наук может в свою очередь подразделяться на части, например, систематика — на систематику злаков, систематику животных и т. д. Частные науки изучают конкретно объекты органического мира все-

**Таблица 1.1 — Классификация биологических наук (по Б. Г. Иоганзену, 1959)**

| Общие науки | Частные науки | Комплексные науки |
|---|---|---|
| Систематика | Микробиология | Гидробиология |
| Морфология | Ботаника | Почвоведение |
| Физиология | Зоология | Паразитология |
| Экология | Антропология | |
| Генетика | | |
| Биогеография | | |
| Эволюционное учение | | |

сторонне, т. е. «все об одном», Так, микробиология изучает систематику, морфологию, физиологию, экологию микроорганизмов. При этом частные науки в свою очередь могут быть расчленены: зоология, например, подразделяется на протозоологию, гельминтологию, орнитологию, энтомологию и т. д. В основе комплексных наук лежит изучение условий жизни организмов. В них значительно шире и глубже развиваются экологические идеи, доминирует экологический подход при изучении конкретных явлений. Так, гидробиология изучает систематику, морфологию (общие науки) животных, растений, микроорганизмов (частные науки), обитающих только в водной среде.

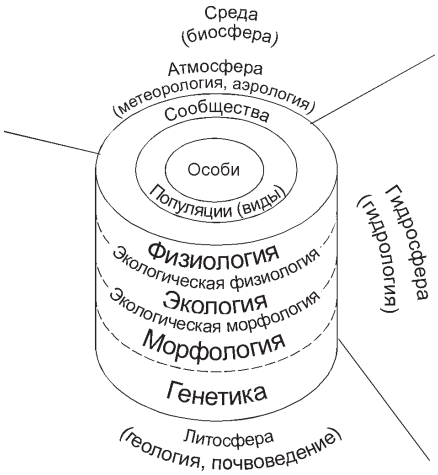



**Рисунок 1.4 — Положение экологии среди других биологических наук (по Н. П. Наумову, 1963)**

Экология, как общая биологическая наука также может быть расчленена на составные части: экологию растений, экологию насекомых, экологию лесных пород и т. д. Однако, если для других наук индивидуум является наикрупнейшей единицей, то для экологии он — мельчайшая единица исследований.

В настоящее время экология распалась на ряд научных отраслей и дисциплин, подчас далеких от первоначального понимания ее как биологической науки (биоэкологии) об отношениях живых организмов с окружающей их средой. Экологию *по размерам объектов изучения* делят *на:*

• *аутэкологию* (особи, организм и его среда),

• *демэкологию* или популяционную экологию (популяция и ее среда),

• *синэкологию* (биотическое сообщество, экосистема и их среда),

• географическую или ландшафтную экологию (крупные геосистемы, географические процессы с участием живого и их среды),

• глобальную экологию (мегаэкология, учение о биосфере Земли)*, (рис. 1.5.).

По отношению к *предметам изучения* экологию подразделяют на экологию микроорганизмов (прокариот), грибов, растений, животных, человека, сельскохозяйственную, промышленную (инженерную), общую экологию.

По *средам и компонентам* различают экологию суши, пресных водоемов, морскую, Крайнего Севера, высокогорий, химическую (геохимическую, биохимическую). *По подходам к предмету* выделяют аналитическую и динамическую экологии.

С точки зрения *фактора времени* рассматривают историческую и эволюционную экологии (в том числе археологию). В *системе экологии человека* выделяют социальную экологию (взаимоотношение социальных групп общества с их средой жизни), отличающуюся от экологии индивида и экологии человеческих популяций по функционально-пространственному уровню, равную синэкологии, но имеющую ту особенность, что сообщества людей в связи с их средой имеют доминанту социальной организации (социальную экологию рассматривают для уровней от элементарных социальных групп до человечества в целом).

---

* Н. Ф. Реймерс (1994) экологию по размерам объектов изучения предлагает подразделить на: *аутэкологию* (экологию особей и организмов как представителей вида); *демэкологию* (экологию малых групп); *популяционную экологию; спецэкологию* (экологию вида); *синэкологию* (экологию сообществ); *биоценологию* (экологию биоценозов); *биогеоценологию* (учение об экосистемах различного иерархического уровня организации); *биосферологию* (учение о биосфере); *экосферологию* (глобальную экологию).

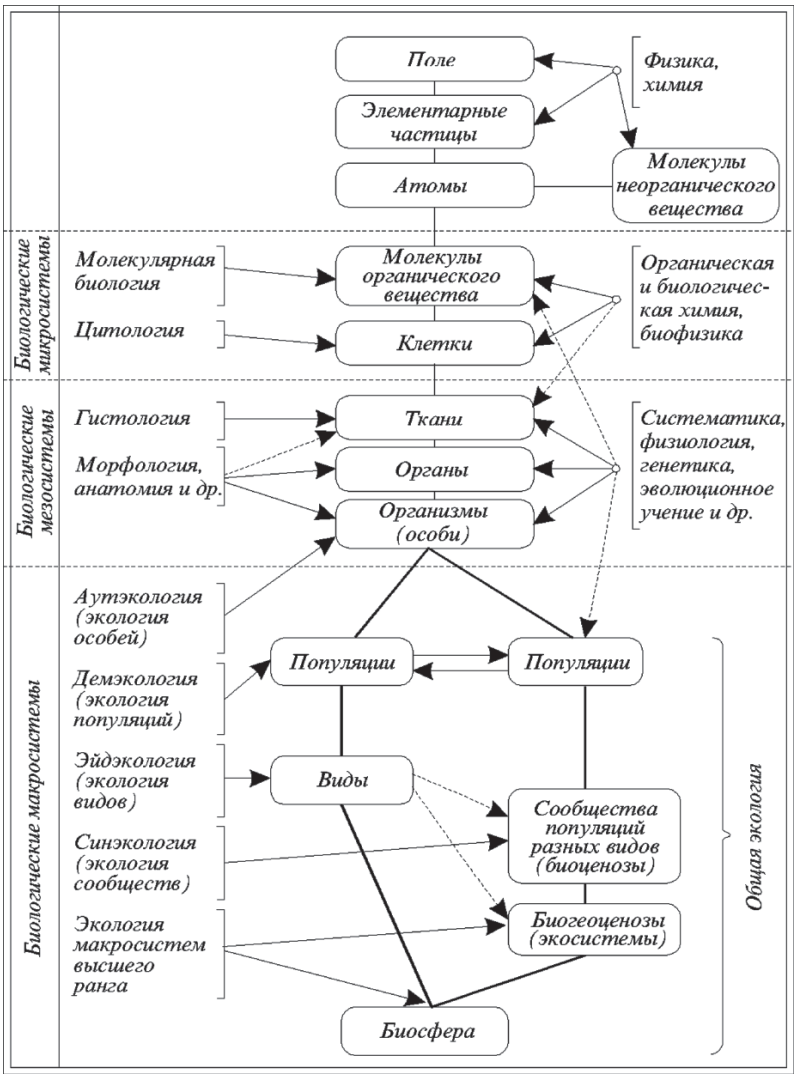



**Рисунок 1.5 — Строение мира (всеобщая иерархия систем) и положение биологических наук, изучающих различные уровни его организации (по В. А. Радкевичу, 1983)**

## 1.4. Методы экологических исследований

После работ А. Тенсли (1935), Г. Г. Винберга (1936), В.Н. Сукачева (1942), Р. Линдемана (1942) и формирования представления о том, что экосистема является предметом экологии, методом ее исследований явился системный подход, нашедший отражение в работах Л. Берталанфи (История и статус общей теории систем, 1973), У. Эшби (Общая теория систем как новая научная дисциплина, 1969), В. Б. Сочава (Введение в учение о геосистемах, 1978), Ю. Одума (Экология, 1986) и некоторых других ученых. В экологии используются *методы исследований и понятия,* применяемые и в других науках — биологии, математике, физике, химии и т.д. Многие же методы исследований свойственны исключительно экологии. Например, если исследования экологии особей (аутэкология) иногда близки исследованиям в области физиологии или биогеографии, то изучение популяций и биоценозов относится всецело к экологии. При переходе от одного уровня к другому — более высокому — у веществ выявляются новые свойства. Приведем два примера, один — из физики, другой — из экологии. Водород и кислород, соединяясь в определенном соотношении, образуют воду — жидкость, совершенно не похожую по своим свойствам на исходные газы. Водоросли и кишечнополостные животные, эволюционируя совместно, образуют систему кораллового рифа, возникает эффективный механизм круговорота элементов питания, позволяющий такой комбинированной системе поддерживать высокую продуктивность в водах с очень низким содержанием этих элементов. Фактическая продуктивность и разнообразие коралловых рифов — качественно новые (эмерджентные) свойства, характерные только для рифового сообщества. Фейблман (1945) считал, что при каждом объединении подмножеств в новое множество возникает по меньшей мере одно новое множество.

Основные методы экологических исследований: полевые, экспериментальные исследования с использованием экосистемного, популяционного, эволюционного и исторических подходов, изучение сообществ и анализ местообитаний.

*Экосистемный подход.* При экосистемном подходе центром внимания исследователя-эколога являются *поток энергии и круговорот веществ* между биотическим и абиотическим компонентами экосферы. Наибольший интерес представляет установление функциональных связей, таких, как цепи питания, взаимоотношения

живых организмов между собой и с окружающей средой. Все связи оцениваются по их воздействию на установленный объект (рис.1.6).

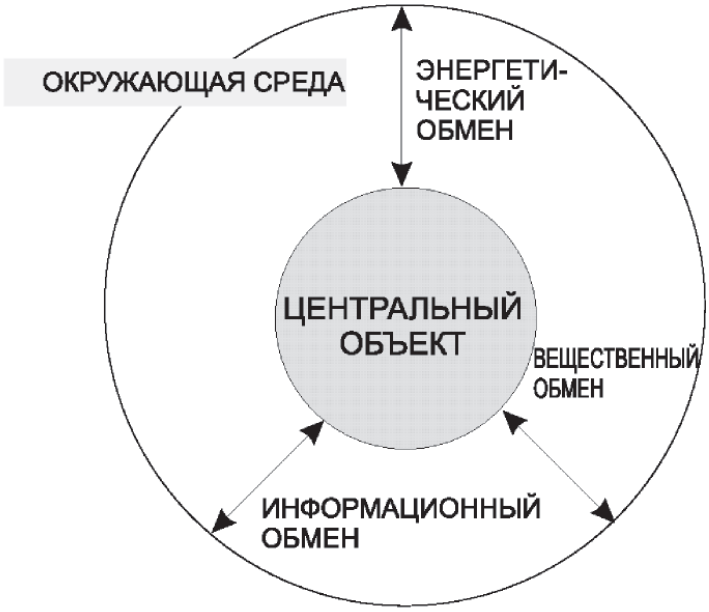



**Рисунок 1.6 — Схема экологического (экосистемного) подхода**

Экосистемный подход выдвигает на первый план общность организации всех сообществ, независимо от местообитания и систематического положения входящих в них организмов. Это подтверждается простым сравнением водной и наземной экосистем. При резком различии среды обитания и образующих систему видов четко просматривается сходство структуры и функциональных единиц этих двух экосистем.

В экосистемном подходе находит приложение концепция саморегуляции (гомеостаза), из которой становится ясным, что нарушение регуляторных механизмов, например в результате загрязнения среды, может привести к биологическому дисбалансу. Экосистемный подход важен при разработке стратегии развития сельского хозяйства.

*Изучение сообществ.* При изучении сообществ исследуют растения, животных и микроорганизмы, которые обитают в различных биотических единицах, таких, как лес, луг, пустошь. Основное вни-

мание уделяется определению и описанию видов, изучению факторов, ограничивающих их распространение. Одним из аспектов подобных исследований является получение научных данных о сукцессиях и климаксовых сообществах, что весьма важно для решения вопросов рационального использования природных ресурсов.

*Популяционный подход.* В современных популяционных исследованиях используются математические модели роста, самоподдержания и уменьшения численности популяции тех или иных видов. Построение моделей связано с такими понятиями, как рождаемость, выживаемость и смертность. Популяционный подход обеспечивает теоретическую базу для понимания вспышек численности вредителей и паразитов, имеющих значение для медицины и сельского хозяйства. Дает возможность борьбы с ними применением биологических методов, например использование хищников и паразитов вредителя, позволяет оценить критическую численность вида, необходимую для его выживания. Это особенно важно при организации заповедников, ведении сельского и охотничьего хозяйства, а в теоретическом плане — при изучении вопросов эволюционной и исторической экологии.

*Изучение местообитаний.* Анализ местообитания особо выделяют в связи с удобством проведения исследований. Он широко распространен в полевых исследованиях, так как местообитания легко поддаются классификации. Здесь изучают биотические компоненты экосистемы, основные факторы окружающей среды — эдафические, топографические и климатические, такие, как почва, вода, влажность, температура, свет и ветер. Анализ местообитаний имеет тесные связи с экосистемным подходом и изучением сообществ.

*Эволюционный и исторический подходы.* Важный материал о характере вероятных будущих изменений мы можем получить, изучая, как экосистемы, сообщества, популяции и местообитания менялись во времени. Эволюционная экология рассматривает изменения, связанные с развитием жизни на Земле, позволяет понять основные закономерности, которые действовали в экосфере до того момента, когда важным экологическим фактором, влияющим на большинство организмов и на физическую среду, стала деятельность человека. Эволюционный подход в исследованиях позволяет реконструировать экосистемы прошлого, используя палеонтологические данные (анализ пыльцы, ископаемые остатки и т. д.) и сведения о современных экосистемах.

*Историческая экология* изучает изменения, связанные с развитием человеческой цивилизации, и технологии, их возрастающее влияние на природу, охватывая период от неолита до наших дней. Используя исторические подходы, можно выявлять долговременные экологические тенденции, которые установить только путем изучения современных экосистем невозможно. Таковы, например, изменения климата, конвергентная эволюция, расселение видов растений и животных. Исторический подход дает больше новых теоретических идей в сравнении с анализом местообитаний.

В последнее десятилетие XX в. успехи техники дали возможность на количественном уровне изучать большие, сложные системы, такие, как экологические. Необходимыми инструментами для этого послужили метод меченых атомов, новые физико-химические методы (спектрометрия, колориметрия, хромотография), дистанционные методы зондирования, автоматический мониторинг, математическое моделирование и т. д. Это позволило ученым разных стран, работающим с 1964 года по общей Международной биологической программе (МБП), подсчитать максимальную биологическую продуктивность всей нашей планеты или тот природный фонд, которым располагает человечество, и максимально возможные нормы изъятия продукции для нужд растущего населения Земли. Конечной целью МБП является выявление качественного и количественного распределения и воспроизводства органического вещества в интересах использования их человеком. Итоги работы ученых по МБП поставили перед современным обществом актуальнейшую задачу предотвращения возможных нарушений биологического равновесия в масштабах всей планеты.

### Задания к практическим занятиям

**Задание 1.1.** Изучить основные особенности этапов становления и развития экологии, как науки.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебниками, научными и нагдядными пособиями, студенты изучают основные особенности этапов становления и развития экологии, как науки. Вклад ученых в развитие экологии. В рабочей тетради результаты отражают в таблице 1.2.

**Таблица 1.2 — Основные этапы становления и развития экологии**

| Основные этапы становления и развития экологии | Характеристика этапов развития экологии | Вклад ученых в развитие экологии по этапам |
|---|---|---|

**Рисунок 1.7— Уровни организации живых систем, изучаемые экологией**

**Задание 1.2.** Изучить уровни организации живых систем, изучаемые экологией.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Зарисовать в рабочей тетради рисунок 1.7, отметив уровни живых систем, изучаемых экологией. Дать им характеристику.

**Задание 1.3.** Изучить классификацию биологических наук, место среди них экологии.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными, научными, наглядными пособиями, таблицей 1.1, студенты изучают классификацию био-

логических наук, место среди них экологии. Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 1.4.** Дать определение современной экологии, ее содержанию, предмету и задачам.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными, научными наглядными пособиями, рисунком 1.8, студенты дают определение современной экологии, ее содержанию, предмету и задачам. Отмечают основные подразделения экологии.

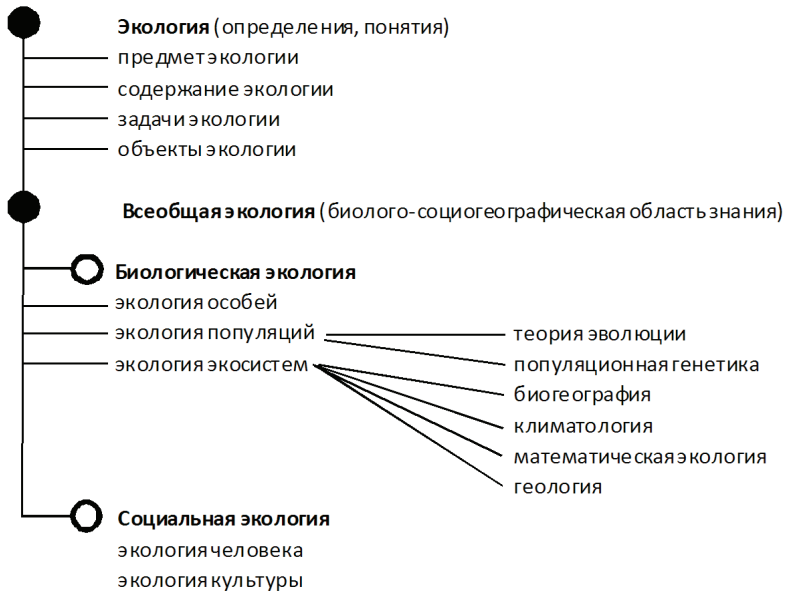



**Рисунок 1.8 — Определение современной экологии (по Т.А. Козловой, Т.С. Суховой, В.И. Сивоглазову, 1996 с изменениями)**

Взаимосвязь экологии с другими науками отражают в таблице 1.3.

**Таблица 1.3 — Взаимосвязь экологии с другими науками**

| Связь экологии с другими науками | Пример | Практическое значение |
|---|---|---|
| 1. Физическая география | | |
| 2. Геология | | |
| 3. Климатология | | |
| 4. Этология | | |
| 5. Морфология | | |
| 6. Биогеография | | |
| 7. Физиология | | |
| 8. Химия | | |

## Контрольные вопросы

1. Что означает понятие “экология”?
2. Кто из ученых впервые использовал термин “экология”?
3. Отметьте основные события, связанные с этапами развития экологии, как науки.
4. Назовите российских ученых, внесших вклад в становление и развитие экологии.
5. Объясните причины отставания развития экологии от других биологических наук.
6. Роль экологии в XXI столетии?
7. Назовите отличительные особенности биологической системы “биосферы” от других биологических систем: организмов, популяции, сообщества, экосистемы.
8. К каким из биологических наук относится экология?
9. Отметьте положение экологии среди других биологических наук.
10. Что является содержанием, предметом и задачами экологии?
11. Что изучается в биологической экологии?
12. Почему необходимо изучать экологию?
13. Как изменились отношения человека и природы по мере развития человеческой цивилизации?
14. Какие научные направления в экологии вам известны?
15. Дайте краткую характеристику основным методам экологических исследований.

# 2. БИОСФЕРА: ОПРЕДЕЛЕНИЕ, СТРУКТУРА И ЭВОЛЮЦИЯ

## 2.1. Планета Земля: возникновение, состав и структура

Возраст Вселенной - всего материального мира во времени и пространстве составляет 12-15 млрд. лет. По теории "Большого взрыва" Вселенная возникла в результате взрыва вещества сжатого до невероятно малых размеров. Взрыв огромнейшей мощности положил начало формированию *материи, времени и пространства.* Высвободившаяся при взрыве энергия концентрировалась в крошечном объеме вещества, была так колоссальна, что вызванное ею расширение Вселенной продолжается и в настоящее время.

Образование Солнца произошло около 5 млрд. лет назад в результате сжатия огромного газо-пылевого облака. При концентрации газа и пыли температура облака повышалась, в его центре формировалось плотное ядро, окруженное вращающимся газово-пылевым кольцом. При повышении температуры внутри ядра до нескольких миллионов градусов Цельсия происходили термоядерные реакции по превращению водорода в гелий, что и послужило появлении новой звезды - Солнца.

Процессы внутри ядра с выделением огромной энергии привели к выбросу большого количества звездного вещества. Остывая внутри газо-пылевого кольца, частицы сталкивались, слипались и образовывали сгустки - зародыши планет. Увеличиваясь в размере, эти тела притягивали к себе газово-пылевую субстанцию, сформировав в итоге планеты Солнечной системы (Меркурий, Венера, Земля, Марс, Юпитер, Сатурн, Уран, Нептун и Плутон), рис. 2.1.

Земля движется по орбите удаленной от Солнца на 149,6 млн. км. Возраст Земли 4,5-4,6 млрд. лет. Земля, как и другие планеты Солнечной системы, движется вокруг Солнца по овальной или эллиптической траектории, которая называется околосолнечной орбитой. Время полного оборота Земли вокруг Солнца составляет 365,26 земных суток. При движении по околосолнечной орбите Земля одновременно вращается вокруг своей оси, что приводит к смене дня и ночи, времен года. Время полного оборота планеты вокруг своей оси называется периодом вращения или сут-

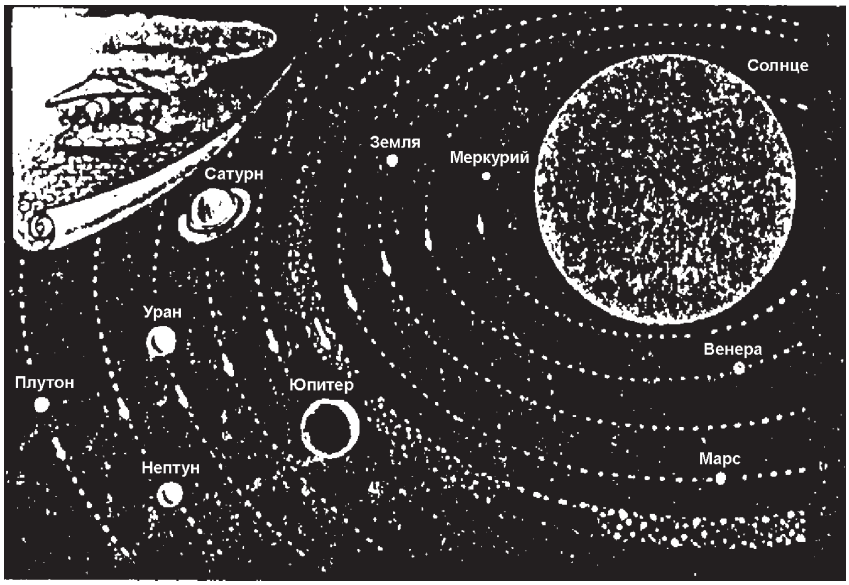



**Рисунок 2.1 — Солнечная система: Солнце и девять больших планет**

ками, которое на Земле длится около 24 часов (23 часа 56 минут).

Земля не является идеальным шаром. Она слегка приплюснута (форма геоида) у полюсов, ее полярный диаметр меньше экваториального на 38 км. Эту форму геоида Земля приобрела из-за центробежной силы, выталкивающей материал от центра к периферии. Средний диаметр Земли составляет 12700 км, экваториальный радиус - 6378,2 км, полярный радиус - 6356,8 км, площадь поверхности - 510 млн. км$^2$.

Земная ось (воображаемая линия), соединяющая Северный и Южный геграфические полюса, наклонена к плоскости околосолнечной орбиты. По экватору Земли проходит условная разделительная линия между Северным и Южным полушариями. Из-за наклона земной оси в один период года Солнце больше нагревает и освещает Северное полушарие, а в другой - Южное. Вследствие этого и происходит смена времен года.

Тело планеты Земля состоит из ряда слоев, сформировавшихся на ранних стадиях ее развития (рис. 2.2).

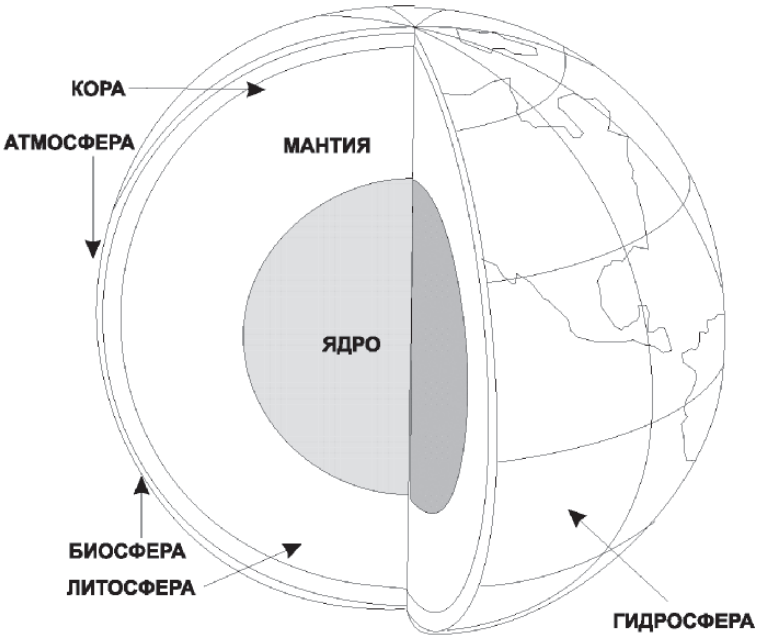



**Рисунок 2.2 — Общая структура Земли**

В центре Земли располагается плотное ядро, которое состоит из железа, никеля и небольшого количества других элементов. В ядре выделяют внутреннюю и внешнюю части. Внешнее ядро находится в жидком или расплавленном состоянии при температуре около $3360^0$C. Во внутреннем ядре температура превышает $4530^0$C. Предполагается, что субстанция здесь твердая или ведет себя как твердое вещество благодаря огромному давлению, которое она испытывает.

По оценкам ученых давление во внутреннем ядре достигает 3 млн. атмосфер. На внутреннее и внешнее ядро приходится 33,5% общей массы планеты. Над внешним ядром располагается мантия - слой, составляющий 66% всей массы Земли. Породы здесь находятся, главным образом, в твердом состоянии при температуре выше $1300^0$C. Самый верхний слой - земная кора, “дрейфующий” по поверхности мантии, значительно тоньше остальных.

К геосферам Земли относятся *атмосфера, гидросфера и литосфера* (табл. 2.1).

**Таблица 2.1 — Основные компоненты геосферы Земли**

| Показатели | Атмосфера | Гидросфера | Литосфера | Мантия | Ядро Земли |
|---|---|---|---|---|---|
| Глубина (толщина), км | 1000-1300 до 2000 | Средняя для океана - 3,8. Максимум 11,022 (по другим данным - 11,034) | Средняя - около 17, континенты - в среднем 35 (до 70), под океанами - 5-7 | До 2900 | 2900-6371 |
| Объем, $10^{18}м^3$ | 1320 | 1,4 | 10,2 | 896,6 | 175,2 |
| Плотность, $г/см^3$ | У поверхности Земли $10^{-3}$, на высоте 750 км - $10^{-16}$ | 0,99-1,03 | 2,7-3,32 | 3,32-5,68 | 9,43-17,20 |
| Масса, $10^{21}г$ | 5,15-5,9 | 1455,8 | $5 \cdot 10^4$ | $405 \cdot 10^4$ | $188 \cdot 10^4$ |
| Процент от общей массы Земли | Около $10^{-6}$ | 0,02 | 0,48 | 67,2 | 32,3 |

*Атмосфера* — газообразная оболочка планеты, состоящая из смеси различных газов, водяных паров и пыли. Через атмосферу осуществляется обмен вещества Земли с Космосом. Земля получает космическую пыль и метеоритный материал, теряет самые легкие газы: водород и гелий.

Атмосфера земли насквозь пронизывается мощной радиацией Солнца, определяющей тепловой режим поверхности планеты, вызывающей диссоциацию молекул атмосферных газов и ионизацию атомов. Атмосферу делят на тропосферу, стратосферу, мезосферу, термосферу, экзосферу. Обширная область разряженной верхней атмосферы состоит преимущественно из ионов. Эта область обозначается как ионосфера. Большая часть массы атмосферы имеет относительно однородный азотно-кислородный состав. В тропосфере во взвешенном состоянии присутствуют также твердые и жидкие частицы, которые, как правило, называют аэрозолями. Принято выделять постоянные и переменные компоненты атмосферы в зависимости от длитель-

ности их пребывания в атмосфере. Таким примером является вода, находящаяся в атмосфере в разных формах и концентрациях. В то же время такое подразделение составных частей атмосферы является относительным, так как в течение длительных интервалов времени все компоненты атмосферы оказываются переменными. Приблизительный состав атмосферы представлен в таблице 2.2.

**Таблица 2.2 — Приблизительный состав атмосферы***

| Элементы и газы | Содержание в нижних слоях атмосферы, % | |
|---|---|---|
| | по объему | по массе |
| Азот | 78,084 | 75,5 |
| Кислород | 20,946 | 23,14 |
| Аргон | 0,934 | 1,28 |
| Неон | 0,0018 | 0,0012 |
| Гелий | 0,000524 | 0,00007 |
| Криптон | 0,000114 | 0,0003 |
| Водород | 0,00005 | 0,000005 |
| Углекислый газ (в среднем) | 0,034 | 0,0466 |
| Водяной пар: | | |
| в полярных широтах | 0,2 | — |
| у экватора | 2,6 | — |
| Озон: | | |
| в тропосфере | 0,000001 | — |
| в стратосфере | 0,001-0,0001 | — |
| Метан | 0,00016 | 0,00009 |
| Окись азота | 0,000001 | 0,0000003 |
| Окись углерода | Тысячные доли в воздухе городов - до 0,000008 | 0,0000078 |

* Примечание. Таблица отражает только порядок чисел (например, массу атмосферы оценивают от 5,15 до $5{,}9 \cdot 10^{15}$ т), поскольку количество атмосферных примесей непрерывно меняется (растет содержание $CO_2$ и др. газов и т. п.). Количество пыли в атмосфере зависит от интенсивности вулканизма, антропогенных выбросов и скорости осаждения частиц и поэтому трудно определимо.

Главными составными частями атмосферы являются азот, кислород, аргон и углекислый газ.

Одним из важнейших компонентов атмосферы является озон $O_3$. Его образование и разложение связаны с поглощением ультрафиолетовой радиации Солнца, которая губительна для живых организмов. Для образования озона необходимы свободные атомы кислорода, которые возникают при разложении молекул $O_2$ под воздействием квантов излучения в ультрафиолетовой области.

Озон образуется при столкновении:

$$O + O_2 \rightleftarrows O_3$$

В то же время озон поглощает ультрафиолетовую радиацию, разлагаясь на молекулярный и атомарный кислород. Основная масса озона располагается на высотах 10-25 км с максимальной концентрацией на высотах 22-24 км. Озоновый слой (часто применяют термин «озоновый экран») имеет исключительно важное значение в сохранности жизни на Земле.

*Гидросфера* — совокупность всех вод Земли: материковых (глубинных, почвенных, поверхностных), океанических, атмосферных. Вследствие высокой подвижности воды проникают повсеместно в различные природные образования. Они находятся в виде паров и облаков в земной атмосфере, формируют океаны и моря, существуют в замороженном состоянии в высокогорных районах континентов и в виде мощных ледяных панцирей покрывают полярные участки суши. Атмосферные осадки проникают в толщи осадочных пород, образуя подземные воды. Вода способна растворять в себе многие вещества, в связи с этим воды гидросферы можно рассматривать в качестве естественных растворов разной степени концентрации.

Гидросфера находится в тесной зависимости с литосферой (подземные воды), атмосферой (парообразная влага) и живым веществом биосферы, в которое она входит в качестве обязательного компонента (табл. 2.3).

Подавляющая часть массы природных вод (94%) — это воды Мирового океана, представляющего собой уникальную природную систему. Здесь происходит грандиозный процесс обмена и трансформации энергии и вещества нашей планеты. Различные физические, химические и биологические процессы объединяются, образуя единую природу океана — древнейшую область био-

**Таблица 2.3 — Распределение водных масс в гидросфере Земли (по М. И. Львовичу, 1986)**

| Форма нахождения | Объем воды, в $10^3$ км$^3$ | % от общего объема |
|---|---|---|
| Мировой океан | 1370000 | 94,0 |
| Подземные воды | 60000 | 4,0 |
| Подземные воды активного обмена | 4000 | 0,3 |
| Ледники | 24000 | 1,7 |
| Озера | 280 | 0,02 |
| Почвенная влага | 85 | 0,01 |
| Пары атмосферы | 14 | 0,001 |
| Речные воды | 1,2 | 0,0001 |
| Всего: | 1458000 | 100,0 |

сферы Земли. Со времени образования океана протекало изменение его природы под воздействием различных природных процессов: солнечного излучения, геологических и геохимических факторов и, что весьма важно, под влиянием биологических процессов. Биологические процессы проявлялись и проявляются в развитии живых организмов, в усвоении солнечной энергии и накоплении свободной энергии в самих телах организмов, в биологической продуктивности и осадкообразования на всей площади дна Мирового океана, в формировании различного рода органогенных илов.

Наиболее чистые атмосферные воды содержат 10-50 мг/л растворенных веществ. Морская (океаническая) вода представляет собой раствор, содержащий в среднем в 1 л 35 г вещества. Можно считать, что в морской воде присутствуют все химические элементы таблицы Менделеева. Однако преобладающая часть растворенных веществ представлена немногими химическими элементами: натрием, магнием, кальцием, хлором, углеродом, серой. Они находятся в морской воде в виде ионов различного типа. Например, можно выделить катионы: $Na^{1+}$, $Mg^{2+}$, $Ca^{2+}$ и анионы $Cl^{1-}$, $SO_4^{2-}$, $HCO_3^{1-}$, $CO_3^{2-}$. Другие химические элементы присутствуют: в морской воде в более низких концентрациях. Некоторые из элементов, несмотря на относительно низкую концентрацию, играют важную роль в химических процессах моря и жизнедеятельности морских организмов. Здесь ведущая роль принадлежит азоту, фосфору, кремнию, усваиваю-

щимся живыми организмами, а их концентрация в морской воде контролируется ростом и размножением морских животных и растений.

*Литосфера* — верхняя «твердая» оболочка Земли, постепенно переходящая с глубиной в сферы с меньшей прочностью вещества. Включает земную кору и верхнюю мантию Земли. Мощность литосферы — 50-100 км, в том числе земной коры — до 75 км на континентах и 10 км под дном океана (рис. 2.3, 2.4).

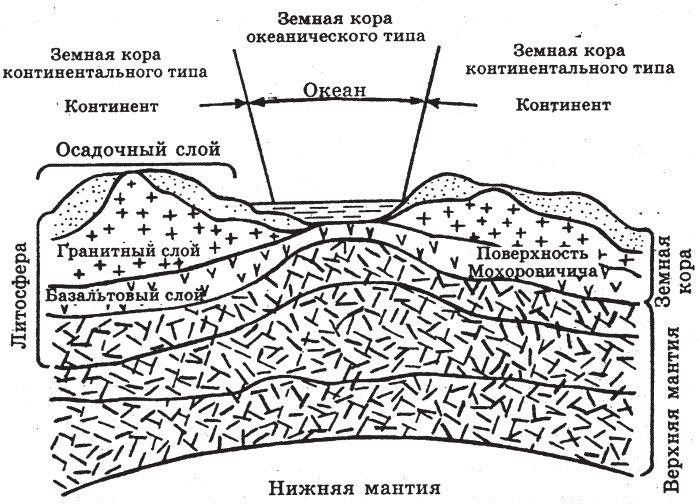



**Рисунок 2.3 — Схема строения литосферы**

Химический состав земной коры определяют немногие элементы. Всего лишь восемь элементов (кислород, кремний, алюминий, железо, кальций, магний, натрий, калий) слагают основную ее массу. Ведущим и наиболее распространенным элементом является кислород, составляющий едва ли не половину массы земной коры (≈ 47,3%) и 92% ее объема. Он прочно связан химически с другими элементами в главных породообразующих минералах. Земная кора сложена горными породами различного типа и различного происхождения. На осадочные породы приходится 9,2%, на метаморфические — 20% и на магматические — 70,8%. Поверхность континентов на 80% занята породами осадочными, а океаническое дно — почти полностью свежими осадками как продуктами сноса материала континентов и деятельности морских организмов. Земная

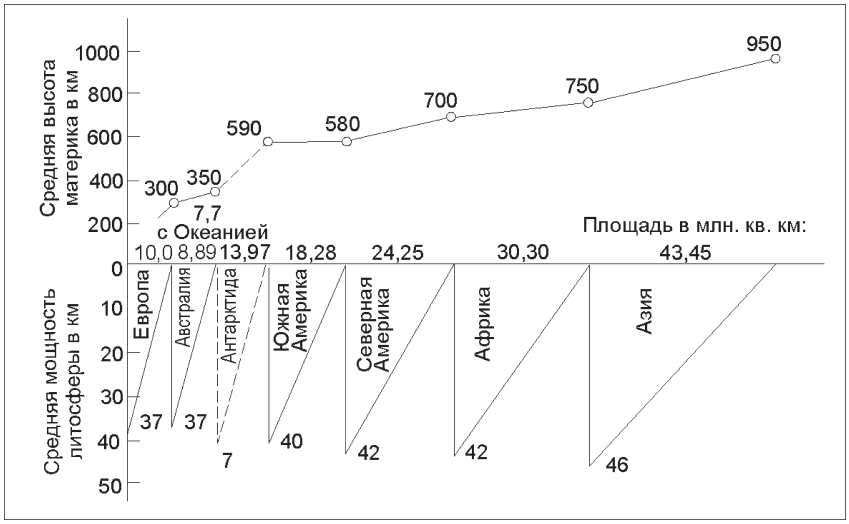



**Рисунок 2.4 — Площади, средние высоты и мощности литосферы материков**

кора первоначально возникла как продукт выплавления материала первичной мантии, который в дальнейшем был существенно переработан в биосфере под влиянием воздуха, воды и деятельности организмов. Континентальная часть земной коры в течение длительной геологической истории находилась в ту или другую эпоху в области биосферы, что наложило свой отпечаток на облик, состав и распространенность осадочных горных пород, и сосредоточенных в них месторождений полезных ископаемых в виде угля, нефти, горючих сланцев, кремнистых и карбонатных пород, связанных в прошлом с жизнедеятельностью организмов.

Масса Земли составляет $5{,}96 \times 10^{21}$т, масса литосферы – $4{,}3 \times 10^{19}$т, масса атмосферы – $5 \times 10^{15}$т, масса гидросферы – $1{,}4 \times 10^{18}$т, средняя плотность планеты – 5,52 г/см$^3$, средняя плотность поверхностных пород – 2,7-2,8 г/см$^3$.

Земля обладает магнитными свойствами. Земной магнетизм формирует гигантское поле, простирающееся от земного ядра в космическое пространство. Магнитные силовые линиии Земли выходят из одного полюса и через околоземное пространство замыкаются в другом полюсе. За счет этого явления около Земли создается магнитосфера (рис. 2.5).

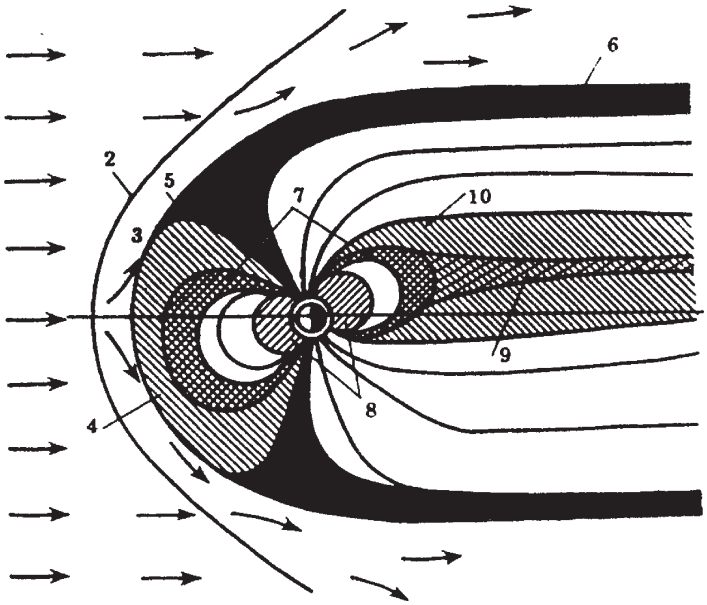



**Рисунок 2.5 — Меридиональные сечения магнитосферы Земли:**
1 — солнечный ветер; 2 — ударный фронт; 3 — магнитная полость; 4 — магнитопауза; 5 — верхняя граница магнитосферной щели; 6 — плазменная мантия; 7 — внешний радиационный пояс; 8 — внутренний радиационный пояс или плазмосфера; 9 — нейтральный слой; 10 — плазменный слой.

Магнитосфера с дневной стороны Земли, т.е. со стороны обращенной к Солнцу простирается на расстояние около 60 тыс. км от поверхности Земли. С противоположной, ночной, стороны вытянута в форме хвоста длиной более 1 млн. км. Форма магнитосферы определяется воздействием солнечного ветра – постоянного потока заряженных частиц, которые испускаются солнцем и перемещаются со скоростью 400 км/с. Магнитосфера защищает атмосферу Земли от пагубного воздействия солнечного ветра.

## 2.2. Определение и структура биосферы

Космический корабль Земля уникален среди планет Солнечной системы. В тонком слое, где встречаются и взаимодействуют воздух, вода и земля, обитают удивительные объекты – живые существа, среди которых и мы с вами.

Для обозначения области существования жизни на Земле в 1875 году Эдуард Зюсс в работе «Лик земли» ввел термин *«биосфера».*

Академик В.И. Вернадский (1926), обосновавший учение о биосфере, определил ее как оболочку Земли, где эволюционно, во взаимосвязи с другими компонентами среды развивается жизнь, происходит преобразование геологических оболочек, формирование новых структурных слоев, которые обладают специфическими характеристиками. По В.И. Вернадскому пределы биосферы обусловлены прежде всего полем существования жизни.

Согласно современным представлениям *биосфера – это своеобразная оболочка земли, содержащая всю совокупность живых организмов и ту часть вещества планеты, которая находится в непрерывном обмене с этими организмами.*

Жизнь на Земле – самый выдающийся процесс на ее поверхности, получающий живительную энергию Солнца и вводящий в движение едва ли не все химические элементы таблицы Менделеева. Биосферу, как место обитания организмов вместе с самими организмами, подразделяют на три подсферы (рис. 2.6):

• *аэробиосфера,* населенная аэробионтами, субстратом жизни которым служит влага воздуха;

• *гидробиосфера* — глобальный мир воды (водная оболочка земли без подземных вод), населенный гидробионтами;

• *геобиосфера* — верхняя часть земной коры (литосфера), населенная геобионтами.

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

*Геобиосфера* состоит из области жизни на поверхности суши — *террабиосфера* (с террабионтами), которая подразделяется на *фитосферу* (от поверхности земли до верхушек деревьев) и *педосферу* (почвы и лежащие под ними подпочвы, нередко сюда включают всю кору выветривания) с педобионтами; *литобиосферу* — жизнь в глубинах земли (с литобионтами, живущими в порах горных пород). Литобиосфера распадается на два слоя: *гипотеррабиосферу* — слой, где возможна жизнь аэробов (или подтеррабиосфера) и *теллуробиосферу* — слой, где возможно обитание анаэробов (или глубинобиосфера). Жизнь в толще литосферы существует в основном в подземных водах.

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

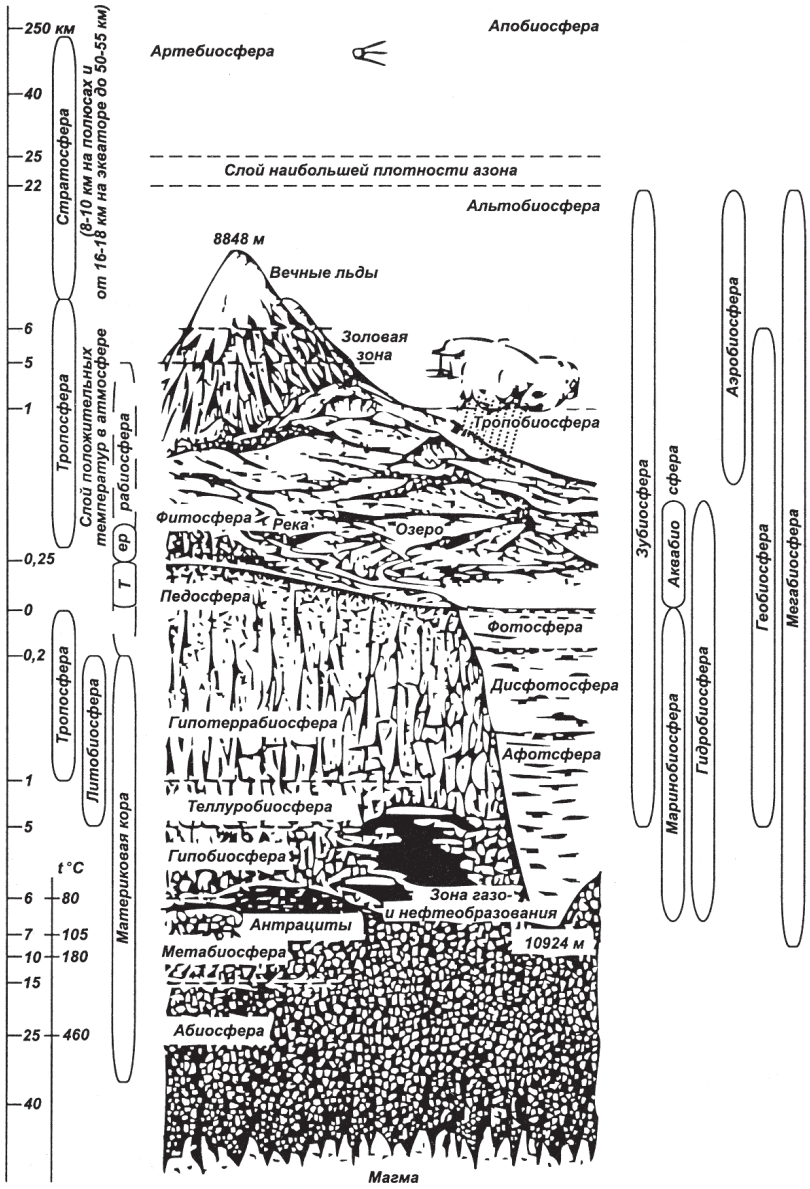



**Рисунок 2.6 — Общая структура биосферы**

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

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

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

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

Весь слой нынешнего или прошлого воздействия жизни на природу Земли называют *мегабиосферой,* а вместе с *артебиосферой* —

пространством человеческой экспансии в околоземный космос — *панбиосферой.*

Таким образом, «поле существования жизни», особенно активной по новейшим данным, ограничено в вертикальном пределе высотой около 6 км над уровнем моря, до которой сохраняются положительные температуры в атмосфере и могут жить хлорофиллоносные растения (6,2 км в Гималаях). Выше, в *эоловой зоне,* обитают лишь жуки, ногохвостки и некоторые клещи, питающиеся зернами растительной пыльцы, спорами растений, микроорганизмами и другими органическими частицами, заносимыми ветром и т. д. Еще выше живые организмы попадают лишь случайно (микроорганизмы могут сохранять жизнь в виде спор). Нижний предел существования активной жизни традиционно ограничивают дном океана и изотермой 100°С в литосфере, расположенными соответственно на отметках около 11 км и, по данным сверхглубокого бурения на Кольском полуострове, около 6 км. Фактически жизнь в литосфере распространена до глубины 3-4 км. Следовательно, вертикальная мощность активной жизни биосферы в океанической области Земли достигает более 17 км, в сухопутной — 12 км.

*Парабиосфера* еще более асимметрична, поскольку верхнюю ее границу определяет озоновый экран. Более значительные колебания толщи мегабиосферы, охватывающей осадочные породы, но она не опускается на материках глубже отметок самых больших глубин океана, т. е. 11 км (здесь температура достигает 200°С), и не поднимается выше наибольших плотностей озонового экрана (22-24 км), следовательно, ее максимальная толщина 33-35 км.

Теоретически пределы биосферы шире. Так, в 70-90-х годах XX в. на дне Калифорнийского залива, Атлантики, Тихого океана открыты выходы гидротерм с очень высокой температурой растворов (на Восточно-Тихоокеанском поднятии около 350 °С). Из выбрасываемого с гидротермами глубинного материала здесь образовались холмы в несколько десятков метров высотой. На них — довольно толстый слой сульфидов. От вершин холмов исходит столбами черный «дым». Это знаменитые «черные курильщики» (рис. 2.7.).

У подножья «черных курильщиков» в Тихом океане отмечены целые «заросли» червеобразных двухметровых вестиментифер (рис. 2.8), гигантские крабы, моллюски.

**Рисунок 2.7 — Черные курильщики» на дне океана**

**Рисунок 2.8 — «Заросли» удивительных животных вестиментифер у подножья «черных курильщиков»**

При давлении около 300 атмосфер вода здесь не кипит (пределы жизни ограничены точками превращения воды в пар и денатурации белков).

Несмотря на недостаточность сведений о заселенности глубоких слоев литосферы, по Ю.Н. Елдышеву (2001) жизнь здесь не просто существует, а уникальна и разнообразна (табл. 2.4).

**Таблица 2.4. — Распределение микроорганизмов в литосфере (по Ю.Н. Елдашеву, 2001 г.)**

| Зона | Глубина, км | Физико-химические условия | Обнаруженные микроорганизмы |
|---|---|---|---|
| Верхняя | до1 | Хороший водообмен; воды обогащены кислородом; температура 6-20°С; содержание органического вещества до 18 мг/л; скорость движения грунтовых вод свыше 0,01 м/год; пористость 1-12%; проницаемость 1мД | Численность бактерий до $10^7$ клеток/мл (аэробных больше, чем анаэробных) |
| Глубокая | 1-3 | Замедленный водообмен; широкий разброс температур; кислорода и органики в воде гораздо меньше; скорость движения флюидов 100-1 мм/год; пористость 5-7%; проницаемость 0,02-0,05 мД | Численность бактерий до $10^4$ клеток/мл (преобладают метанобразующие и сульфатредуцирующие бактерии и бактерии-сапрофиты) |
| Сверхглубокая | Свыше 3 | Весьма медленный водообмен; температура воды 40-110°С | Численность бактерий менее $10^3$ клеток/мл; преобладают термофильные и. супертермофильные; обнаружены сульфатредуцирующие , метанобразующие, ацетогенные и Fe(III) – восстанавливающие бактерии |
| Абиогенная | Неизвестна | Температура воды выше 110°С; остальные данные весьма приблизительны | Отсутствуют какие-либо формы жизни |

Перегретая жидкая вода обнаружена в литосфере до глубин 10,5 км. Глубже 25 км, по оценкам, должна существовать критическая температура в 460°С, когда при любом давлении вода превращается в пар и жизнь принципиально невозможна.

### 2.3. Живое вещество биосферы

В.И. Вернадский (1978) всю совокупность организмов на Земле назвал *живым веществом*, рассматривая в качестве его основных характеристик суммарную массу, химический состав и энергию.

В.И. Вернадскому также принадлежит определение косному, биогенному и биокосному веществу.

*Косное вещество* – совокупность тех веществ в биосфере, в образовании которых живые организмы не участвуют.

*Биогенное вещество* создается и перерабатывается жизнью, совокупностями живых организмов (каменный уголь, битумы, известняки, нефть). После образования биогенного вещества живые организмы в нем малодеятельны.

*Биокосное вещество* создается в биосфере одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя системы динамического равновесия тех и других. Биокосное вещество планеты— это почва, кора выветривания, все природные воды, свойства которых зависят от деятельности на Земле живого вещества.

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

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

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

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

3. В процессе передачи из поколения в поколение генетические программы в результате различных причин изменяются случайно и

---

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

ненаправленно, и лишь случайно такие изменения могут оказаться удачными в данной среде *(1-я аксиома Ч. Дарвина).*

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

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

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

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

Редупликация определяется матричным принципом (аксиома Н. К. Кольцова) синтеза макромолекул (рис. 2.9.). Способ-

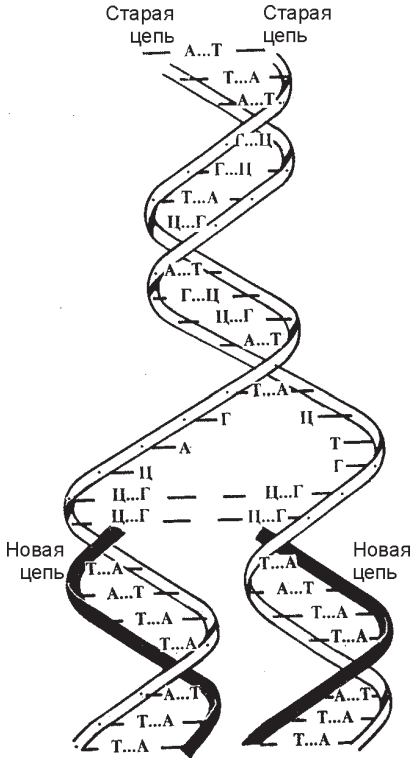



**Рисунок 2.9 — Схема редупликации ДНК (по Дж. Севейдж, 1969)**

Примечание. *Процесс связан с разделением пар оснований (Аденин — Тимин и Гуанин — Цитозин; А — Т, Г — Ц) и раскручиванием двух цепей исходной спирали. Каждая цепь используется как матрица для синтеза новой цепи.*

ность к *самовоспроизведению по матричному принципу* молекулы ДНК смогли выполнить роль носителя наследственности исходных управляющих систем (аксиома А. Вейсмана). Конвариантная редупликация означает возможность передачи по наследству дискретных отклонений от исходного состояния (мутаций), предпосылки эволюции жизни.

*Живое вещество* по своей массе занимает ничтожную долю по сравнению с любой из верхних оболочек земного шара. По современным оценкам, общее количество массы живого вещества в наше время равно 2420 млрд. тонн. Эту величину можно сравнить с массой оболочек Земли, в той или иной степени охваченных биосферой (табл. 2.5 ).

**Таблица 2.5 — Масса живого вещества в биосфере**

| Подразделения биосферы | Масса, тонн | Сравнение |
|---|---|---|
| Живое вещество | $2{,}4 \cdot 10^{12}$ | 1 |
| Атмосфера | $5{,}15 \cdot 10^{15}$ | 2146 |
| Гидросфера | $1{,}5 \cdot 10^{18}$ | 602500 |
| Земная кора | $2{,}8 \cdot 10^{19}$ | 1670000 |

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

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

При оценке среднего химического состава живого вещества, по данным А. П. Виноградова (1975), В. Лархера (1978) и др., главные составные части живого вещества — это элементы, широко распространенные в природе (атмосфера, гидросфера, космос): водород, углерод, кислород, азот, фосфор и сера (табл. 2.6).

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

**Таблица 2.6 — Элементарный состав звездного и солнечного вещества в сопоставлении с составом растений и животных**

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

Средний элементарный состав живого вещества отличается от состава земной коры высоким содержанием углерода. По содержанию других элементов живые организмы не повторяют состава среды своего обитания. Они избирательно поглощают элементы, необходимые для построения их тканей. В процессе жизнедеятельности организмы используют наиболее доступные атомы, способные к образованию устойчивых химических связей. Как уже было отмечено, водород, углерод, кислород, азот, фосфор и сера являются главными химическими элементами живого вещества и их называют *биофильными*. Их атомы создают в живых организмах сложные молекулы в сочетании с водой и минеральными солями. Эти молекулярные образования представлены углеводами, липидами, белками и нуклеиновыми кислотами. Перечисленные виды живого вещества находятся в организмах в тесном взаимодействии. Окружающий нас мир живых организмов биосферы представляет собой сочетание различных биологических систем разной структурной упорядоченности и разного организационного уровня. В связи с этим выделяют разные уровни существования живого вещества (рис. 2.10):

1. *Молекулярный (молекулярно-генетический)* — самый низкий уровень, на котором биологическая система проявляется в виде функционирования биологически активных крупных молекул — белков, липидов, нуклеиновых кислот, углеводов. С этого уровня наблюдаются свойства, характерные исключительно для

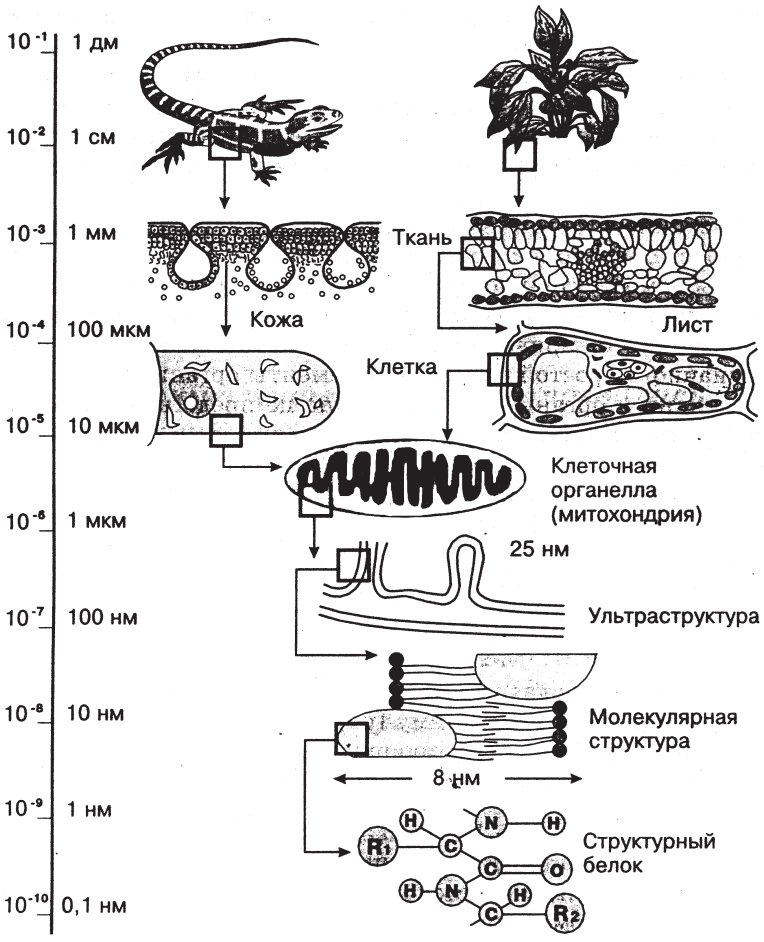



**Рисунок 2.10 — Уровни организации живой материи (на примере отдельного организма)**

Организм, как и вся живая природа, построен по иерархическому принципу

живой материи: обмен веществ, протекающий при превращении лучистой и химической энергии, передача наследственности с помощью ДНК и РНК. Этому уровню свойственна устойчивость структур в поколениях.

2. *Клеточный* — уровень, на котором биологически активные молекулы сочетаются в единую систему. В отношении кле-

точной организации все организмы подразделяются на одноклеточные и многоклеточные.

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

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

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

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

7. *Биоценотический* (экосистемный) — более высокий уровень организации живой материи, объединяющий разные по видовому составу организмы. В биоценозе (экосистеме) они взаимодействуют друг с другом на определенном участке земной поверхности с однородными абиотическими факторами.

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

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

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

*Вторая функция* — концентрационная. Организмы накапливают в своих телах многие химические элементы. Среди них на первом месте стоит углерод. Содержание углерода в углях по степени концентрации в тысячи раз больше, чем в среднем для земной коры. Нефть — концентратор углерода и водорода, так как имеет биогенное происхождение. Среди металлов по концентрации первое место занимает кальций. Целые горные хребты сложены остатками животных с известковым скелетом. Концентраторами кремния являются диатомовые

водоросли, радиолярии и некоторые губки, йода — водоросли ламинарии, железа и марганца — особые бактерии. Позвоночными животными накапливается фосфор, сосредотачиваясь в их костях.

*Третья функция* — окислительно-восстановительная. В истории многих химических элементов с переменной валентностью она играет важную роль. Организмы, обитающие в разных водоемах, в процессе своей жизнедеятельности и после гибели регулируют кислородный режим и тем самым создают условия, благоприятные для растворения или же осаждения ряда металлов с переменной валентностью (V, Mn, Fe).

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

*Пятая функция* — это биогеохимическая деятельность человечества, охватывающая все возрастающее количество вещества земной коры для нужд промышленности, транспорта, сельского хозяйства. Данная функция занимает особое место в истории земного шара и заслуживает внимательного отношения и изучения.

Н.М. Мамедов, И.Т. Суравегина (1996) и целый ряд других исследователей внесли уточнение в функции живого вещества, отнеся к ним *энергетические, концентрационные, деструктивные, средообразующие, транспортные* (табл. 2.7).

**Таблица 2.7 — Функции живого вещества (по Н.М. Мамедову, И.Т. Суравегиной, 1996)**

| Функция | Процессы |
|---|---|
| Энергетическая | Аккумулирование солнечной энергии в процессе фотосинтеза, разложение энергонасыщенных веществ, передача энергии по пищевым цепям |
| Концентрационная | Накопление в ходе жизнедеятельности веществ, используемых для построения тела и удаляемых из организма |
| Деструктивная | Минерализация органического вещества, разложение неживого органического вещества |
| Средообразующая | Преобразование физико-химических параметров среды |
| Транспортная | Перенос веществ против силы тяжести и в горизонтальном направлении |

Все живое население нашей планеты — живое вещество — находится в постоянном круговороте биофильных химических элементов.

По способу питания живые организмы подразделяется на автотрофные и гетеротрофные (табл. 2.8).

**Таблица 2.8 — Классификация живого вещества по способу питания**

| Автотрофы | Гетеротрофы | Миксотрофы |
|---|---|---|
| Фотоавтотрофы | Биотрофы | — |
| Хемоавтотрофы | Сапротрофы | — |

*Автотрофами* (от греческого «avto» — сам, «trof» — кормиться, питаться) называют организмы, берущие необходимые им для жизни химические элементы из окружающей их косной материи и не требующие для построения своего тела готовых органических соединений другого организма. Основной источник энергии, используемый автотрофами, — Солнце.

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

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

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

Живое вещество устойчиво только в живых организмах, оно стремится заполнить собой все возможное пространство. «Давлением жизни» называл данное явление В. И. Вернадский (рис. 2.11).

На Земле из существующих живых организмов наибольшей силой размножения обладает гриб-дождевик гигантский. Каждый экземпляр данного гриба может дать до 7,5 млрд. спор.

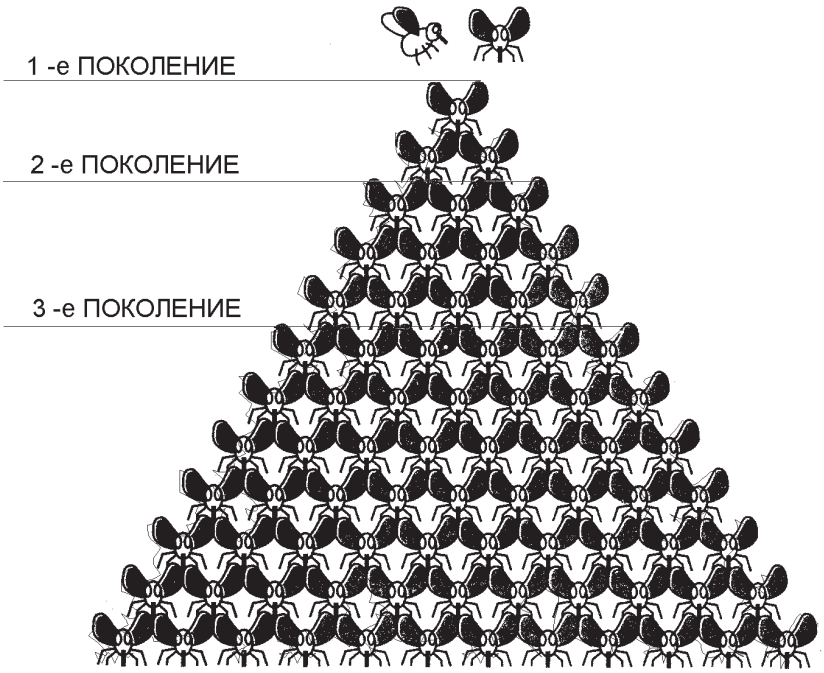



**Рисунок 2.11 — «Давление жизни» и чередование поколений живого вещества**

Если каждая спора послужила бы началом новому организму, то объем дождевиков уже во втором поколении в 800 раз превысил размеры нашей планеты.

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

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

## 2.4. Эволюция биосферы

Как уже было отмечено ранее, возраст нашей Галактики 10-12 млрд. лет, Солнца — 5, Земли — около 4,5-4,6 млрд. лет (рис.2.12).

Аккреция вещества Земли привела к временному его разогреву и легких молекул *первичной атмосферы,* прежде всего водорода и гелия, рассеянных в космическом пространстве. После-

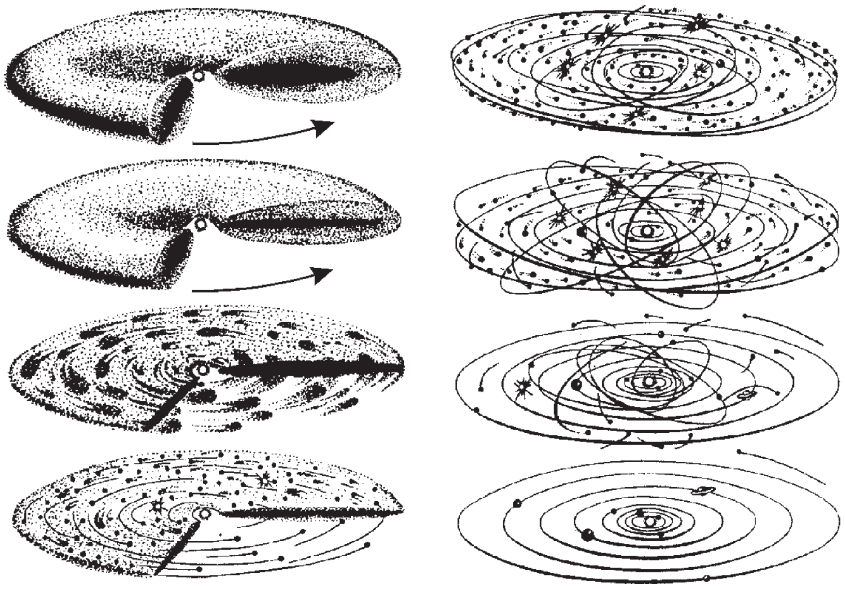


**Рисунок 2.12 — Эволюция допланетного облака по О.Ю. Шмидту и др.**

Слева — этап превращения пылевого слоя в рой планетезималей, продолжавшийся около $10^4$ лет. Справа — этап объединения роя планетезималей в планеты, длившийся около $10^8$ лет

дующее понижение температуры в результате сильного излучения тепла привело к образованию твердой коры. Активный вулканизм мешал этому процессу, но в то же время поставлял большие количества газов, из которых образовалась *вторичная атмосфера*. В ней, кроме $H_2$, было много других газов, таких, как $CH_4$, $NH_3$ и $H_2O$ (рис 2.13).

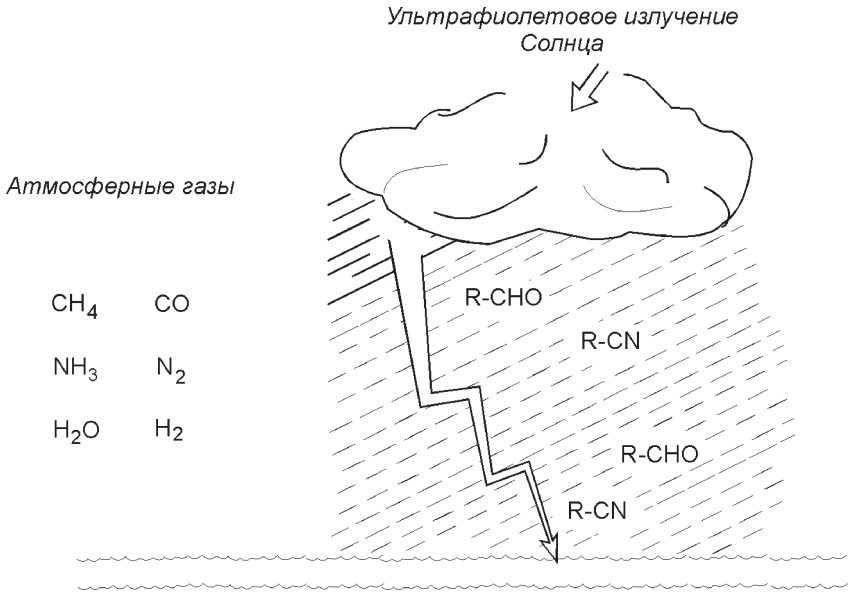



**Рисунок 2.13 — Схема образования простейших органических соединений из газов первичной атмосферы под воздействием ультрафиолетового излучения Солнца (по М. М. Камшилову, 1974)**

---

* Однако целый ряд ученых, по данным Г. В. Войткевич и В. А. Вронского (1989), считают, что глубинные газы обширной мантии Земли, выделяющиеся при вулканических извержениях и давшие начало первичной атмосфере планеты, содержали главным образом $H_2O$, $CO_2$, $SO_2$, $H_2S$ и $N_2$. Газы подобного состава обнаружены и в метеоритах. Данные современной геохимии и космохимии, по их мнению, не дают никаких указаний на присутствие водорода, аммиака и метана в ранних планетах земной группы. По всем данным, наиболее обильным газом первичной атмосферы Земли являлся $CO_2$.

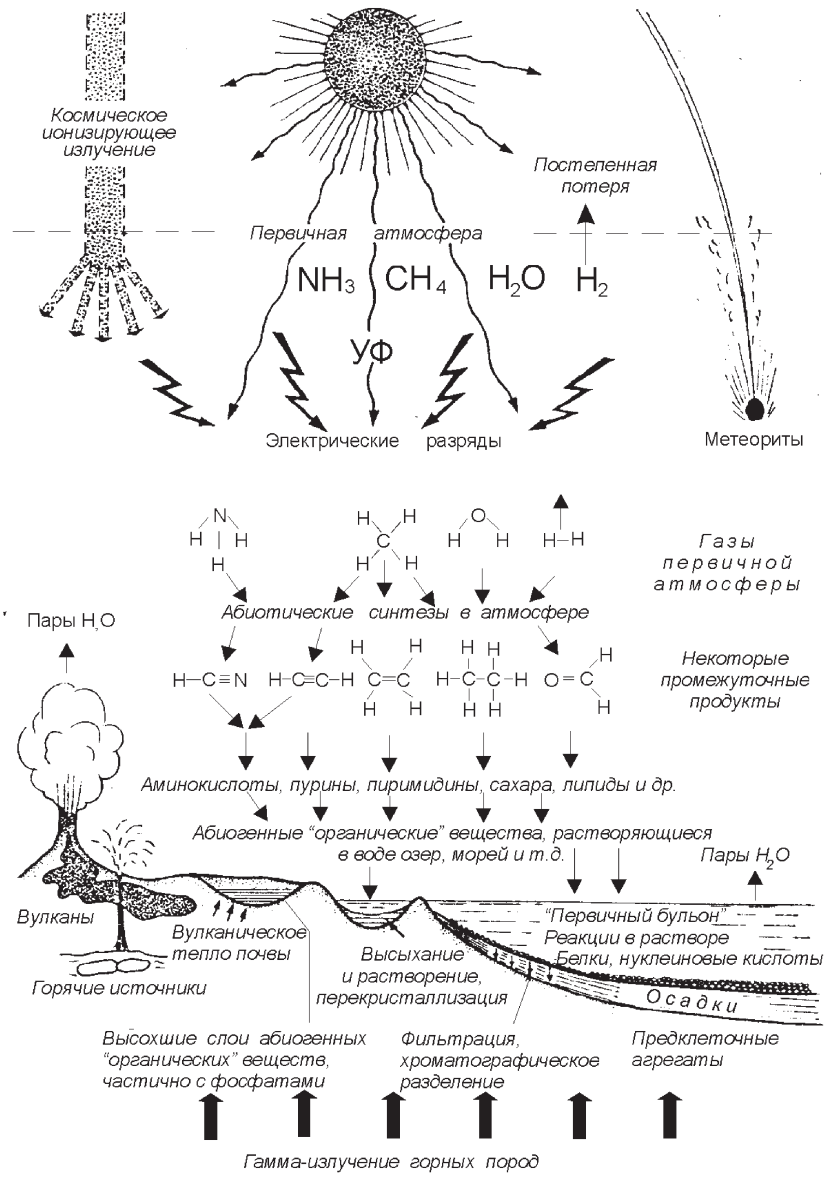



**Рисунок 2.14 — Возможности химической эволюции на Земле (по Р. В. Каплан, 1978)**

Наряду с водяными парами уже существовал и древний океан, состоящий из жидкой воды. Углекислоты ($H_2CO_3$) было мало, так как ее восстанавливали соединения $Fe^{2+}$, содержавшиеся в земной коре. Примерно 1 млрд. лет атмосфера была восстановительной, имелись возможности для процессов абиогенного образования и накопления многих соединений.

По мере возрастающей потери $H_2$ в космическое пространство создавалась *третичная атмосфера,* содержащая большие количества $N_2$ (из $NH_3$), $CO_2$ (из вулканических газов и из $CH_4$) и паров воды (рис. 2.14).

В атмосфере Земли кислород первоначально накапливался путем разложения воды и водяного пара под действием ультрафиолетовых лучей Солнца.

В ископаемой летописи осадочных горных пород есть свидетельства того, что после длительной бескислородной эпохи атмосфера за относительно короткий по геологическим меркам промежуток времени стала кислородной и оставалась стабильно окислительной (рис. 2.15).

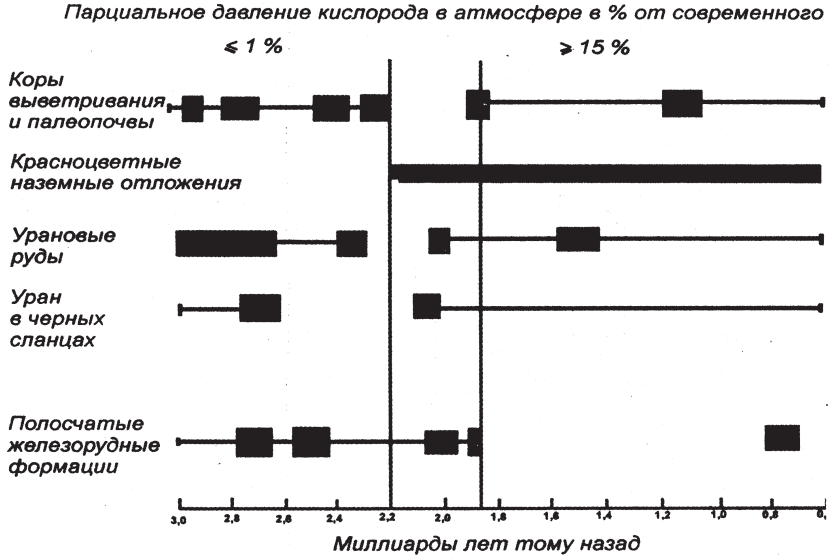



**Рисунок 2.15 — Геологические формации, типы отложений и минералы. Предполагаемое содержание кислорода в древней атмосфере (по Э.Х. Ноулю и Х.Д. Холленду)**

Содержание кислорода в атмосфере до 2,2 млрд. лет, вероятней всего, было около 0,2 %.

Появление около 3,5 млрд. лет назад хлорофиллоносных организмов, способных осуществлять фотосинтез, т. е. использовать экзогенный источник энергии (солнечную радиацию) для синтеза из углекислого газа, воды и минеральных элементов всех органических веществ, необходимых для жизни. Эти организмы оказались способны преобразовывать солнечную энергию в биохимическую.

«Изобретение» фотосинтеза способствовало повышению содержания кислорода в атмосфере и формированию современной, четвертичной атмосферы (рис. 2.16).

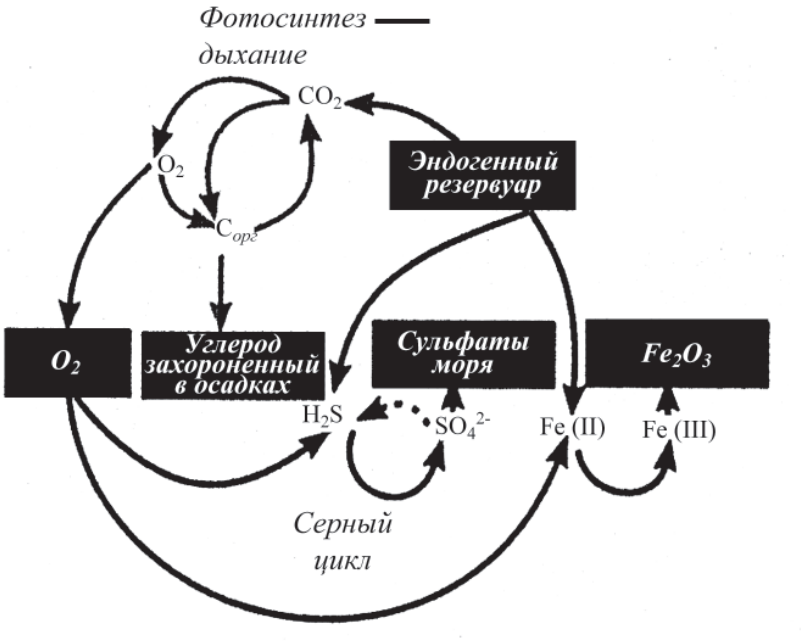



**Рисунок 2.16 — Геохимический цикл кислорода (по Г.А. Заварзину)**

На восстановительную вторичную атмосферу воздействовали большие *потоки энергии:* коротковолновое ультрафиолетовое излучение, ионизирующее излучение Солнца (сейчас экраниру-

ется озоновым слоем), электрические разряды (грозы, коронные разряды), местные источники тепла вулканического происхождения. В этих условиях мог идти активный *химический синтез,* при котором из газов вторичной атмосферы через такие промежуточные продукты, как синильная кислота, этилен, этан, формальдегид и мочевина, образовались сначала мономеры, а затем и полимеры. Ввиду того, что окисление не происходило, водоемы обогащались такими соединениями, *как аминокислоты, пуриновые и пиримидиновые основания, сахара, карбоновые кислоты, липиды.* Образовался «первичный бульон». Происходили процессы осаждения, разделения и адсорбции, а на поверхностях минералов (глина, горячая лава) — дальнейшие синтетические процессы (рис.2.14). Это подтверждается результатами анализа древних земных *химических ископаемых* и их сравнением с внеземным органическим веществом (метеориты), а также многочисленными *модельными экспериментами,* показавшими, что в смеси газов, воспроизводящих атмосферу, при достаточном притоке энергии действительно происходят процессы синтеза органических веществ. Среди продуктов этого синтеза найдены основные биологически важные соединения, в том числе 14 аминокислот, пурины и пиримидины, сахара, АМФ, АДФ, АТФ, жирные кислоты и порфирины. Удалось создать и модели абиотического образования биополимеров, например, полипептидов с длинной цепью — *протеиноидов,* имеющих форму шариков диаметром около 1 мкм (микросфер). Здесь можно усмотреть намеки на такой сложный процесс, как абиотическое образование нуклеиновых кислот, на их примитивную абиотическую репликацию, происходящую без участия ДНК-полимеразы.

Вероятно, очень рано начались и взаимодействия между *протеиноидами и нуклеиновыми кислотами.* При этом, например, Эйген (1971) считает, что, с одной стороны, подходящий протеиноид способствовал более быстрому и правильному размножению молекул нуклеиновой кислоты, а с другой - нуклеиновая кислота начинала кодировать преимущественно подходящие для нее белки. Начинался самообучающийся каталитический циклический процесс, который в конкуренции за строительные блоки, в отборе на быстроту и точность репродукции приобретал все большие преимущества. Следовательно, белки и нуклеиновые кислоты нужны были одновременно. В этот период, носящий название

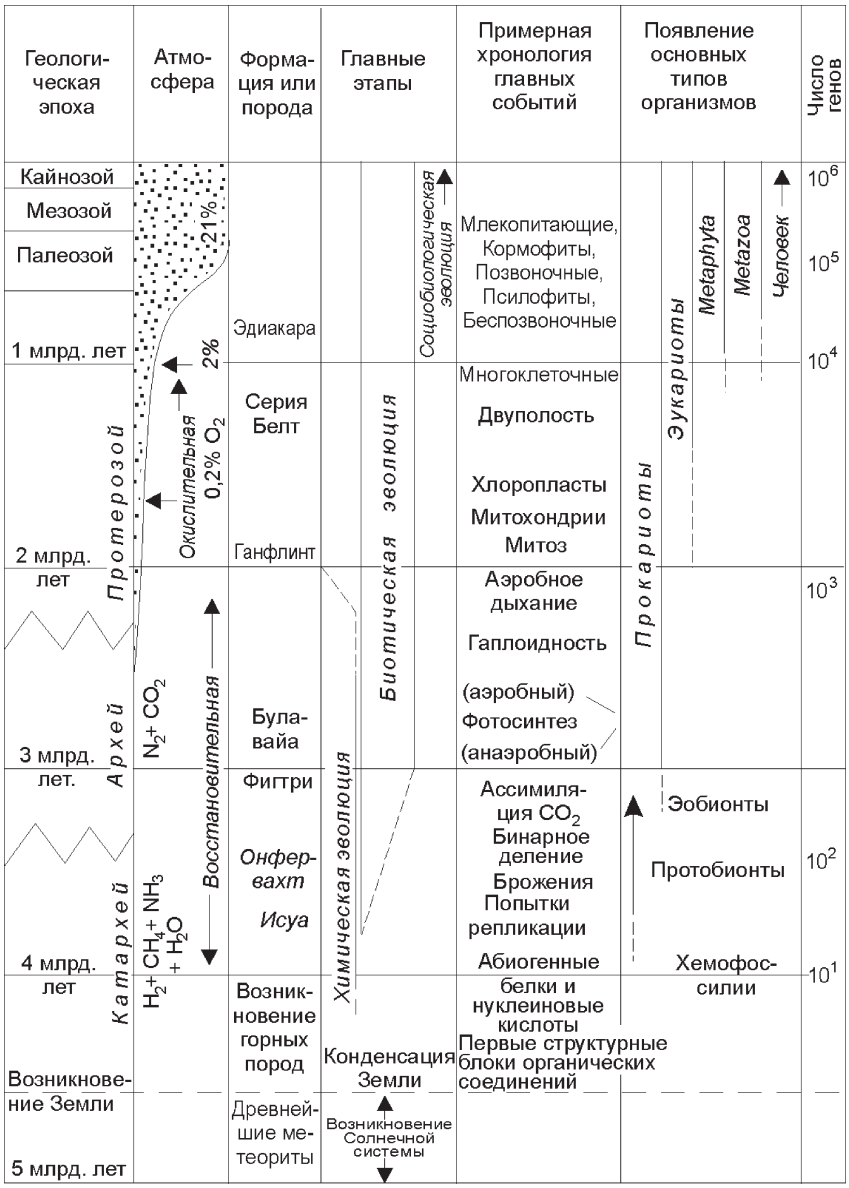



**Рисунок 2.17 — Эволюция организмов: схема временной последовательности ее основных событий (по Э. Гюнтеру и др., 1982)**

*пребиотической* (химической) эволюции, уже действовал *дарвиновский принцип отбора* как оптимизирующий процесс.

**Биотическая эволюция.** В конце абиотической эволюции появились примитивные организмы — *протобионты.* Протобионты представляли собой организованные, отграниченные от окружающей среды, обособленные системы молекул, способные к репликации и трансляционному синтезу белка (генетическая гипотеза). Органические строительные блоки (абиотического происхождения) они получали из «первичного бульона», так что вначале им не нужны были ферменты для построения этих блоков. Около 4 млрд. лет назад уже определенно имелись разные типы протобионтов.

По мере того, как биологические явления начинали преобладать над пребиотическими (рис.2.17), «первичный бульон» становился все беднее органическими веществами.

В этих условиях селективным преимуществом для протобионтов стало обладание *плазматической мембраной,* защищающей от потери этих веществ путем диффузии, и способность избирательно их накапливать, например, посредством переноса неорганического фосфата на нуклеозиддифосфат.

Мембраны могли возникнуть в ходе формирования коацерватов (капля или слой с большей концентрацией коллоида, чем в остальной части раствора), образующихся в воде при соприкосновении двух слабо взаимодействующих полимеров, или при адсорбции полимеров на поверхности глин (рис. 2.18).

Поглощение веществ привело к росту, а затем и деле-

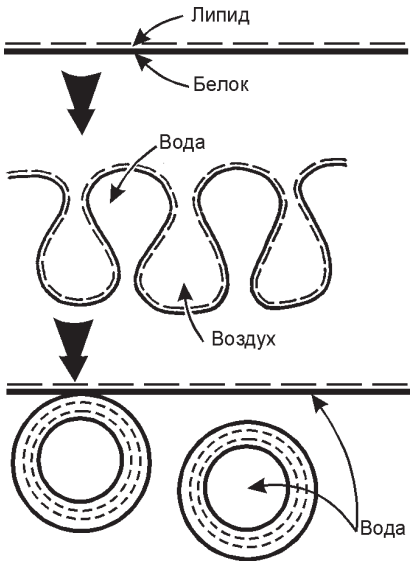



**Рисунок 2.18 — Возможный путь формирования мембран при образовании коацерватов в «первичном бульоне» при зарождении жизни (по М. Кальвину, 1971)**

нию, при этом выживали те продукты деления, которым доставался полный набор нуклеиновых кислот и белков. Селективное преимущество доставляли объединение отдельных геномов в единый геном, появление специальных механизмов разделения и перетяжки. Такое образование, снабженное все более расширявшимся набором ферментов, называют *протобионтом* (синоним понятия «эобионт»). Возможные остатки протобионтов — шаровидные образования — встречаются в отложениях Онфервахт в Южной Америке (возраст около 3,4 млрд. лет), известковые отложения (строматолиты) возрастом 2,7-3,1 млрд. лет, найденные в породах Южной Африки (рис. 2.19), образованные, по мнению ученых, в результате жизнедеятельности микроорганизмов, напоминающих синезеленые водоросли.

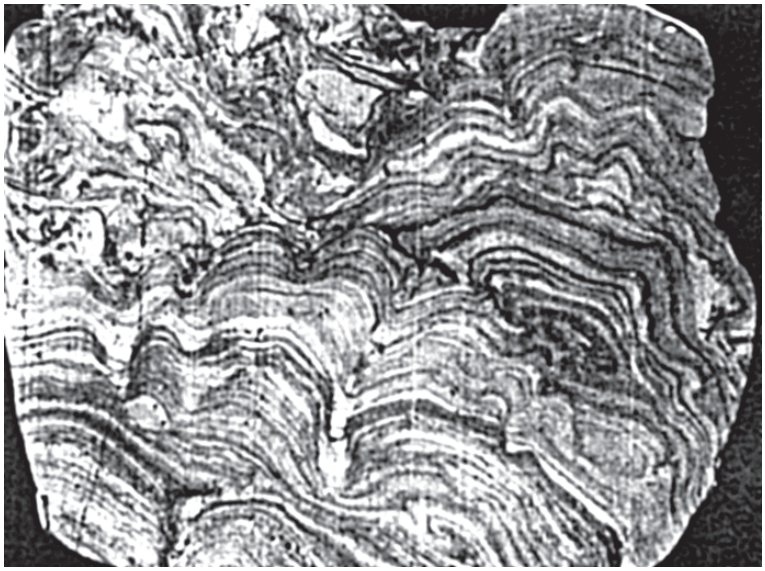


**Рисунок 2.19 — Строматолиты — структуры в осадочных породах, которые возникли в результате жизнедеятельности микроорганизмов (по М.Б. Бурзину)**

С обеднением первичного бульона давление отбора стало благоприятствовать формам, способным к самостоятельному синтезу жизненно важных веществ. Основным способом получения энергии, несомненно, являлась *первичная гетеротрофия.* У бо-

лее высокоразвитых протобионтов уже имелись различные *процессы брожения.* Примеры аналогичных процессов мы находим и у современных микроорганизмов. Третичная атмосфера, в которой количество $CO_2$ продолжало возрастать (в том числе и благодаря брожению), позволяла частично покрывать потребность в углероде за счет ассимиляции $CO_2$. Вырабатываются и биотические пути синтеза аминокислот, которые уже отсутствуют в первичном бульоне. *Процессы анаэробного дыхания* как способ получения энергии явились шагом вперед по сравнению с брожением. Источником кислорода, которого еще не было в атмосфере, служили сульфаты, нитриты, нитраты и т. д. Сформировался механизм переноса электронов по *цепи дыхания.* Необходимые для этого порфирины (цитохромы) могли синтезироваться синтетическим путем. Вторым, эволюционно самым важным, путем получения энергии стало использование света *(фотоэргия).* Первым шагом на этом пути была, по всей видимости, простая фотохимическая реакция. Вторым, более эффективным шагом было *циклическое фотофосфорилирование,* а третьим — нециклическое фосфорилирование, позволившее восстанавливать $CO_2$ и строить органическое вещество. Организм, овладевший фотосинтезом, стал *автотрофным.* Необходимый для фотосинтеза хлорофилл мог образоваться абиотическим путем и затем включиться в богатые липидами мембраны. Фотосинтез привел к активному образованию *органического вещества и свободного кислорода.* На основе синтеза органического вещества смог возникнуть круговорот веществ между автотрофными и зависящими от них гетеротрофными организмами. Наличие кислорода явилось предпосылкой для развития аэробного хемосинтеза и эволюционно самого молодого из процессов получения энергии — *дыхания.* Возникла *вторичная гетеротрофия,* в которой процессы брожения заменены дыханием. На протяжении 2,8 — 1,8 млрд. лет кислорода в атмосфере все еще было меньше 1%.

Утверждается, что первые живые организмы были хемотрофными, т.е. использовали для жизнедеятельности энергию химических реакций. Среди них были хемолитотрофы, создававшие органические вещества из минеральных, и хемоорганотрофы, потреблявшие готовые органические вещества, как абиогенного происхождения, так и созданные хемолитотрофами. Для таких организмов восстановительная бескислородная среда весьма благоприятна.

**Эволюция прокариот.** На уровне протобионтов уже были заложены основы для эволюции линий прокариот (бактерии и сине-зеленые водоросли) и эукариот (зеленые растения и все остальные водоросли), развившиеся, вероятнее всего, из одной группы протобионтов *(монофилия* современных живых организмов). Это подтверждают многочисленные общие черты: единство носителя генетической информации, генетического кода, основ обмена веществ и т. д. Вместе с тем современные прокариоты определенно не являются предками эукариот. Уровень прокариот был достигнут более 3 млрд. лет назад. К основным особенностям этого типа относятся:

• усовершенствование механизма размножения и генетического кода;

• разделение процессов репликации и транскрипции генов;

• образование кольцевого генома из обособленных вначале генных молекул;

• построение ферментных систем для синтеза АТФ;

• активный транспорт веществ и выработка механизмов собственного синтеза аминокислот, нуклеотидов, углеводов, липидов и др. (рис. 2.20).

**Рисунок 2.20 — Схема строения прокариотических клеток**

К прокариотам относятся грамположительные и грамотрицательные бактерии и синезеленые водоросли, называемые зачастую цианобактериями.

**Эволюция эукариот.** Эта линия, вероятно, отделилась от высокоразвитых протобионтов сравнительно рано, параллельно с развитием прокариот. Древнейшие остатки найдены в породах возрастом 1,4-2 млрд. лет. Переход к клеткам с хромосомами в отграниченном от цитоплазмы клеточном ядре, с митохондриями и хлоропластами, к половому размножению с диплоидией и рекомбинацией расширил эволюционные возможности и стал предпосылкой для многоклеточности и дифференциации (рис. 2.21, табл. 2.9).

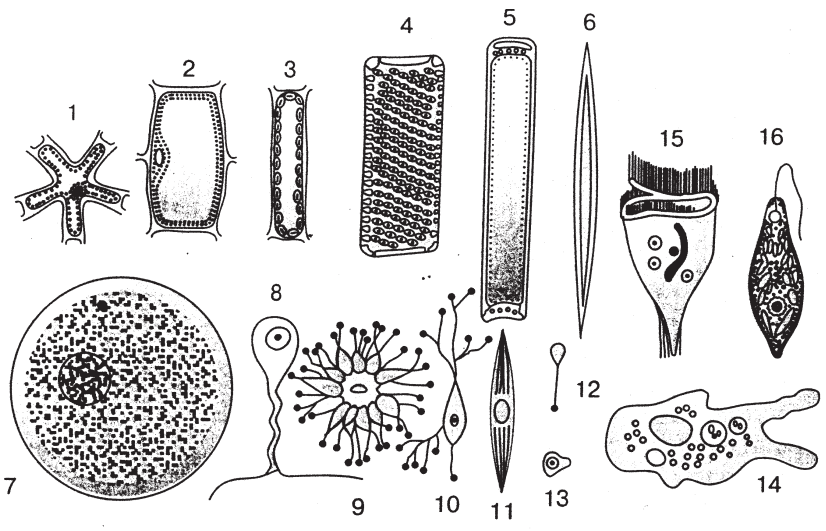



**Рисунок 2.21 — Различные эукариотические клетки**

Примечание. Одноклеточные эукариотические клетки: 14 — амеба; 15 — сувойка; 16 — эвглена зеленая. Многоклеточные эукариотические клетки: 1-6 — растений; 7-13 — животных.

Среди одноклеточных эукариот (протестов) есть и авто- и гетеротрофные группы, что является следствием раннего расхождения путей развития. Считается, что начальным пунктом их эволюции были жгутиковые (флагелляты). Для гетеротрофных про-

**Таблица 2.9 — Различия клеток эукариот и прокариот**

| Признаки | Эукариоты | Прокариоты |
|---|---|---|
| Ядро: | | |
| мембрана | двойная | — |
| хромосомы | > 1 | 1 |
| ядрышко | + | — |
| митоз | + | — |
| Мембранные структуры: | | |
| эндоплазматический ретикулум | + | — |
| комплекс Гольджи | + | — |
| лизосомы | + | — |
| Митохондрии | + | — |
| Хлоропласты | — | — |
| | у грибов и животных) | (иногда тилокоиды) |
| | + (у растений и водорослей) | |
| Экзо- и эндоцитоз | + | — |
| Циклоз (направленное движение цитоплазмы) | + | |
| Рибосомы цитоплазмы | 80S* | 70S |
| Жгутики | сложной структуры (2x9)+2 | простые; состоят из одной или нескольких фибрилл |
| Фиксация азота | — | + |
| Анаэробное дыхание с неорганическими акцепторами электрона | — | + |
| Хемосинтез | — | + |

Примечание: + — структура или свойство имеется; — — отсутствует. *S — единица осаждения Сведберга, характеризующая размеры рибосомы.

стейших (протозол) исходными могли быть и амебоидные формы (рис. 2.22).

Таким образом, в органическом мире Земли можно выделить несколько крупных групп существ, имеющих общее происхожде-

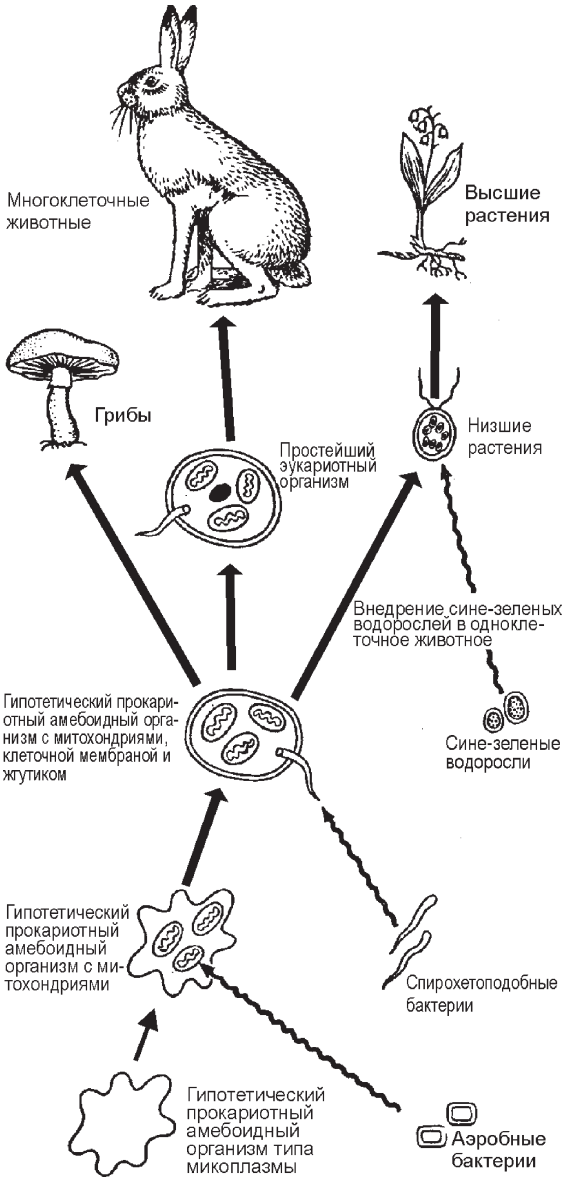



**Рисунок 2.22 — Гипотетическая схема основных этапов эволюции эукариотных организмов на основе симбиогенеза (по А. Л. Тахтаджяну, 1972)**

ние, доказываемое наличием фундаментальных черт сходства в строении представителей. К таким чертам относятся: конвариантная редупликация, обмен веществ, способность к росту и развитию (онтогенез), общность механизмов реализации наследственной информации от гена до признака (рис. 2.23).

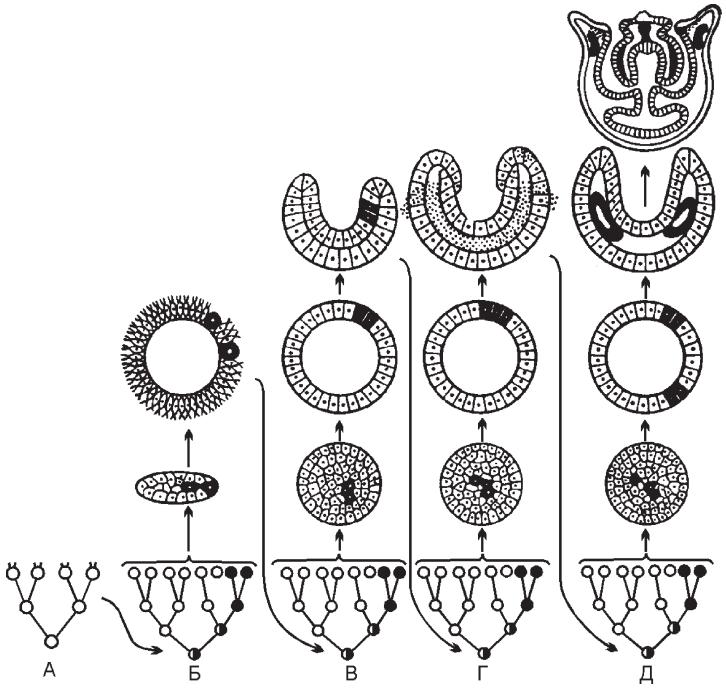



**Рисунок 2.23 — Схема последовательного усложнения онтогенеза многоклеточных в процессе эволюции**

А — размножение свободно живущих одноклеточных; Б — онтогенез колонии одноклеточных типа *Volvox* (происходит дифференцировка клеток на половые (зачернено) и соматические); В — онтогенез многоклеточного организма типа гидры (прибавляются стадии бластулы и гаструлы); Г — онтогенез первичного двусторонне-симметричного животного (прибавляется мезодерма); Д — онтогенез высшего двусторонне-симметричного многоклеточного (по А. Н. Северцову, 1935).

Надцарство эукариот очень рано, вероятно, более миллиарда лет назад разделилось на царства животных, растений и грибов (рис. 2.24).

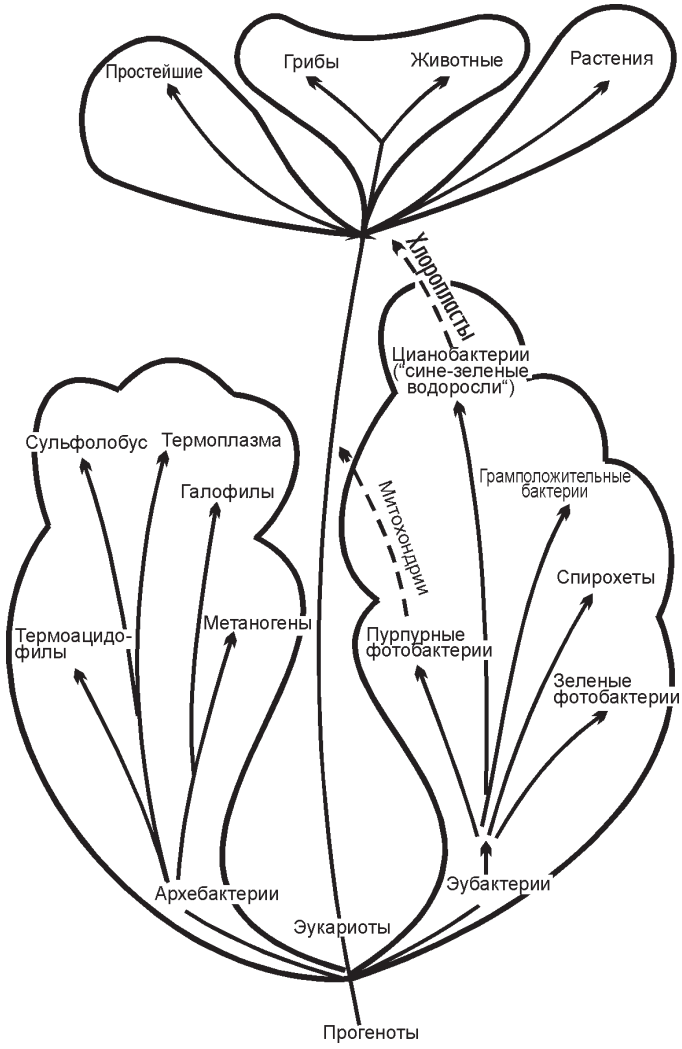



**Рисунок 2.24 — Схема взаимоотношения основных царств и живых организмов (по Б. М. Медникову, 1987)**

В последнее время произошел пересмотр классификации высших таксонов живого мира (рис. 2.25) в связи с обнаружением среди бактерий группы организмов со специфической макромолекулярной организацией клеток и уникальными биохимически-

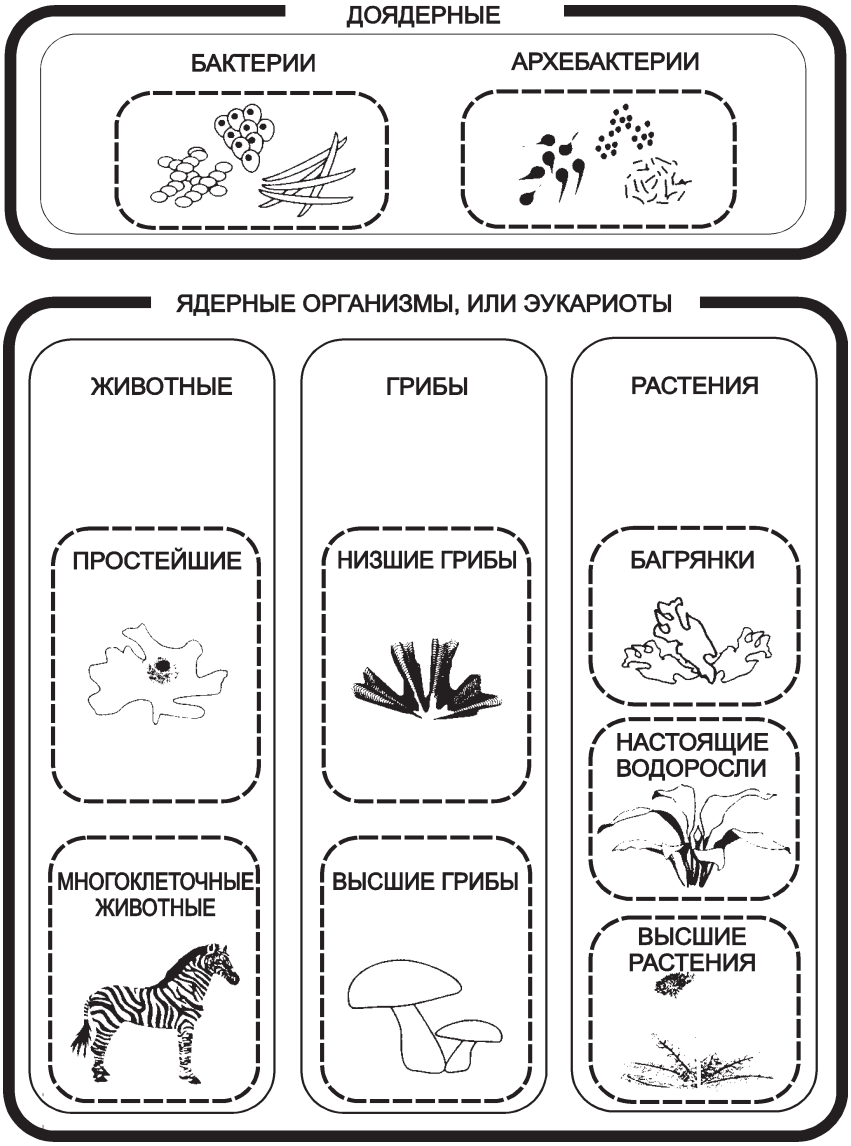



**Рисунок 2.25 — Одна из современных систем живых организмов (по Н.М. Мамедову, И.Т. Суравегиной, 1996)**

Примечание: в толстой рамке надцарство, в тонкой — царство, пунктирной — подцарство

ми процессами. Они были названы архебактериями в связи с тем, что их считают одной из самых древних групп живых существ на Земле. Прокариоты и эукариоты с появлением нового царства архебактерий стали разделять на уровне надцарств:

А. *Надцарство.* Прокариоты или доядерные организмы.

I. *Царство* Бактерий.

II. *Царство* Архебактерий.

Б. *Надцарство.* Эукариоты или ядерные организмы.

I. *Царство* Животных.

1. Подцарство Простейших.

2. Подцарство Многоклеточных.

II. *Царство* Грибы

1. Низшие Грибы.

2. Высшие Грибы.

III. *Царство* Растения.

1. Подцарство Багрянки.

2. Подцарство Настоящие водоросли.

3. Подцарство Высшие растения.

Следовательно, первые этапы эволюции жизни на Земле связаны, с одной стороны, с переходом от первичной гетеротрофности (первые протобионты использовали в качестве пищи органические вещества «первичного бульона») к хемосинтезу (анаэробной хемоавтотрофии), далее — к возникновению автотрофного питания у растений (фотосинтезу) и, наконец, к вторичному гетеротрофному питанию у животных.

Возникновение фотосинтеза является важнейшим этапом эволюции жизни на Земле (рис. 2.26).

Благодаря фотосинтезу в каждый последующий момент на поверхности Земли происходило накопление все больших количеств энергии солнечного света, аккумулированной в органическом веществе, что способствовало ускорению биологического круговорота веществ и эволюции органического мира в целом. Относительно возможных путей происхождения основных царств живой природы одной из интересных является гипотеза симбиогенеза (рис. 2.22). Гипотеза симбиогенеза в последние десятилетия находит все больше и больше подтверждений.

**Эволюция растений.** Число видов ныне существующих растений достигает более 500 тысяч, из них высших — около 300 тысяч видов. У истоков таллофитов (низших растений) стоят примитивные жгутиковые. В отложениях возрастом около 2 млрд. лет

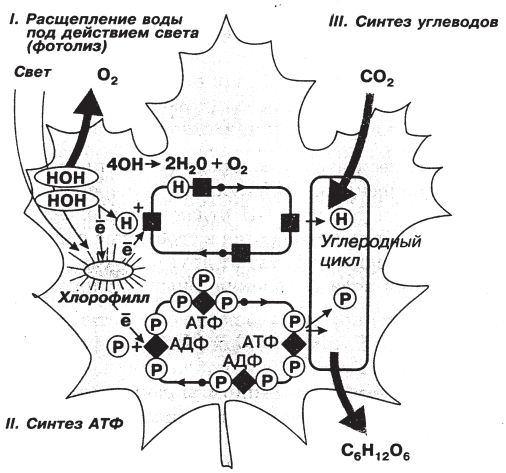



**Рисунок 2.26 — Схема процесса фотосинтеза**

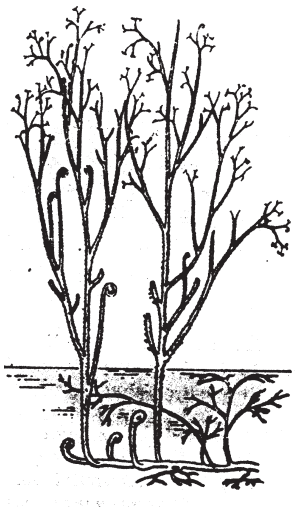


**Рисунок 2.27 — Первое наземное растение — псилофит**

встречаются колючки (колонии) одноклеточных и нитчатых форм (зеленые и золотистые водоросли). Переход через колониеобразные формы к водорослям (фикофита), по-видимому, совершался многократно. Совпадения в составе ассимиляционных пигментов, запасных веществ и в тонком строении хлоропластов указывают на то, что предками *высших растений* были зеленые водоросли. Переход произошел, возможно, в период 550-450 млн. лет назад, когда растения начали заселять сушу, для чего потребовались опорные элементы (лигнин), защита от высыхания (кутин), транспортные системы для воды и ассимилянтов, а также устойчивые споры. Первыми наземными растениями считаются *псилофиты,* жившие 420-350 млн. лет назад (рис. 2.27).

Связующим звеном между папоротниками и *семенными растениями* служат ископаемые *семенные папоротники* (рис. 2.28).

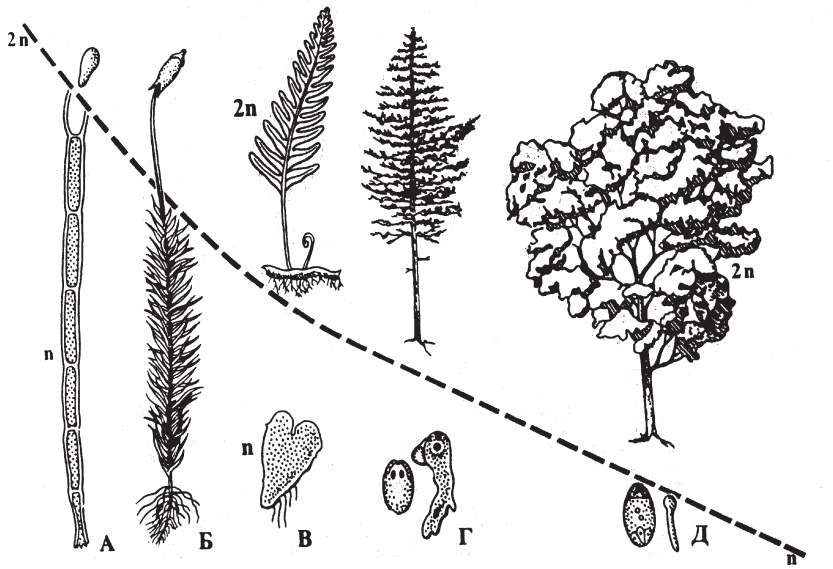



**Рисунок 2.28 — Схема эволюционных изменений растений в направлении увеличения размеров и значения бесполого поколения (2n) и редукции размеров полового поколения (n): А — водоросли; Б — мхи; В — папоротники; Г — голосеменные; Д — покрытосеменные (по К. Фуллеру и О. Типпе, 1954)**

Нежный гематофит перемещается на спорофитное материнское растение, а с развитием пыльцы (микроспор) перед оплодотворением появляется опыление. В каменноугольном периоде представлено уже большинство групп растений, но самые высокоразвитые растения - покрытосеменные - появляются в конце мелового периода. Таким образом, растительность нашей планеты постоянно менялась, приобретая все более современные черты.

В конце девонского периода на Земле появилась древесная растительность. Отпечатки листьев и окаменевшие стволы крупных деревьев сохранились до наших дней (рис. 2.29).

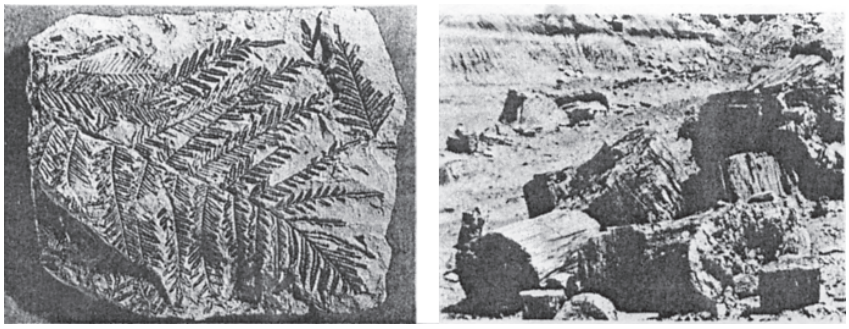


**Рисунок 2.29 — Отпечатки листьев и окаменевшие стволы крупных деревьев на Земле в конце девонского периода**

Основные черты эволюции царства растений следующие:

1. Переход от гаплоидности к диплоидности. У многих водорослей все клетки (кроме зиготы) гаплоидны. У более высокоорганизованных водорослей, например, бурые, наряду с гаплоидными существуют и диплоидные особи. У мхов преобладает гаплоидное поколение при сравнительно слабом развитии диплоидного. У папоротников преобладает диплоидное поколение, однако и у них гаплоидное поколение (гаметофит) еще представлено самостоятельным образованием. У голосеменных и покрытосеменных наблюдается полная редукция гематофита и переход к диплоидной фазе.

2. Освобождение процесса полового размножения от наличия капельножидкой воды, потеря подвижности мужских гамет, редукция гаметофита и сильное развитие спорофита, переход от наружного оплодотворения к внутреннему, возникновение двойного оплодотворения.

3. Дифференциация тела с переходом к наземным условиям: деление на корень, стебель и лист, развитие сети проводящей системы, совершенствование покровных, механических и других тканей.

4. Специализация опыления (с помощью насекомых) и распространение семян и плодов животными. Усиление защиты зародыша от неблагоприятных условий: обеспечение пищей, образование покровов и т. д.

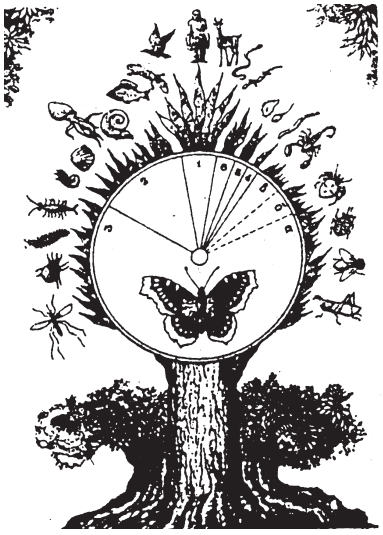


**Рисунок 2.30 — Относительное число видов животных (по Р.К. Баландину)**

1 — хордовые; 2 — моллюски; 3 — членистоногие (а — насекомые, б — паукообразные, в — ракообразные); 4 — черви; 5 — одноклеточные; 6 — прочие

**Эволюция грибов.** Грибы (фунги) — гетеротрофная, не имеющая хлоропластов группа с сапрофитным, паразитическим или симбиотическим образом жизни — определенно произошли от гетеротрофных примитивных эукариот, стоявших близко к истокам главной линии царства животных. Грибы рассматривают, как правило, третьей крупной группой многоклеточных наряду с многоклеточными растениями и животными.

**Эволюция многоклеточных животных.** Царство животных не менее разнообразно, чем царство растений, а по числу видов животные превосходят растения. В настоящее время описано более 1,5 миллиона видов животных (рис. 2.30).

*Животные*— вторичные гетеротрофы и облигатные аэробы. Для них необходимы автотрофные организмы как первоисточник пищи и требуется достаточное снабжение кислородом (по Пастеру, 0,2% $O_2$). Достоверные остатки животных находят в морских от ложениях протерозоя, возраст которых превышает 800 млн. лет. Первые многоклеточные животные представлены сразу несколькими типами: губки, кишечнополостные, плеченогие, членистоногие.

В напластованиях осадочных горных пород обнаружены остатки беспозвоночных животных: ордовикские раковины, юрские аммониты, юрские кораллы (рис. 2.31).

Согласно разным теориям о происхождении многоклеточных животных, исходной группой могли быть амебы, жгутиковое или инфузории (рис. 2.32).

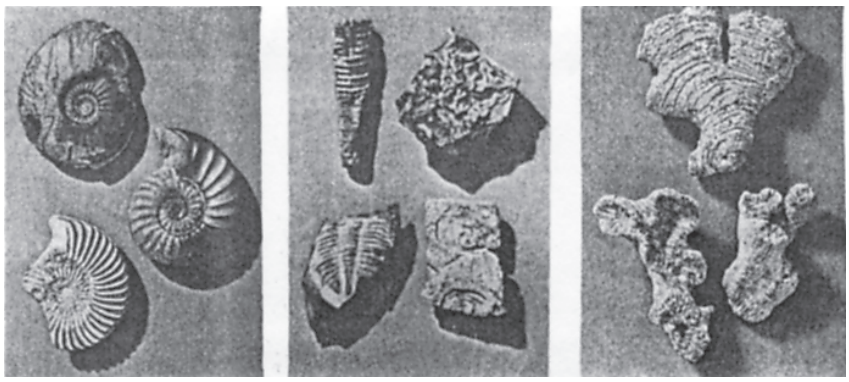


**Рисунок 2.31 — Ископаемые остатки беспозвоночных животных: ордовикские раковины, юрские аммониты, юрские кораллы**

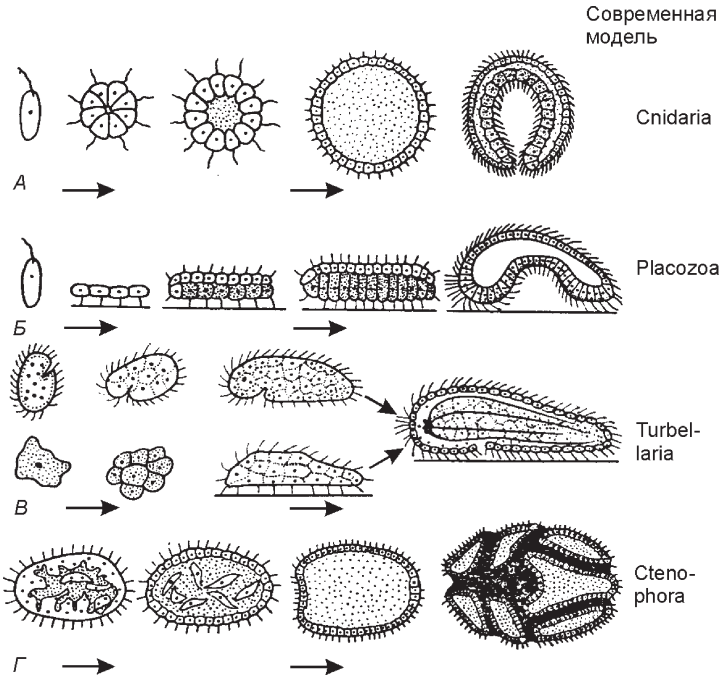



**Рисунок 2.32 — Различные представления о происхождении многоклеточных животных (по Э. Гюнтеру и др., 1982)**

А. *Теория гастреи:* колония жгутиконосцев → бластея (полый шар) → двуслойная гастрея.

Б. *Теория билатогастреи:* уплощенная однослойная колония жгутиконосцев → двуслойная ползающая плакула → билатогастрея,обладающая двусторонней симметрией.

В. *Ацельная теория:* от предков-инфузорий путем целлюляризации произошел многоклеточный организм, и их «рот» стал его дефинитивным ротовым отверстием; в дальнейшем этот организм стал напоминать примитивную бескишечную турбеллярию (верхний ряд), затем этот путь привел к бескишечным турбеллариям. По амебоидной теории (нижний ряд), за исходные формы принимаются амебы, которые образовали клеточный агрегат.

Г. *Галлертоидная теория:* ресничное одноклеточное → возникновение внешнего слоя, служащего для передвижения, со студнеобразным веществом внутри → образование желобовидных, выстланных эпитедием каналов, служащих для получения и переработки пищи.

Из гастреи можно вывести губок и стрекающих кишечно-полостных, а из последних — всех остальных многоклеточных животных.

В эволюции животных можно наметить несколько основных направлений развития:

1. Возникновение многоклеточности и все большее дифференцирование всех систем органов.

2. Возникновение твердого скелета (наружного — у членистоногих, внутреннего — у позвоночных).

3. Развитие центральной нервной системы. Два принципиально разных и чрезвычайно эффективных эволюционных «решения»: у позвоночных — развитие головного мозга и поведения, основанного на обучении и условных рефлексах; у насекомых — развитие нервной системы, связанной с наследственным закреплением любого типа реакций по типу инстинктов.

4. Развитие социальности в ряде ветвей древа животных, с разных сторон подходящих к рубежу, отделяющему биологическую форму движения материи от социальной формы движения. Перешагнуть этот рубеж смогла лишь одна ветвь приматов — род Человек.

В целом результаты разнообразных исследований позволяют уточнить и обобщить знания путей возникновения и развития основных групп живых организмов на Земле. Царства живой природы — бактерии, архебактерии, растения, грибы и животные - имеют общее про-

исхождение, связанное с жизнью в первичном океане, в дальнейшем же пути развития этих стволов древа жизни совершенно различны как по направлениям, так и по результатам (рис. 2.26, 2.32).

По мере развития все новых групп организмов происходит многократное усложнение среды жизни — биосферы. Эволюция одних групп оказывается тесно связанной с эволюцией других. Увеличивающееся разнообразие жизни становится причиной дальнейшего увеличения многообразия форм.

## 2.5. Катастрофы в истории биосферы

История Земли представлена на рисунке 2.33 в виде спирали.

В процессе эволюции органический мир на Земле не один раз переживал трагические события, приводившие к почти полному уничтожению жизни на планете. За последние 500 миллионов лет отмечено пять наиболее крупных катастроф.

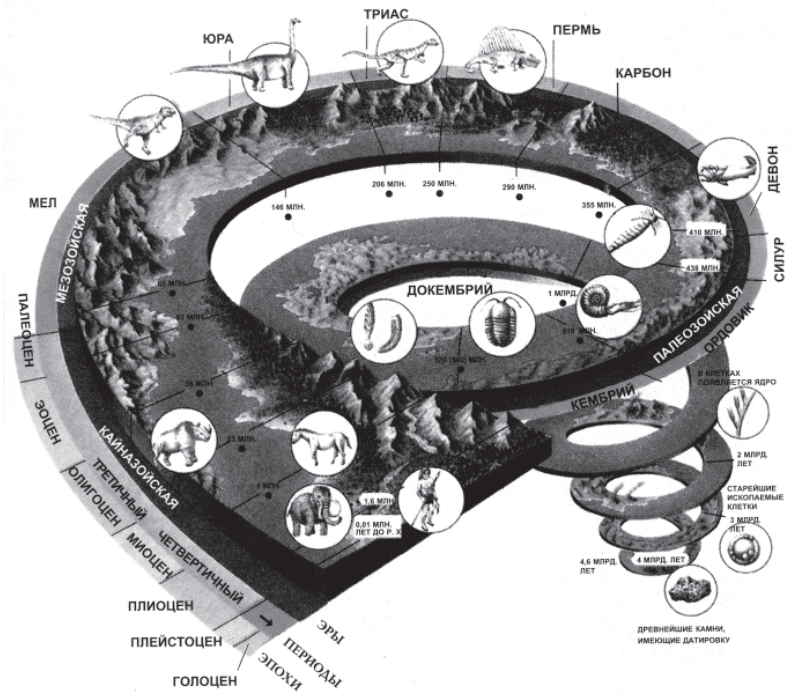



**Рисунок 2.33 — 4,6 миллиарда лет истории Земли**

В ордовикский период жизнь бурно расцвела в морях. Однако она оборвалась по мнению ученых-палеонтологов, из-за неожиданно наступившего оледенения. В силуре и девоне жизнь впервые вышла на сушу (рис. 2.34).

**Рисунок 2.34 — Первые растения суши (400 млн. лет назад)**

385 миллионов лет назад наряду с травянистыми растениями возникли кустарники, гигантские леса, кроны деревьев достигающие высоты до 30 метров (рис. 2.31). За каких-нибудь 20-40 млн. лет растения стали независимыми от рек и болот, где прежде только и могли размножаться. В отличие от спор и мхов, семена, защищенные плотной оболочкой от невзгод стихии, снабженные запасом питательных веществ, позволили деревьям осваивать сушу. Не прошло и сотни тысяч лет, как оголенные скалы были покрыты лесами. Каменистая поверхность Земли была раздроблена на мельчайшие частицы корнями растений. Им помогали выветривание и эрозия. Реки и ручьи вымывали эти продукты разрушения вместе с органическими осадками растений. Миллионы тонн отходов жизнедеятельности растений, в первую очередь лесов, сбрасываемых реками в океаны, со временем превратили их воды в «бульон» с живущими водорослями. Отмершие водоросли падали на дно, и процесс разложения органических остат-

ков вытягивал из воды растворенный в ней кислород. Половина видов всех морских животных и растений, задохнувшись, вымерла.

Океанское дно превратилось в безжизненную пустыню. Это доказывают черные слои остатков водорослей в осадочных породах, возникших в девонский период: чернота — свидетельство убийственной нехватки кислорода.

Пермский период закончился грандиозной катастрофой — самой ужасной в истории Земли. Около ста миллионов лет потребовалось со времени массовой гибели живого, прежде чем жизнь на планете восстановила свои масштабы.

А тогда, 250 миллионов лет назад, все континенты сплотились в один серхконтинент — Пангею. Вокруг него простирался океан Тетис. По берегам и шельфу континента росли первобытные леса — экологическая система, полная растительной и морской животной жизни. Лесами были покрыты огромные пространства Пангеи. И вдруг цветущая до того жизнь, в течение немногих миллионов лет словно бы потеряла силы. Исчезло, погибло 95% всей органической материи. Наступивший период — триас — застал пустынные берега и практически мертвые равнины материка. На суше погибло 80% четвероногих. Даже насекомые, противостоявшие невзгодам в других катастрофах, лишились многих видов. Линия млекопитающих, только-только вступившая в поток эволюции, была почти прервана.

Одна из гипотез катастрофы — взрыв сверхновой звезды неподалеку от Солнца послал смертоносные лучи в направлении земли и разрушил озоновый слой планеты. Сверхматерик Пангея, странствуя по планете, пересек полярную область. Образовались ледники километровой толщины, приведшие к замерзанию живых организмов.

Заслуживает внимание утверждение о том, что живой мир задохнулся из-за нехватки кислорода. Кислород был почти полностью поглощен разлагающейся мертвой органикой, которая образовалась, когда океан отступил от материка. Это в том случае, если Пангея прошла через полюс, а его воды ушли на наращивание ледяных шапок. Выжили только те организмы, которые приспособились к недостатку кислорода.

Во времена Триаса катастрофа произошла из-за всемирного оледенения. Примерно 140 миллионов лет назад, до того как окончательно исчезнуть с лица Земли, динозавры вышли победителями из катастрофы уничтожившей многие другие виды. Они перенесли холодный шок, а затем снова их численность и размеры выросли и динозавры стали господствовать в мире животных (рис. 2.35).

**Рисунок 2.35 — Различные виды динозавров (по Чаригу, 1983)**
1— стегацерас; 2 — анатозавр; 3 — протоцераптос; 4 — орнитомимус; 5 — трицераптос; 6 — тираннозавр; 7 — велоцираптор; 8 — анкилозавр

В меловой период, 65 миллионов лет назад на Землю упал гигантский метеорит, ставший причиной гибели динозавров, владевших миллионы лет планетой.*

Метеорит диаметром в 10 километров влетел в атмосферу со скоростью 70000 км в час и вонзился в Землю на 20 км в глубь. Катастрофа произошла на северном берегу сегодняшнего полуострова Юкатан. Исследуя «шрам» на берегу Мексиканского залива, ученые обнаружили, что метеорит попал в скалу серосодержащих кристаллов. Было выброшено в атмосферу около 100 млрд. тонн серы. Долгие месяцы Землю окутывали плотные облака из дыма и пыли, не пропускавшие солнечные лучи. Стало холодно. А затем еще десятилетия атмосфера была насыщена сернистыми соединениями. Живые организмы не погибшие от

*Ряд исследователей считает, что это был не метеорит, а астероид.

холода, охватившего планету, не всегда смогли выдержать ядовитую атмосферу.

По мнению сейсмологов падение огромного метеорита породило ударные волны в мантии планеты. Мантия, подобно линзе, свела эти колебания в один фокус на противоположной стороне земного шара. Колоссальные напряжения разорвали кору, была выброшена в атмосферу огромная масса тепла, что послужило причиной дальнейшего похолодания. Живые организмы, уцелевшие от ядовитых газов и холода могли погибнуть в сильнейших воздушных бурях, т.к. тепло, рожденное метеоритом при прохождении через атмосферу и от удара о Землю, возбудило воздушные возмущения, что гигантские смерчи поднимали пыль, камни и воды морей и рек на высоту от 8 до 40 км, а затем с колоссальной силой обрушивались на Землю. Был поврежден и озоновый слой, что привело к усилению ультрафиолетовой солнечной радиации.

Таким образом, катастрофы, порожденные внешними и внутренними причинами, не раз почти прерывали нить жизни на Земле.

Какова же роль катастроф в развитии жизни на Земле? Целый ряд ученых (Д. Рауп, Л. Альварец и др.) считают катастрофы двигателем эволюции. При каждой катастрофе уничтожение одних форм жизни приводило к заселению пространства другими формами. Так, гибель динозавров стала величайшим шансом для млекопитающих.

Прошло около трех миллиардов лет со времени возникновения фотосинтеза и экологическая система вновь готова к глобальной катастрофе — шестой по счету. Защищающий жизнь на Земле озоновый слой катастрофически истончается, нарушен баланс углекислоты. Виновником создавшейся ситуации является человек, его рост и хозяйственная деятельность, нарушающие равновесие в биосфере.

## 2.6. Законы биогенной миграции атомов и необратимости эволюции, «законы» экологии Б. Коммонера

**Закон биогенной миграции атомов** (В. И. Вернадского) имеет важное теоретическое и практическое значение. Миграция химических элементов на земной поверхности и в биосфере в целом осуществляется или при непосредственном участии живого вещества (биогенная миграция), или же она протекает в среде, геохимические особенности которой ($O_2$, $CO_2$, $H_2$ и т. д.) обусловле-

ны живым веществом, как тем, которое в настоящее время населяет биосферу, так и тем, которое существовало на Земле в течение всей геологической истории. Согласно закону биогенной миграции атомов, понимание общих химических процессов, протекавших и протекающих на поверхности суши, в атмосфере и заселенных организмами глубинах литосферы и вод, а также геологических слоях, сложенных прошлой деятельностью организмов, невозможно без учета биотических факторов, в том числе эволюционных.

В ходе геологического времени развитие биосферы носило необратимый характер. В первую очередь это касается живого вещества, для которого необратимость развития стала ясной после работ Ч. Дарвина (1859). Основываясь на эволюционном учении и палеонтологических данных, знаменитый бельгийский палеонтолог Л. Долло (1857-1931) в короткой заметке «Законы эволюции» сформулировал **закон необратимости эволюции:** «Организм не может вернуться, хотя бы частично, к предшествующему состоянию, которое было уже осуществлено в ряде его предков». Например, если на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии не могут дать вновь начало амфибиям. Вернувшиеся в воду наземные позвоночные (среди млекопитающих — киты) не стали рыбами. Для любой группы организмов прошедшая история развития не проходит бесследно, приспособление к среде, в которой когда-то обитали предки, осуществляется уже на другой генетической основе.

В течение истории Земли необратимость биологической эволюции определила необратимость динамики веществ в биосфере, выявляемых по характеру древних осадков.

**Закон (правило) чередования направленных эволюций.** Рассмтривая главные направления эволюции групп — *арогенеза* и *аллогенеза*, остановимся на их характеристике, подчеркнув регулярное чередование этих типов развития в эволюции основных стволов древа жизни.

*Аллогенез* — развитие группы *внутри одной адаптивной зоны* с возникновением близких форм, различающихся адаптациями *одного* масштаба.

*Арогенез* — развитие группы с существенным *расширением адаптивной зоны* и с выходом в другие природные зоны в результате приобретения группой каких-то крупных, ранее отсутствовавших приспособлений. Чередование главных направлений от-

ражает эволюционную тенденцию в *филогенезе* — историческом развитии практически всех групп.

В качестве примера на рисунке 2.36 приведены аллогенезы у млекопитающих.

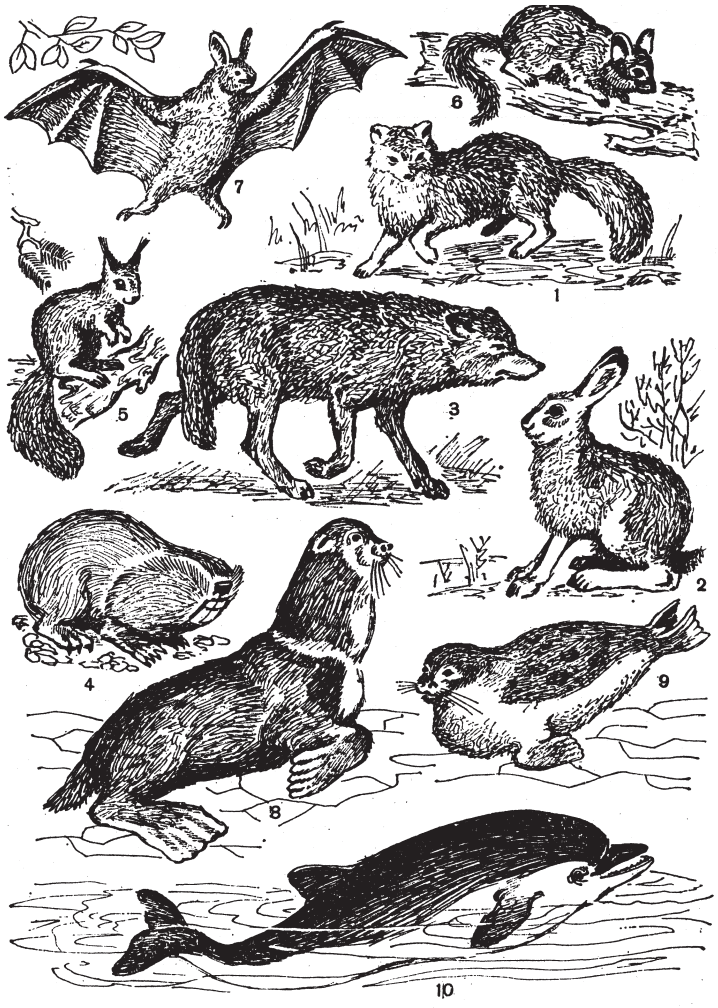



**Рисунок 2.36 — Примеры аллогенезов у млекопитающих**
Хтонобионты: 1 — песец; 2 — заяц; 3 — волк. Эдафобионт: 4 — цокор. Дентробионты: 5 — белка; 6 — соня. Авиабионт: 7 — летучая мышь. Гидробионты: 8 — морской котик; 9 — тюлень; 10 — дельфин.

Следовательно, как утверждают В.Б. Захаров, С.Г. Мамонтов, Н.И. Сонин (2000), эволюция является непрерывным процессом возникновения и развития новых адаптаций, протекающих в течение длительного времени — сотен и тысяч поколений. Из вновь возникающих адаптаций, одни очень частные, их значение не выходит за пределы узких условий. Другие дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону, ведя к быстрому эволюционному развитию групп в новом направлении, к более высокому уровню организации.

В 70-х годах XX в. американский эколог Барри Коммонер выдвинул ряд положений, которые сегодня называют **«законами» экологии**: 1) все связано со всем; 2) все должно куда-то деваться; 3) природа «знает» лучше; 4) ни-что не дается даром.

*Первый закон* «Все связано со всем» отражает существование сложнейшей сети взаимодействий в экосфере. Он предостерегает человека от необдуманного воздействия на отдельные части экосистем, что может привести к непредвиденным последствиям.

*Второй закон* «Все должно куда-то деваться» вытекает из фундаментального закона сохранения материи. Он позволяет по-новому рассматривать проблему отходов материального производства. Огромные количества веществ извлечены из Земли, преобразованы в новые соединения и рассеяны в окружающей среде без учета того факта, что «все должно куда-то деваться». И как результат — большие количества веществ зачастую накапливаются там, где в природе их не должно быть.

*Третий закон* «Природа знает лучше» исходит из того, что «структуры организмов нынешних живых существ или организмов современной природной экосистемы — наилучшие в том смысле, что они были тщательно отобраны из неудачных вариантов и что любой новый вариант, скорее всего, будет хуже существующего ныне». Этот закон призывает к тщательному изучению естественных био- и экосистем, сознательному отношению к преобразующей деятельности. Без точного знания последствий преобразования природы недопустимы никакие ее «улучшения».

*Четвертый закон* «Ничто не дается даром», по мнению Б. Коммонера, объединяет предшествующие три закона, потому что биосфера как глобальная экосистема представляет собой единое целое, в рамках которой ничего не может быть выиграно или

потеряно и которая не может являться объектом всеобщего улучшения; все, что было извлечено из нее человеком, должно быть возмещено. Платежа по этому векселю нельзя избежать; он может быть только отсрочен.

В «законах» Б. Коммонера обращается внимание на всеобщую связь процессов и явлений в природе, любая природная система может развиваться только за счет использования материально-энергетических и информационных возможностей окружающей ее среды. Пока мы не имеем абсолютно достоверной информации о механизмах и функциях природы, мы, подобно человеку, не знакомому с устройством часов, но желающему их починить, легко вредим природным системам, пытаясь их улучшить. Иллюстрацией здесь может служить то, что один лишь математический расчет параметров биосферы требует безмерно большего времени, чем весь период существования нашей планеты как твердого тела.

**Б. Коммонер**

### Задания к практическим занятиям

**Задание 2.1.** Изучить общую структуру биосферы.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, рисунком 2.6, студенты изучают структуру биосферы, закономерности ее сложения. Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 2.2.** Изучить пределы активной жизни в биосфере.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, рисунком 2.37, студенты изучают пределы активной жизни в биосфере. Отмечают отличия общей структуры биосферы от структуры с активной жизнью в биосфере.

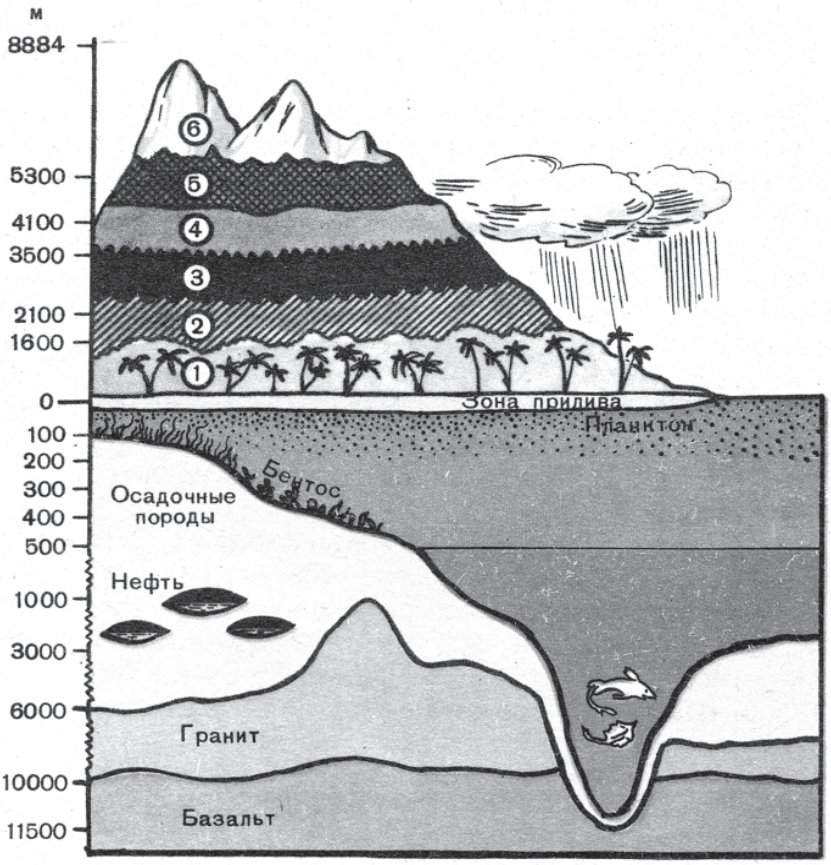



**Рисунок 2.37 — Пределы активной жизни в биосфере**
1 — тропические и субтропические леса; 2 — широколиственные леса; 3 — хвойные леса; 4 — альпийские луга; 5 — тундра; 6 — льды.

**Задание 2.3.** Изучить соотношение химических элементов в живом веществе, литосфере, гидросфере и массе Земли.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, рисунком 2.38, студенты изучают соотношение химических элементов в живом веществе, литосфере, гидросфере и массе Земли в целом.

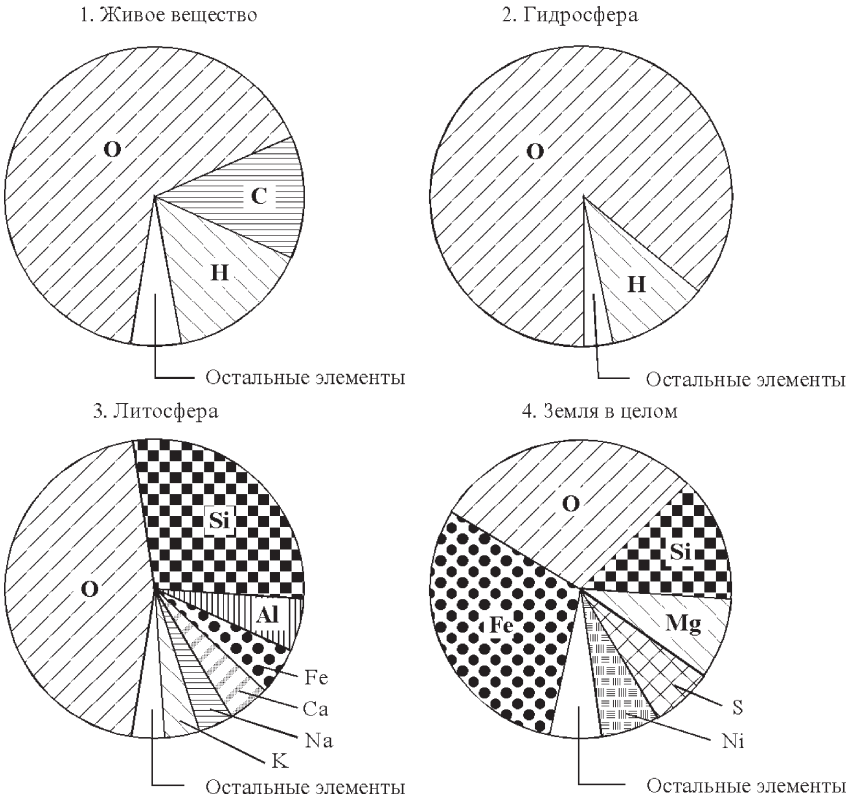



**Рисунок 2.38 — Соотношение химических элементов в живом веществе, гидросфере, литосфере и в массе Земли в целом**

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 2.4.** Изучить свойства живого вещества в биосфере.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, опорной схемой (рис. 2.39), студенты изучают свойства живого вещества в биосфере, сравнивают признаки живого и косного вещества, формируют представление о «давлении жизни». Классифицируют живое вещество по способу питания.

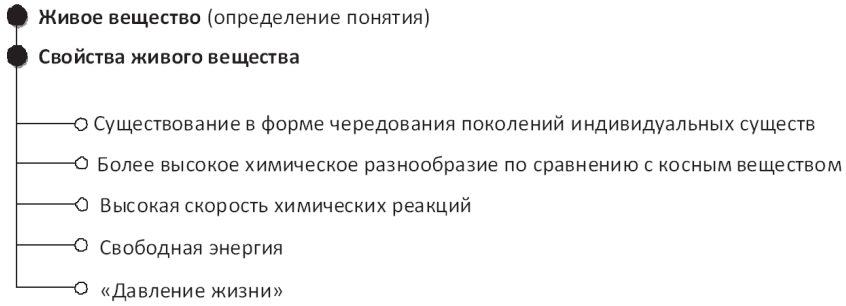



**Рисунок 2.39. Схема к изучению свойств живого вещества в биосфере (по Т.А. Козловой, Т.С. Суховой, В.И. Сивоглазову, 1996)**

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 2.5.** Изучить переход химической эволюции в биотическую.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, рисунком 2.40, студенты изучают переход химической эволюции в биотическую. Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 2.6.** Изучить историю Земли и эволюцию жизни.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

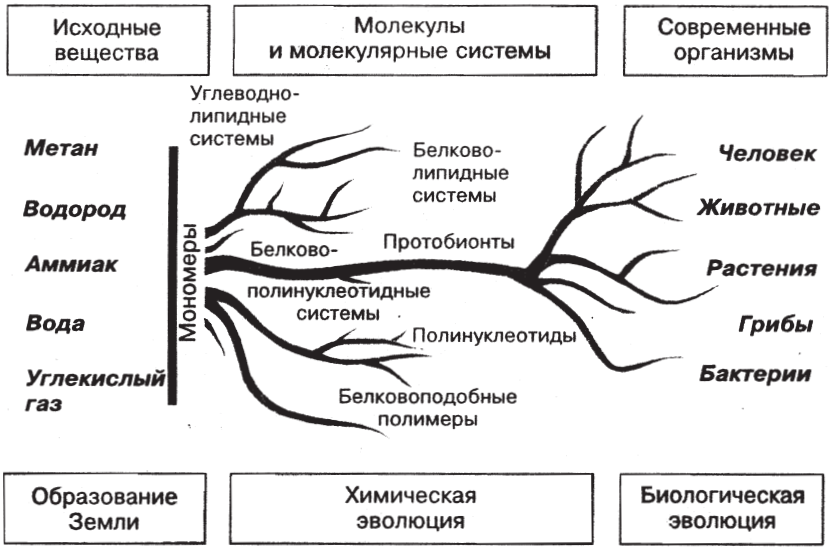



**Рисунок 2.40 — Схема перехода химической эволюции в биотическую**

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, геохронологической таблицей (рис. 2.41), студенты изучают историю Земли и эволюцию жизни.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 2.7.** Изучить взаимосвязи живых организмов, представляющих разные царства живой природы.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, опорной схемой (рис. 2.42), студенты изучают взаимосвязи живых организмов, представляющих разные царства живой природы. Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 2.8.** Изучить закон (правило) чередования направлений эволюций.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

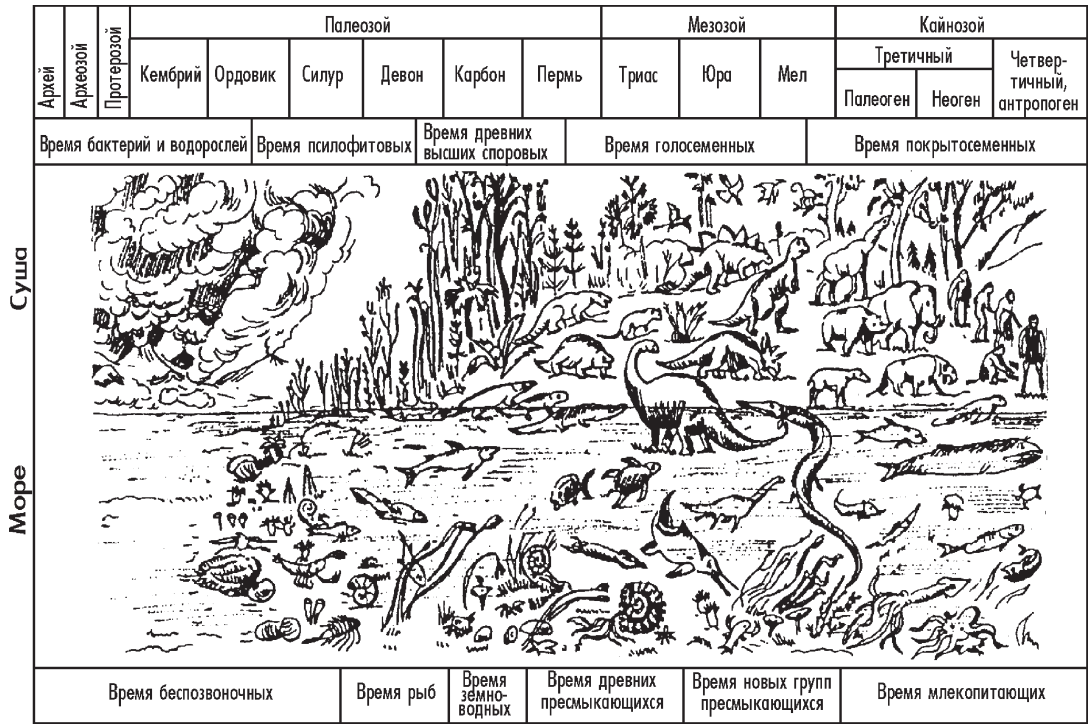



**Рисунок 2.41 — Геохронологическая таблица. История Земли и эволюция жизни (по А. В. Лапо, 1987)**

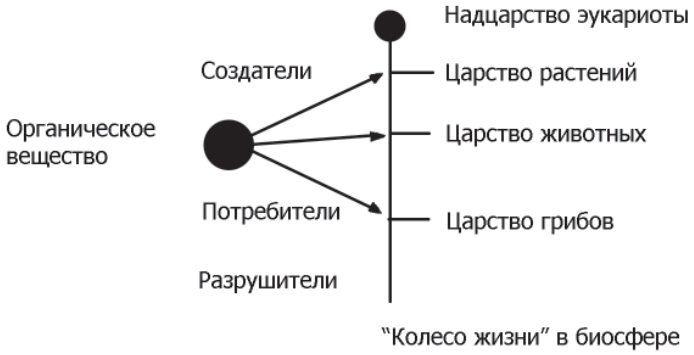



**Рисунок 2.42 — Опорная схема к определению взаимосвязи живых организмов, представляющих разные царства живой природы (по Т.А. Козловой, Т.С. Суховой, В.И. Сивоглазову, 1996)**

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, рисунком 2.43, студенты изучают закон (правило) чередования направления эволюций. Результаты отражают в рабочей тетради.

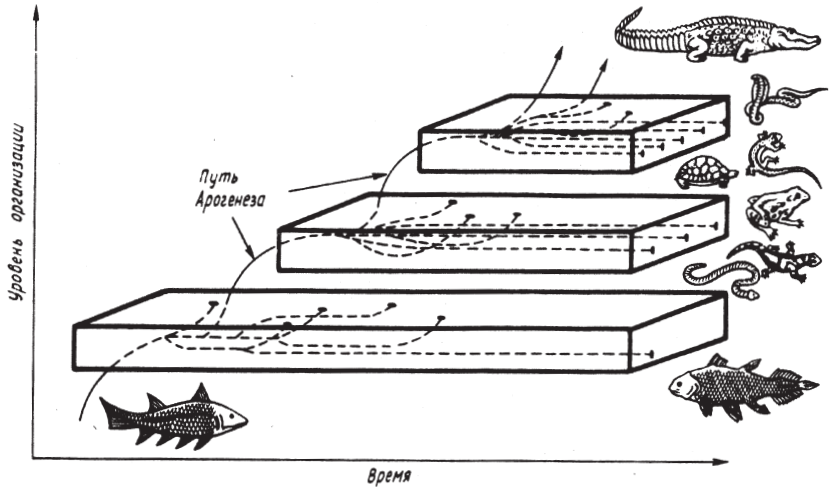



**Рисунок 2.43 — Схема развития группы по путям аллогенеза внутри адаптивной зоны и арогенеза — с выходом в новую адаптивную зону (по А.Н. Северцову, 1937)**

## Контрольные вопросы

1. Назовите возраст Вселенной, состав и структуру планеты Земля.

2. Что относится к геосферам Земли?

3. Какова роль В.И. Вернадского в развитии учения о биосфере?

4. Что такое биосфера в современном представлении?

5. Дайте характеристику основным подразделениям биосферы: аэробиосфере, гидробиосфере и литобиосфере.

6. Каковы пределы активной жизни в биосфере?

7. Какие особенности *живого* сформированы Б.И. Медниковым (1982) в виде аксиом теоретической биологии?

8. Какое свойство живого вещества по Вашему мнению наиболее важное, можно ли выделить одно из свойств в качестве основного?

9. Назовите принципы формирования разных уровней существования живого вещества.

10. Каковы биогеохимические функции живого вещества в биосфере по В.И. Вернадскому?

11. Какое значение имеют разные способы питания живых организмов в биосфере?

12. Назовите возраст Земли.

13. С какими событиями связано формирование на Земле современной атмосферы?

14. Какова роль озонового слоя в атмосфере?

15. Назовите значение прокариот, растений, грибов в поддержании движения «колеса жизни» в биосфере.

16. Назовите число видов растений и животных существующих на Земле.

17. Каковы причины возникновения катастроф в истории биосферы и их роль в развитии жизни на Земле?

18. Можно ли считать завершенным процесс формирования биосферы?

19. Какое значение имеют законы *биогенной миграции атомов* В.И. Вернадского и *необратимости эволюции* Л. Долло?

# ЭКОЛОГИЯ ОСОБЕЙ. СРЕДА И УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ОРГАНИЗМОВ

## 3. ФАКТОРЫ СРЕДЫ И ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ДЕЙСТВИЯ НА ОРГАНИЗМЫ

### 3.1. Среда и условия существования организмов

Различают такие понятия, как среда и условия существования организмов.

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

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

Приспособления организмов к среде носят название *адаптации.* Способность к адаптациям—одно из основных свойств жизни вообще, обеспечивающая самую возможность ее существования, возможность организмов выживать и размножаться. Адап-

тации проявляются на разных уровнях — от биохимии клеток и поведения отдельных организмов до строения и функционирования сообществ и экологических систем. Все приспособления организмов к существованию в различных условиях выработались исторически. В результате сформировались специфические для каждой географической зоны группировки растений и животных.

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

**Таблица 3.1 — Различные подходы к классификации экологических факторов**

| ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ | |
|---|---|
| АБИОТИЧЕСКИЕ | БИОТИЧЕСКИЕ |
| Свет, температура, влага, ветер, воздух, давление, течения, долгота дня и т. д. | Влияние растений на других членов биоценоза |
| Механический состав почвы, ее проницаемость, влагоемкость | Влияние животных на других членов биоценоза |
| Содержание в почве или воде элементов питания, газовый состав, соленость воды | Антропогенные факторы, — все формы деятельности человеческого общества |

| ПО ВРЕМЕНИ | ПО ПЕРИОДИЧНОСТИ | ПО ОЧЕРЕДНОСТИ |
|---|---|---|
| эволюционный | периодический | первичный |
| исторический | непериодический | вторичный |

| ПО ПРОИСХОЖДЕНИЮ | ПО СРЕДЕ ВОЗНИКНОВЕНИЯ |
|---|---|
| космический | атмосферный |
| абиотический (абиогенный) | водный (влажности) |
| биогенный | геоморфологический |
| биотический | эдафический |
| биологический | физиологический |
| природно-антропогенный | генетический |
| антропогенный (в т. ч. | популяционный |
| техногенный, загрязнение | биоценотический |
| среды, в т. ч. беспокойство) | экосистемный биосферный |

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

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

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

Совокупность факторов одного рода составляет верхний уровень понятий. Нижний уровень понятий связан с познанием отдельных экологических факторов (табл. 3.2).

**Таблица 3.2 — Уровни понятия «экологический фактор»**

| Экология | | |
|---|---|---|
| Верхний уровень понятия | Совокупность абиотических факторов природы | Совокупность биотических факторов природы |
| Нижний уровень понятия | Отдельный абиотический фактор природы | Отдельный биотический фактор природы |

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

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

*Интенсивность экологического фактора наиболее благоприятная для жизнедеятельности организма называется оптимумом, а дающая наихудший эффект — пессимумом,* т. е. условия, при которых жизнедеятельность организма максимально угнетается, но он еще может существовать. Так, при выращивании растений при различных температурах точка, при которой наблюда-

ется максимальный рост, и будет *оптимумом.* В большинстве случаев это некий диапазон температур, составляющий несколько градусов, поэтому в данном случае целесообразнее говорить о *зоне оптимума.* Весь интервал температур, от минимальной до максимальной, при которых еще возможен рост, называют *диапазоном устойчивости* (выносливости) или толерантности. Точки, ограничивающие его, т. е. максимальная и минимальная температуры пригодные для жизни — это *пределы устойчивости.* Между зоной оптимума и пределами устойчивости по мере приближения к последним растение испытывает все нарастающий стресс, т. е. речь идет о *стрессовых зонах* или *зонах угнетения* в рамках диапазона устойчивости (рис. 3.1). По мере удаления от оптиму-

**Рисунок 3.1 — Зависимость действия экологического фактора от его интенсивности**

ма вниз и вверх по шкале не только усиливается стресс, — в конечном итоге по достижении пределов устойчивости организма происходит его гибель.

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

Повторяемость наблюдаемых тенденций дает возможность сделать заключение о том, что в данном случае речь идет о фундаментальном биологическом принципе. *Для каждого вида рас-*

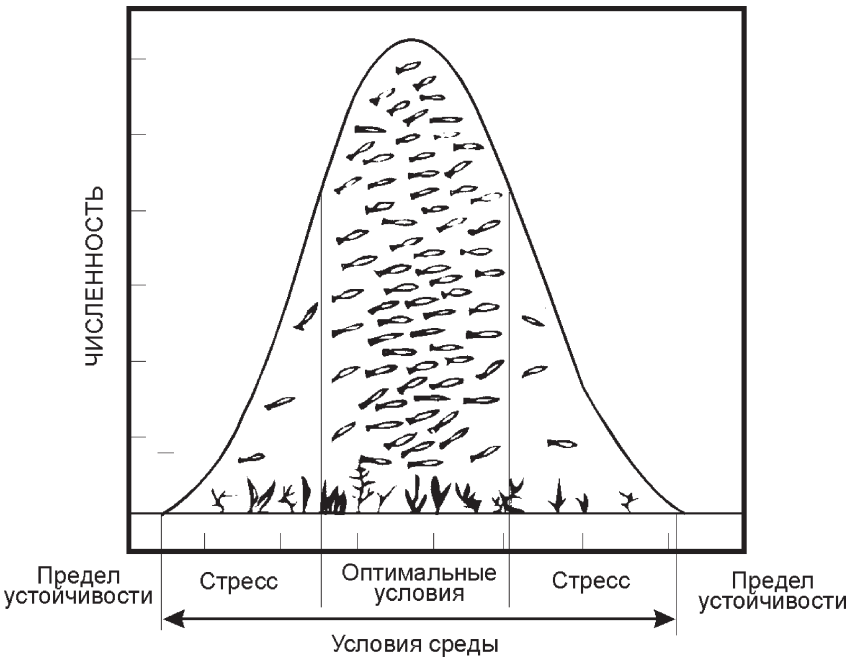



**Рисунок 3.2 — График распределения численности вида**

*Примечание. Наибольшее число особей вида в оптимальных для него условиях, меньшее — там, где условия менее благоприятны. За пределами устойчивости вида его представители не встречаются.*

*тений (животных) существуют оптимум, стрессовые зоны и пределы устойчивости или выносливости в отношении каждого средового фактора* (рис. 3.2).

При значении фактора, близком к пределам выносливости или толерантности, организм обычно может существовать лишь непродолжительное время. В более узком интервале условий возможно длительное существование и рост особей. Еще в более узком диапазоне происходит размножение и вид может существовать неограниченно долго. Обычно где-то в средней части диапазона устойчивости имеются условия наиболее благоприятные для жизнедеятельности, роста и размножения. Эти условия называ-

ют оптимальными, в которых особи данного вида оказываются наиболее приспособленными, т. е. оставляют наибольшее число потомков. На практике выявить такие условия сложно и обычно определяют оптимум для отдельных показателей жизнедеятельности — скорости роста, выживаемости и т. п.

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

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

Экологически выносливые виды называют *эврибионтными* (eyros — широкий); маловыносливые — *стенобионтными* (stenos — узкий). Эврибионтность и стенобионтность характеризуют различные типы приспособленности организмов к выживанию. Виды, длительное время развивающиеся в относительно стабильных условиях, утрачивают экологическую пластичность и вырабатывают черты стенобионтности, тогда как виды, существовавшие при значительных колебаниях факторов среды, приобретают повышенную экологическую пластичность и становятся эврибионтными (рис. 3.3).

Отношение организмов к колебаниям того или иного определенного фактора выражается прибавлением приставки эври- или стено-к названию фактора. Например, по отношению к температуре различают эври- и стенотермные организмы, к концентрации солей — эври- и стеногалинные, к свету — эври- и стенофотные и др. По отношению ко всем факторам среды эврибионтные организмы встречаются редко. Чаще всего эври- или стенобионт-

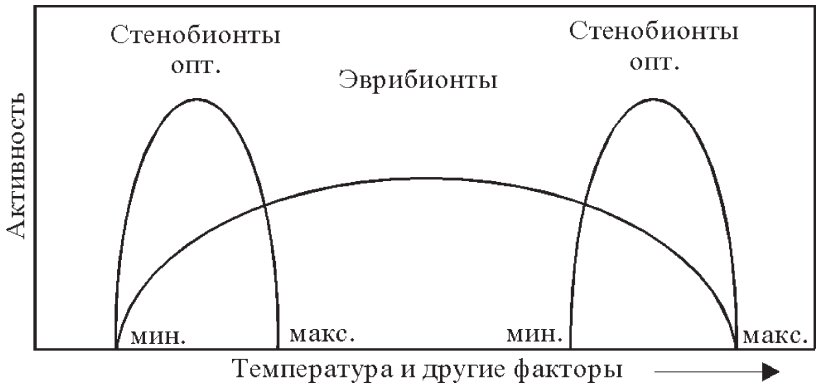



**Рисунок 3.3 — Экологическая пластичность видов (по Ю. Одуму, 1975)**

ность проявляется по отношению к одному фактору. Так, пресноводные и морские рыбы будут стеногалинными, тогда как ранее названная трехиглая колюшка — типичный эвригалинный представитель. Растение, являясь эвритермным, одновременно может относиться к стеногигробионтам, т. е. быть менее стойким относительно колебаний влажности.

Эврибионтность, как правило, способствует широкому распространению видов. Многие простейшие, грибы (типичные эврибионты) являются космополитами и распространены повсеместно. Стенобионтность обычно ограничивает ареалы. В то же время, нередко благодаря высокой специализированности, стенобионтам принадлежат обширные территории. Например, рыбоядная птица скопа (Pandion haliaetus) — типичный стенофаг, по отношению же к другим факторам является эврибионтом, обладает способностью в поисках пищи передвигаться на большие расстояния и занимает значительный ареал.

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

Различные виды организмов предъявляют неодинаковые требования к почвенным условиям, температуре, влажности, свету и т. д. Поэтому на разных почвах, в разных климатических поясах

произрастают различные растения. С другой стороны, в растительных ассоциациях формируются разные условия для животных. Приспосабливаясь к абиотическим факторам среды и вступая в определенные биотические связи друг с другом, растения, животные и микроорганизмы распределяются по различным средам и формируют многообразные экосистемы, объединяющиеся в биосферу Земли. Следовательно, к каждому из факторов среды особи и формирующиеся из них популяции приспосабливаются относительно независимым путем. Экологическая валентность их по отношению к разным факторам оказывается неодинаковой. Каждый вид обладает специфическим экологическим спектром, т. е. суммой экологических валентностей по отношению к факторам среды.

### 3.2. Совместное действие экологических факторов

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

В комплексном действии среды факторы по своему воздействию неравноценны для организмов. Их можно подразделить на *ведущие* (главные) и *фоновые* (сопутствующие, второстепенные). Ведущие факторы различны для разных организмов, если даже они живут в одном месте. В роли ведущего фактора на разных этапах жизни организма могут выступать то одни, то другие элементы среды. Например, в жизни многих культурных растений, таких, как злаки, в период прорастания ведущим фактором явля-

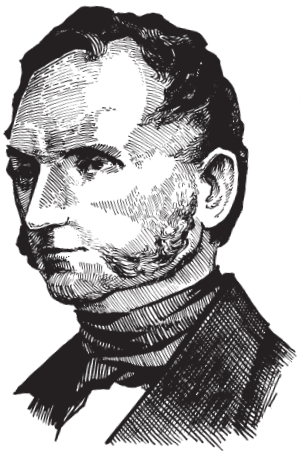
ется температура, в период колошения и цветения — почвенная влага, в период созревания — количество питательных веществ и влажность воздуха. Роль ведущего фактора в разное время года может меняться. Так, в пробуждении активности у птиц (синицы, воробьи) в конце зимы ведущим фактором является свет и, в частности, длина светового дня, летом же его действие становится равнозначным температурному фактору.

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

Понятие о ведущих факторах нельзя смешивать с понятием об *ограничивающих факторах.*

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

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



**Ю. Либих**

зующие боковую поверхность доски имеют разную высоту (рис. 3.4).

**Рисунок 3.4 — «Бочка Либиха»**

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

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

Лимитирующим фактором может быть не только недостаток, на что указывал Либих, но и избыток таких факторов, как, например, тепло, свет и вода. Как уже было отмечено ранее, организмы характеризуются экологическим минимумом и экологическим максимумом. Диапазоны между этими двумя величинами принято называть пределами устойчивости, выносливости или толерантности. Представление о лимитирующем *влиянии максимума* наравне с минимумом ввел В. Шелфорд (1913), сформулировавший *«закон*

*толерантности».* После 1910 г. по «экологии толерантности» были проведены многочисленные исследования, благодаря которым стали известны пределы существования для многих растений и животных. Таким примером является влияние загрязняющего атмосферный воздух вещества на организм человека (рис. 3.5).

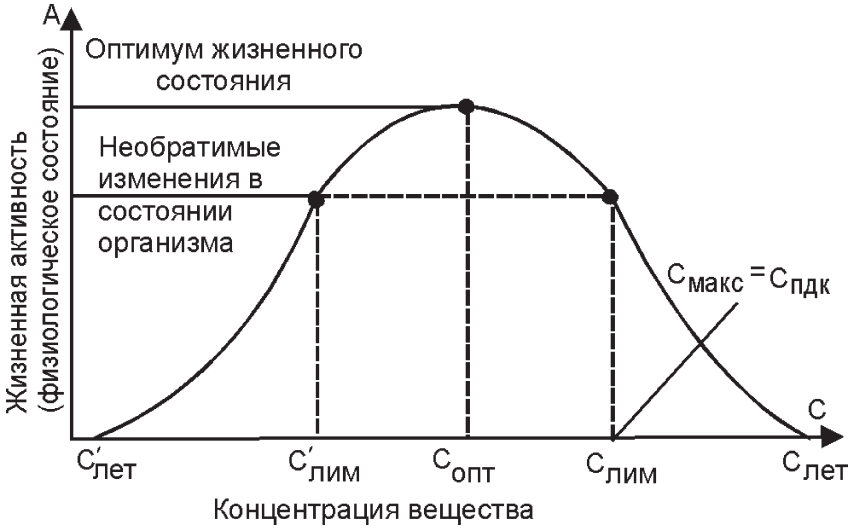



**Рисунок 3.5 — Влияние загрязняющего атмосферный воздух вещества на организм человека**

*$C_{лет}$ , $C'_{лет}$ — летальные концентрации токсичного вещества; $C_{лим}$ , $C'_{лет}$ — лимитирующие концентрации токсичного вещества; $C_{опт}$ — оптимальная концентрация*

Величина фактора обозначена символом С (первая буква латинского слова «концентрация»). В других же случаях при поступлении вещества в организм можно говорить не о концентрации, а о дозе вещества (фактора).

При значениях концентрации $C_{лет}$ и $C'_{лет}$ человек погибнет, но необратимые изменения в его организме произойдут при значительно меньших значениях: $C_{лим}$ и $C'_{лим}$ . Следовательно, истинный диапазон толерантности определяется именно последними значениями. Отсюда, их необходимо экспериментально, в опытах на животных определить для каждого загрязняющего или любого вредного химического соединения и не допускать превышения его содержания в конкретной среде. В санитарной охране ок-

ружающей среды важны не нижние пределы устойчивости к вредным веществам, а *верхние пределы,* так как загрязнение окружающей среды — это и есть превышение устойчивости организма. Ставится задача или условие: фактическая концентрация загрязняющего вещества $C_{факт}$ не должна превышать $C_{лим}$ или

$$C_{факт} \geq C_{лим}.$$

Таким образом, $C'_{лим}$ одновременно является пороговой концентрацией $C_{пор}$ и максимально допустимой $C_{макс}$ для организма человека. В санитарной охране окружающей среды $C'_{лим}$ имеет смысл *предельно допустимой концентрации* и С (или просто ПДК). Ценность концепции лимитирующих факторов состоит в том, что она дает экологу отправную точку при исследовании сложных ситуаций. Изучая конкретную ситуацию, эколог может выделить слабые звенья и сфокусировать внимание на тех условиях среды, которые с наибольшей вероятностью могут оказаться критическими или лимитирующими. Если для организма характерен широкий диапазон выносливости (устойчивости, толерантности) к фактору, отличающемуся относительным постоянством, и присутствует в среде в умеренных количествах, вряд ли такой фактор является лимитирующим. Наоборот, если известно, что тот или иной организм обладает узким диапазоном толерантности к какому-то изменчивому фактору, то именно этот фактор и заслуживает внимательного изучения, так как он может быть лимитирующим. Так, содержание кислорода в атмосфере настолько велико и он столь доступен, что редко служит лимитирующим фактором для наземных организмов, за исключением паразитов, обитателей почв или больших высот. Напротив, в воде кислорода сравнительно мало, его содержание нередко значительно варьирует, и вследствие этого для водных организмов, в первую очередь животных, он часто служит важным лимитирующим фактором. Поэтому эколог-гидробиолог всегда имеет наготове прибор для определения количества кислорода и измеряет содержание этого газа в ходе изучения любой незнакомой ситуации. Экологу же, изучающему наземные экосистемы, реже приходится измерять содержание кислорода. В целом же смысл анализа условий среды, например, при оценке воздействия человека на природную среду, достичь следующих целей:

• путем наблюдения, анализа и эксперимента обнаружить «функционально важные» факторы;

• определить, как эти факторы влияют на особей, популяции, сообщества. Тогда удается довольно точно предсказать результат нарушений среды или планируемых ее изменений.

### Задания к практическим занятиям

**Задание 3.1.** Изучить экологические факторы и их разнообразие.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, опорной схемой (рис. 3.6.), студенты изучают экологические факторы и их разнообразие.

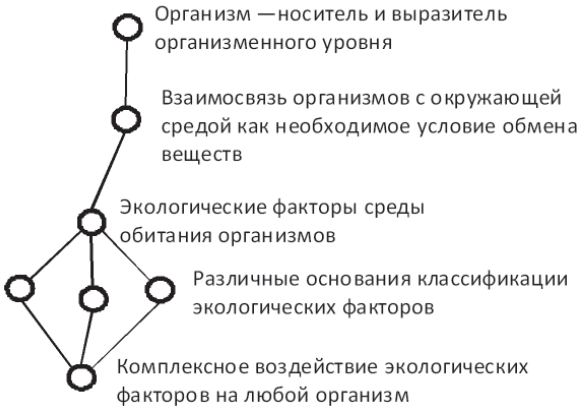



**Рисунок 3.6 — Опорная схема к изучению экологических факторов и их разнообразия (по Т.А. Козловой, Т.С. Суховой, В.И. Сивоглазову, 1996)**

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 3.2.** Дать общую характеристику экологических факторов в приложении к указанному объекту (по Ю.А. Усольцеву, 2004).

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды, аудио-видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, таблицей 3.3., студенты дают общую характеристику экологических факторов и их разнообразие.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Таблица 3.3 — Общая характеристика экологических факторов в приложении к объекту**

| Фактор | Объект |
|---|---|
| влажность воздуха | растения картофеля |
| температура воздуха | насекомые |
| солнечный свет | растения |
| озон атмосферы | наземные животные |
| питательные вещества почвы | растение |
| звук работающего двигателя | лисица |
| радиоактивное излучение | человек |
| запах полыни | насекомые, обитающие в жилище |
| осот розовый | пшеница |
| охотники | косули |
| гербициды | сорные растения |
| охотники за бивнями | слоны |
| рысь | заяц |
| стадо коров | растения костреца |
| гречиха | пчелы |

**Задание 3.3.** Раскрыть смысл законов минимума Либиха и максимума Шелфорда.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды, аудио-видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, опорной схемой (рис. 3.7), студенты раскрывают смысл

**Рисунок 3.7 — Опорная схема к изучению и практическому применению законов Либиха и Шелфорда (по Т.А. Козловой, Т.С. Суховой, В.И. Сивоглазову, 1996)**

законов минимума Либиха и максимума Шелфорда, показывают практическое значение этих законов.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 3.4.** Изучить влияние определенных элементов минерального питания на рост растений (по Ю.И. Кириллову, 1995).

*Материалы и оборудование:* 1. литровые стеклянные банки; 2. бумажные чехлы для банок; 3. шпагат; 4. деревянные пробки; 5. бюретки на 50 мл; 6. проростки растений; 7. концентрированные растворы $KNO_3$; $Ca(NO_3)_2$; KC1; NaCl; $KH_2PO_4$; $NaH_2PO_4$; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, приготовленные с таким расчетом, чтобы 5-10 мл такого раствора соответствовали концентрации соли в нормальной смеси Хогланда-Снайдерса; 8. навески с $CaS0_4 \cdot 2H_20$; 9. 0,5%-ный раствор цитрата или тартрата железа; 10. растворы борной кислоты и сульфата марганца; 11. микроскопы; 12. линейки; 13. цветные карандаши; 14. рабочая тетрадь.

*Вводные пояснения.* Исключение любого из макро- и микроэлементов приводит к расстройству структур и обмена веществ растений, торможению их роста и в последующем – к гибели. Однако видимые повреждения проявляются не сразу и не одновременно. Наиболее быстро сказывается исключение азота и кальция: первого из-за высокой потребности в нем растущих растений, второго – из-за неспособности к повторному использованию или реутилизации. К нереутилизируемым или трудно реутилизируемым минеральным элементам относятся многие микроэлементы, кроме бора, селена, мышьяка. Высокой степенью реутилизации отличаются азот, фосфор, сера, калий, натрий, в меньшей степени – магний. Поэтому недостаток перечисленных элементов проявляется в длительных опытах (более двух недель).

*Выполнение задания.* Приготовление питательных смесей.

Готовят полную питательную смесь по Хогланду-Снайдерсу и питательные смеси с исключением азота, фосфора и калия. При исключении из питательной смеси любого элемента связанные с ним элементы вносят в эквивалентных количествах в виде солей, не содержащих исключаемый элемент.

Для приготовления концентрированных маточных растворов солей, входящих в смесь Хогланда-Снайдерса, составляют рабочие таблицы, в которых указывают необходимое количество солей на выбранный объем раствора. Маточную смесь готовят из того расчета, что 10 мл раствора солей макроэлементов соответ-

ствует их количеству в 1 н. смеси Хогланда-Снайдерса (на 1 л или 1 кг субстрата). Микроэлементы вносят по 2 мл на 1 л питательной смеси. (Необходимость внесения микроэлементов и их выбор определяет преподаватель), таблица 3.4.

**Таблица 3.4 — Приготовление питательной смеси по Хогланда-Снайдерсу**

| Соль | Масса соли для приготовления маточного раствора, г | Для приготовления 1 л смеси Хогланда-Снайдерса добавляют маточного раствора, мл | | |
|---|---|---|---|---|
| | | 1 норма | 0,5 нормы | 0,2 нормы |
| Микроэлементы (на 10 л) | | | | |
| $KNO_3$ | 510 | 10,0 | 5,0 | 2,0 |
| $Ca(NO_3)_2$ | 10% раствор 1,0771 | 8,2 | 4,1 | 1,6 |
| $MgS0_4x7H_2O$ | 490 | 10,0 | 5,0 | 2,0 |
| Микроэлементы (на 2 л) | | | | |
| $MnCl_2x2H_20$ | 0,35 | | | |
| $H_3BO_3$ | 0,55 | | | |
| $ZnSO_4$ | 0,05 | | | |
| $CuSO_4$ | 0,05 | | | |
| $MoO_2$ | 0,024 | Готовят в отдельных склянках | | |
| $FeSO_4x7H_2O$ | 4,0 | | | |

**Смесь без азота.** В состав смеси азот входит в виде солей $Ca(NO_3)_2$ и KNOз. Для того, чтобы после исключения его из питательного раствора концентрации калия и кальция сохранялись на прежнем уровне, $KNO_3$ заменяют на KCl, а $Ca(NO_3)_2$ на $CaSO_4 \cdot 2H_20$.

Расчет выполняют, пользуясь данными таблицы. Определим количество калия, связанного с анионом $NO_3^-$ в соли $KNO_3$. Грамммолекула $KNO_3$ (101,11 г) содержит 39,10 г калия, а в 0,51 г $KNO_3$ его находится х г; составляем пропорцию

101,11 г – 39,10 г

0,51 г – х г

отсюда

$$x = \frac{39,1 \times 0,51}{101,11} = 0,20 \text{ г}$$

Определяем, какое количество КС1 необходимо внести в питательную смесь, чтобы сохранить количество калия, эквивалентное его содержанию в 0,51 г $KNO_3$. Грамм-молекула КС1 (74,60 г) содержит 39,10 г калия, а 0,20 г калия находится в х г КС1.

74,6 г – 39,10 г
х г – 0,20 г

отсюда

$$x = \frac{74,60 \times 0,20}{39,10} = 0,38 \text{ г}$$

Определяем количество кальция, связанного в соли $Ca(NO_3)_2$. Грамм-молекула $Ca(NO_3)_2$ (164,10 г) содержит 40,08 г кальция, а в 0,82 г $Ca(NO_3)_2$ его находится х г:

164,10 г – 40,08 г
0,82 г – х г

отсюда

$$x = \frac{0,82 \times 40,08}{164,10} = 0,20 \text{ г}$$

Определим, сколько необходимо внести $CaSO_4 \cdot 2H_2O$, чтобы сохранить количество кальция, эквивалентное его содержанию в 0,82 г $Ca(NO_3)_2$. Грамм-молекула $CaSO_4 \cdot 2H_2O$ (172,16 г) содержит 40,08 г кальция, а в 0,20 г находится х г $CaSO_4 \cdot 2H_2O$:

172,16 г – 40,08 г
х г – 0,20 г

отсюда

$$x = \frac{172,16 \times 0,20}{40,08} = 0,86 \text{ г}$$

Следовательно, вместо 0,82 г $Ca(NO_3)_2$ вносят 0,86 г $CaSO_4 \cdot 2H_2O$.

*Смесь без фосфора.* Соль $KH_2PO_4$ замещают солью KCl. Расчеты выполняют по приведенному выше образцу:

| | |
|---|---|
| $KH_2PO_4 – K$ | $KCl – K$ |
| 136,20 – 39,10 | 74,60 – 39,10 |
| 0,136 – $x_1$ | $x_2$ – 0,04 |

$$x_1 = \frac{39{,}10 \times 0{,}136}{136{,}20} = 0{,}04 \text{ г} \qquad x_2 = \frac{74{,}60 \times 0{,}04}{39{,}10} = 0{,}7 \text{ г}$$

Итак, вместо 0,136 г $KH_2PO_4$ берут 0,07 г KCl.

*Смесь без калия.* Соль $KH_2PO_4$ заменяют $NaH_2PO_4 \cdot H_2O$, а соль $KNO_3$ – $NaNO_3$. В начале по известным пропорциям определяют содержание P в 0,136 г $KH_2PO_4$, а затем вычисляют эквивалентное по фосфору количество $NaH_2PO_4 \cdot H_2O$:

| | |
|---|---|
| $KH_2PO_4$ - P | $NaH_2PO_4xH_2O$ - P |
| 136,20 - 31,00 | 138,00 - 31,00 |
| 0,136 - x г | x г - 0,031 г |

$$x = \frac{31{,}00 \times 0{,}136}{136{,}20} = 0{,}031 \text{ г} \qquad x = \frac{138{,}00 \times 0{,}031}{31{,}00} = 0{,}138 \text{ г}$$

Следовательно, соли $NaH_2PO_4$ на 1 л смеси берут 0,138 г. Аналогично вычисляем необходимое эквивалентное по азоту количество $NaNO_3$ вместо 0,51 г $KNO_3$. Из таблицы известно, что концентрация калия в соли $KNO_3$ составляет 0,005 г-моль/л. Зная, что масса грамм-молекулы $NaNO_3$ составляет 85,00 г, необходимое количество этой соли, составляющее 0,005 моль/л Na, будет равно:

$$85{,}00 \cdot 5/1000 = 0{,}42 \text{ г}$$

Подобным же образом можно проводить расчеты при исключении других катионов и анионов смеси.

*Закладка опыта и учет результатов.* В литровую банку наливают 700 мл водопроводной воды, поочередно вводят туда в виде растворов все соли питательной смеси ($CaSO_4 \cdot 2H_2O$ вносят в по-

рошке). После прибавления очередного раствора содержимое сосуда помешивают стеклянной палочкой. После внесения всех солей доливают водой до отметки 850 или 900 мл. Закрывают банку деревянной пробкой, служащей опорой для растения (рис. 3.8). Высаживают в отверстия пробки одинаковое число выравненных проростков и закрепляют их негигроскопической ватой.

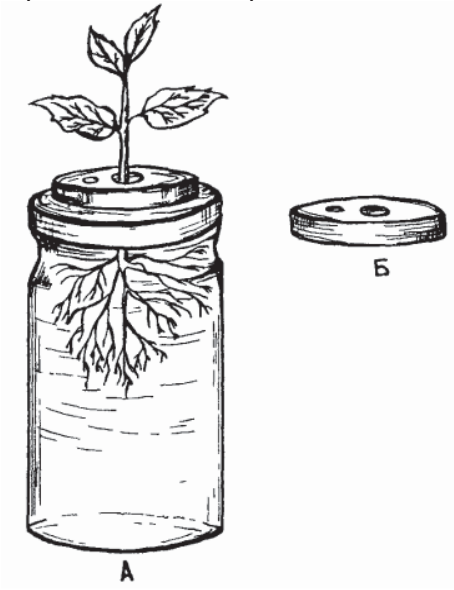



**Рисунок 3.8 — Сосуд для водных культур:**
**А – общий вид сосуда; Б – крышка сосуда**

Корни погружают в раствор, уровень которого должен быть ниже пробки, в зависимости от длины корней на 1 – 5 см. Закрывают корни от света и предохраняют раствор от перегрева, для чего оборачивают банку бумажным чехлом или помещают ее в холщовый мешок (желательно чтобы внутренняя сторона его была черная, а наружная – белая); прикрепляют этикетку, на которой простым карандашом обозначают факультет, номер группы, фамилию и вариант опыта.

Питательные растворы ежедневно продувают воздухом через распылители при помощи компрессора или резиновой груши в течение 15-20 мин. По мере убыли питательного раствора за счет транспирации сосуды доливают водой до исходного уровня. Длительность опыта четыре недели.

Результаты опыта отражают в рабочей тетради по форме (табл.3.5).

**Таблица 3.5 — Развитие растений в зависимости от состава питательной смеси**

| Питательная смесь | Повторность | Высота растения, см | Число листьев | Масса надземной части | | Масса корней | | Отношение массы надземной части к массе корней | Число устьиц в поле зрения микроскопа | Внешний вид растений (окраска листьев, характер повреждений) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | г/сосуд | | | | | | |
| | | | | сырой | сухой | сырой | сухой | | | |
| Полная | | | | | | | | | | |
| Без N | | | | | | | | | | |
| Без P | | | | | | | | | | |
| Без K | | | | | | | | | | |

**Задание 3.5.** Дать оценку качества питьевой воды по показателю жесткости (по Н.А. Голубкиной, М.А. Шалиной, 2004).

*Материалы и оборудование:* 1. лабораторное оборудование; 2. реактивы; 3. линейки; 4. цветные карандаши; 5. рабочая тетрадь.

*Вводные пояснения.* Согласно закону Ю. Либиха (1840) любой фактор окружающей среды, воздействуя на организм человека, оказывает оптимальное воздействие только в определенном интервале концентраций. Для здоровья населения опасен как дефицит, так и избыток того или иного компонента.

Например, жесткость питьевой воды зачастую является лимитирующим фактором окружающей среды, а зависимость частоты болезней от жесткости воды повторяет кривую закона Ю. Либиха.

*Целью задания является:*

1. Оценить качество питьевой воды по показателю жесткости.
2. Сравнить жесткость водопроводной воды до и после использования пищевого фильтра.
3. Определить жесткость бутилированной питьевой воды.
4. Установить жесткость воды, из выбранных студентами источников.

5. Составить сводную таблицу результатов и сделать вывод о качестве образцов воды, поступивших на анализ.

*Выполнение задания.* Согласно ГОСТу общую жесткость воды определяют методом комплексонометрического титрования, основанным на вытеснении эриохрома черного Т из комплекса с ионами кальция и магния более сильным комплексоном – этилендиаминтетрауксусной кислотой (ЭДТА).

*Эриохром черный Т* (1) – представляет собой азокраситель, обладающий сопряженной системой двойных связей, обеспечивающей окраску данного соединения (голубой цвет при pH более 8). С ионами кальция и магния это соединение образует комплекс розово-фиолетового цвета (2).

*Этилендиаминтетрауксусная кислота* (ЭДТА, трилон Б) (3) – наиболее сильный из известных в настоящее время комплексонов. Количество ионов кальция и магния, находящихся в связанном состоянии, определяют титрованием раствора комплекса (2) раствором ЭДТА (3) известной концентрации. Поскольку ЭДТА является более сильным комплексоном по сравнению с эриохромом черным Т, то последний вытесняется из комплекса с металлами, и в точке эквивалентности розовая окраска комплекса (2) исчезает, появляется голубое окрашивание, соответствующее раствору свободного эриохрома черного Т (1). Комплекс (4) бесцветный.

*Приготовление реактивов*

Приготовление аммиачного буферного раствора, pH = 11. 10 г хлористого аммония растворяют в мерной колбе в дистиллированной воде, добавляют 50 мл 25%-ного раствора аммиака и доводят до 500 мл дистиллированной водой. Буфер хранят в темноте в плотно закрытой колбе.

Приготовление 0,05 М раствора этилендиаминтетрауксусной кислоты (ЭДТА). 9,31 г динатриевой соли ЭДТА (трилона Б) растворяют в мерной колбе в дистиллированной воде и доводят до 1 л. Если раствор мутный, его фильтруют. Раствор хранят в холодильнике в плотно закрытой банке; устойчив в течение нескольких месяцев.

Приготовление эриохрома черного Т. Растирают в фарфоровой ступке 0,5 г эриохрома черного Т с 50 г поваренной соли до равномерного распределения азокрасителя. Реактив хранят в темной плотно закрывающейся банке.

*Методика определения*

Отбирают 10 мл исследуемой питьевой воды в плоскодонную коническую колбу на 100 мл, добавляют 1-2 мл аммиачного буфе-

ра с pH = 8 и на кончике шпателя краситель эриохром черный Т до получения светло-розового окрашивания и титруют 0,05 М раствором трилона Б до появления голубого цвета раствора. Жесткость воды в мг-экв/л рассчитывают по формуле:

$$\text{Жесткость, мг-экв/л} = \frac{0{,}05 \times 1000V}{10},$$

где 0,05 – молярность трилона Б;

V – объем трилона Б, пошедший на титрование, мл;

1000 — коэффициент пересчета в л;

10 – объем пробы воды, взятой на анализ, мл (рис. 3.9).

Полученные результаты записывают в рабочей тетради в таблицу 3.6.

**Таблица 3.6 — Качество питьевой воды по показателю жесткости**

| № | Наименование пробы | Место отбора пробы | Жесткость, мг-экв/л | | Оценка качества воды |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | регламентируемая | по данным работы | |
| M%SD | | | | | |

где M – среднее арифметическое;

SD – величина стандартных отклонений от среднего показателя определяют по формуле:

$$SD = \sum \Delta / n,$$

где D - абсолютные значения отклонений индивидуальных значений от среднего;

n – число проб (измерений).

*Выводы по данному заданию должны содержать:*

· оценку жесткости питьевой воды в отношении влияния на здоровье человека;

· оценку влияния использования пищевых фильтров на показатель жесткости воды;

· оценку качества бутилированной питьевой воды по показателю жесткости;

· оценку жесткости воды источников, рек, прудов и т.п.

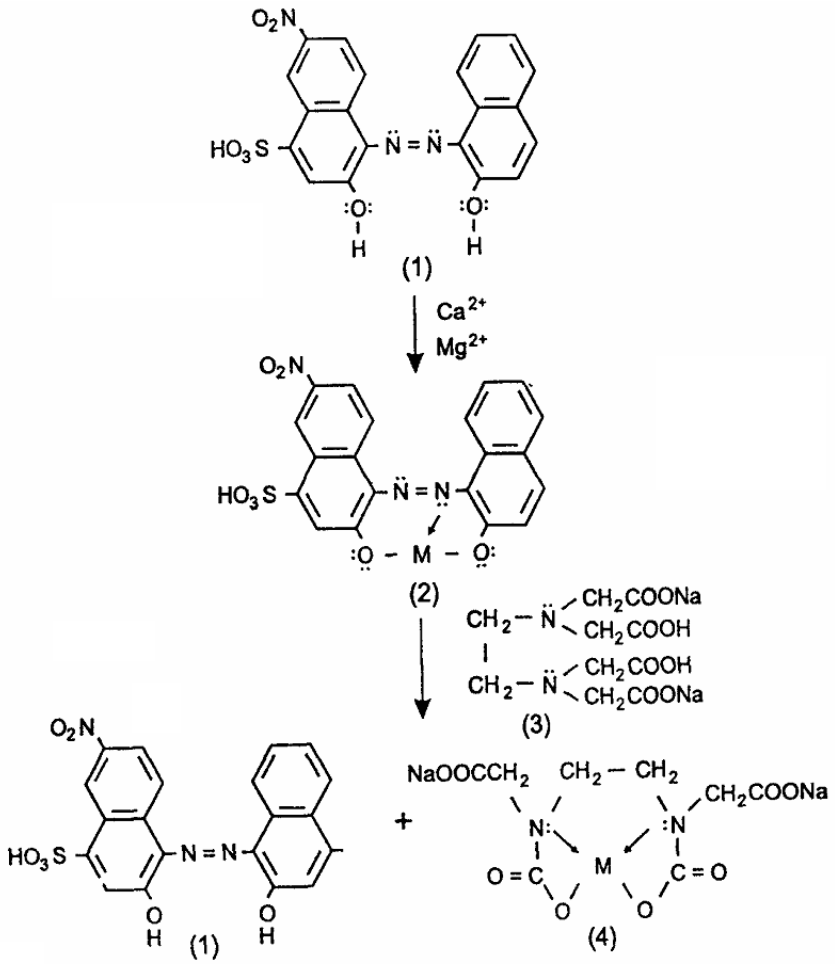



**Рисунок 3.9 — Схема химических превращений при определении общей жесткости вод**

## Контрольные вопросы

1. Что включается в понятие единства организма и среды?
2. Дайте определение понятию «экологический фактор».
3. Приведите примеры «ключевых» экологических факторов в жизни двух-трех живых существ.

4. Объясните, как влияет на организмы наличие или отсутствие фактора, степень его интенсивности?

5. Назовите несколько видов растений, которые на один и тот же фактор реагируют по-разному.

6. Почему действие любого фактора может привести к неблагоприятным для организма последствиям?

7. В чем отличие законов *минимума* Либиха и *максимума* Шелфорда?

8. Какое практическое значение имеет для эколога знание законов *минимума* Либиха и *максимума* Шелфорда?

## 4. ВАЖНЕЙШИЕ АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И АДАПТАЦИИ К НИМ ОРГАНИЗМОВ

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

### 4.1. Излучение: свет

Свет является одним из важнейших абиотических факторов, особенно для фотосинтезирующих зеленых растений. Солнце излучает в космическое пространство громадное количество энергии. На границе земной атмосферы с космосом радиация составляет от 1,98 до 2 кал/см$^2$ мин. или 136 МВт/ см$^2$ («солнечная постоянная»). Как видно на рисунке 4.1, 42% всей падающей радиации (33%+9%) отражается атмосферой в космическое пространство, 15% поглощается толщей атмосферы и идет на ее нагревание и только 43% достигает земной поверхности. Эта доля радиации состоит из *прямой радиации* (27%) — почти параллельных лучей, идущих непосредственно от Солнца и несущих наибольшую энергетическую нагрузку, и *рассеянной* (диффузной) *радиации* (16%) — лучей, поступающих к Земле со всех точек небосвода, рассеянных молекулами газов воздуха, капельками водяных паров, кристалликами льда, частицами пыли, а также отраженных вниз от облаков. Общую сумму прямой и рассеянной радиации называют *суммарной* радиацией.

Свет для организмов служит, с одной стороны, первичным источником энергии, без которого невозможна жизнь, а с другой сто-

роны, прямое воздействие света на протоплазму смертельно для организма. Таким образом, многие морфологические и поведенческие характеристики связаны с решением этой проблемы. Эволюция биосферы в целом была направлена главным образом на "укрощение" поступающего солнечного излучения, использование его полезных составляющих и ослабление вредных или на защиту от них. Следовательно, свет — это не только жизненно важный, но и лимитирующий фактор, как на минимальном, так и максимальном уровнях. С этой точки зрения ни один из факторов так не интересен для экологии, как свет! Среди солнечной энергии, проникающей в атмосферу Земли, на видимый свет приходится около 50% энергии, остальные 50% составляют тепловые инфракрасные лучи и около 1% — ультрафиолетовые лучи (рис. 4.2).

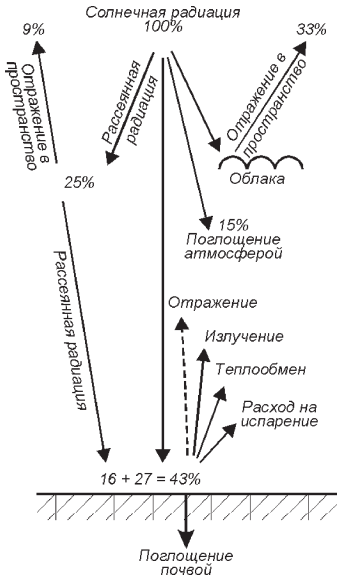



**Рисунок 4.1 — Баланс солнечной радиации на земной поверхности в дневное время (по Т. К. Горышиной, 1979)**

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

В жизни организмов важны не только видимые лучи, но и другие виды лучистой энергии, достигающие земной поверхности: ультрафиолетовые, инфракрасные лучи, электромагнитные (особенно радиоволны) и некоторые другие излучения.

Так, ультрафиолетовые лучи с длиной 0,25-0,30 мкм способствуют образованию витамина Д в животных организмах, при длине волны 0,326 мкм в коже человека образуется защитный пигмент, а лучи с длиной волны 0,38-0,40 мкм обладают большей фотосинтетической активностью. Эти лучи в умеренных дозах стимулируют рост и размножение клеток, способствуют синтезу высокоактивных биологических соединений, повышая в растениях содержание витаминов, антибиотиков, увеличивают устойчивость к болезням.

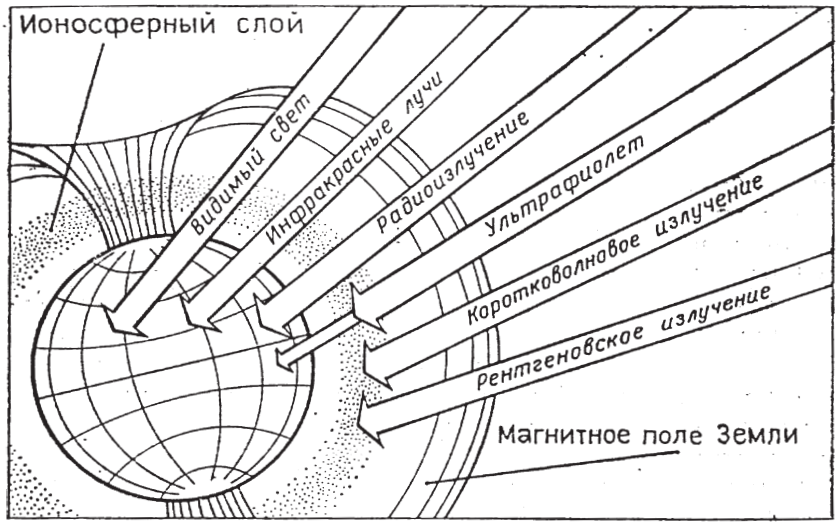



**Рисунок 4.2 — Факторы космического воздействия на Землю**

**Таблица 4.1 — Спектр солнечного света**

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

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

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

**Таблица 4.2 — Важнейшие процессы, протекающие у растений и животных с участием света**

| |
|---|
| *Фотосинтез. В* среднем 1-5% падающего на растения света используется для фотосинтеза. Фотосинтез — источник энергии для всей остальной пищевой цепи. |
| *Транспирация.* Примерно 75% падающей на растения солнечной радиации расходуется на испарение воды и таким образом усиливает транспирацию. |
| *Фотопериодизм.* Важен для синхронизации жизнедеятельности и поведения растений и животных (особенно размножения) с временами года. |
| *Движение.* Фотопериодизм и фотонастии у растений важны для того, чтобы обеспечить растению достаточную освещенность. Фототаксис у животных и одноклеточных растений необходим для нахождения подходящего местообитания. |
| *Зрение у животных.* Одна из главных сенсорных функций. |
| *Прочие процессы.* Синтез витамина Д у человека. Длительное воздействие ультрафиолетовых лучей может вызывать повреждение тканей, особенно у животных. Выработались защитные приспособления — пигментации, поведенческие реакции избегания и т.д. |

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

$$n\,CO_2 + 2n\,H_2X + \text{солнечная энергия} \xrightarrow[\text{или другие пигменты}]{\text{хлорофилл}} n(CH_2O) + \frac{n}{2}\,X_2 + H_2X,$$

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

На срезе листа под микроскопом (рис. 4.3) видно, как по мере поступления воды тонкие наружные стенки клеток растягивают-

ся и тянут за собой более толстые внутренние. В это время устьица открываются: из листа выделяется кислород, а поступает в него углекислый газ.

Среди всех лучей солнечного света обычно выделяют лучи, которые так или иначе оказывают влияние на растительные орга-

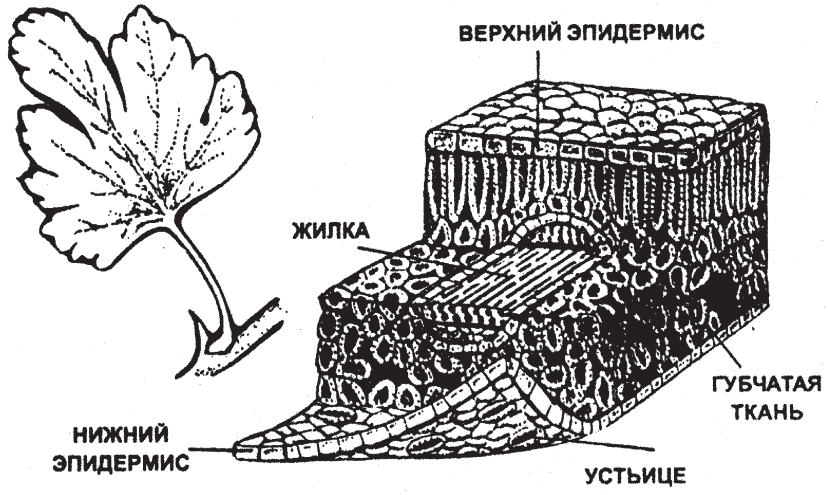



**Рисунок 4.3 — Срез листа под микроскопом**

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

Интенсивность фотосинтеза несколько варьирует с изменением длины волны света. В наземных средах жизни качественные характеристики солнечного света не настолько изменчивы, чтобы это сильно влияло на интенсивность фотосинтеза, при прохождении же света через воду красная и синяя области спектра отфильтровываются, и получающийся зеленоватый свет слабо поглощается хлорофиллом. Однако живущие в море красные водо-

росли (Rhodophyta) имеют дополнительные пигменты (фикоэритрины), которые позволяют им использовать эту энергию и жить на большей глубине, чем зеленые водоросли.

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

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

*Интенсивность* или *сила света,* измеряется количеством джоулей, приходящихся на 1 см$^2$ горизонтальной поверхности в минуту. Для прямых солнечных лучей этот показатель практически не изменяется в зависимости от географической широты. Существенное же на него влияние оказывают особенности рельефа. Так, на южных склонах интенсивность света всегда больше, чем на северных.

*Количество света,* определяемое суммарной радиацией, от полюсов к экватору увеличивается (рис. 4.4).

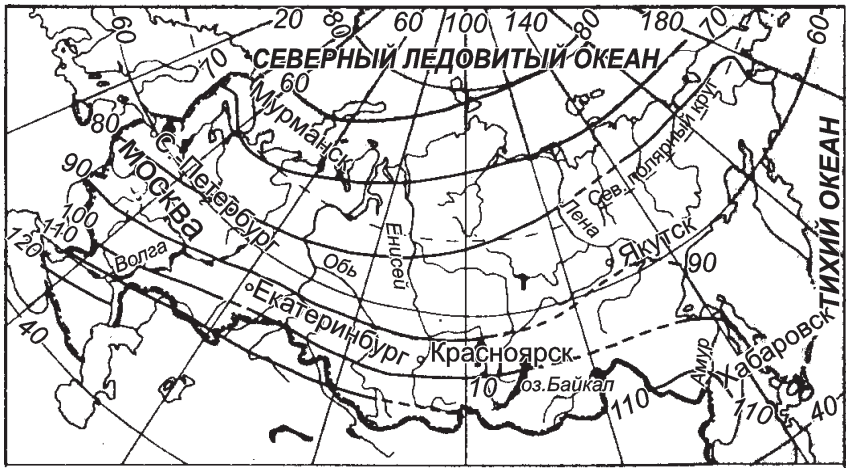



**Рисунок 4.4 — Суммарная солнечная радиация**

*Примечание*: *- 90 Линии равных величин суммарной солнечной радиации; в горных районах величина суммарной солнечной радиации не определена— изолиния показана прерывистой.*

Для определения светового режима необходимо учитывать и количество отражаемого света — *альбедо.* Оно выражается в процентах от общей радиации и зависит от угла падения лучей и свойств отражающей поверхности (табл.4.3).

**Таблица 4.3 — Величины альбедо для различных территорий**

| Территория | Альбедо, % |
|---|---|
| Земля в целом | 28 |
| Большой город, летом | 10-30 |
| Большой город, зимой | 20-50 |
| Влажный тропический лес | 14 |
| Пастбище | 20 |
| Пустыня | 30 |
| Снег, лед | 70-90 |
| Водная поверхность | 6-30 |

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

По отношению к свету различают следующие экологические группы растений: световые (светолюбы), теневые (тенелюбы) и теневыносливые. *Световые виды* (гелиофиты) обитают на открытых местах с хорошей освещенностью, в лесной зоне встречаются редко. Обычно они образуют разреженный и невысокий растительный покров, чтобы не затенять друг друга. Свет оказывает влияние на рост растений. Так, рост двухлетних дубов в зависимости от относительной освещенности в летний период показан на рис. 4.5,А.

При световом довольствии до 13,5% преобладает стимулирующее действие света (кривая 1), при большем освещении (кривая 2) — угнетающее. Листья Ranunculus ficaria (рис. 4.5,Б) развивают меньшую поверхность при большем освещении.

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

*Теневыносливые растения* (факультативные гелиофиты) живут при хорошем освещении, но легко переносят незначительное затенение. Это большинство растений лесов. Расположение листовых пластинок в пространстве значительно варьирует в условиях избытка и недостатка света. Так, листья гелиофитов нередко «увертываются», «отворачиваются» от избыточного света, а у те-

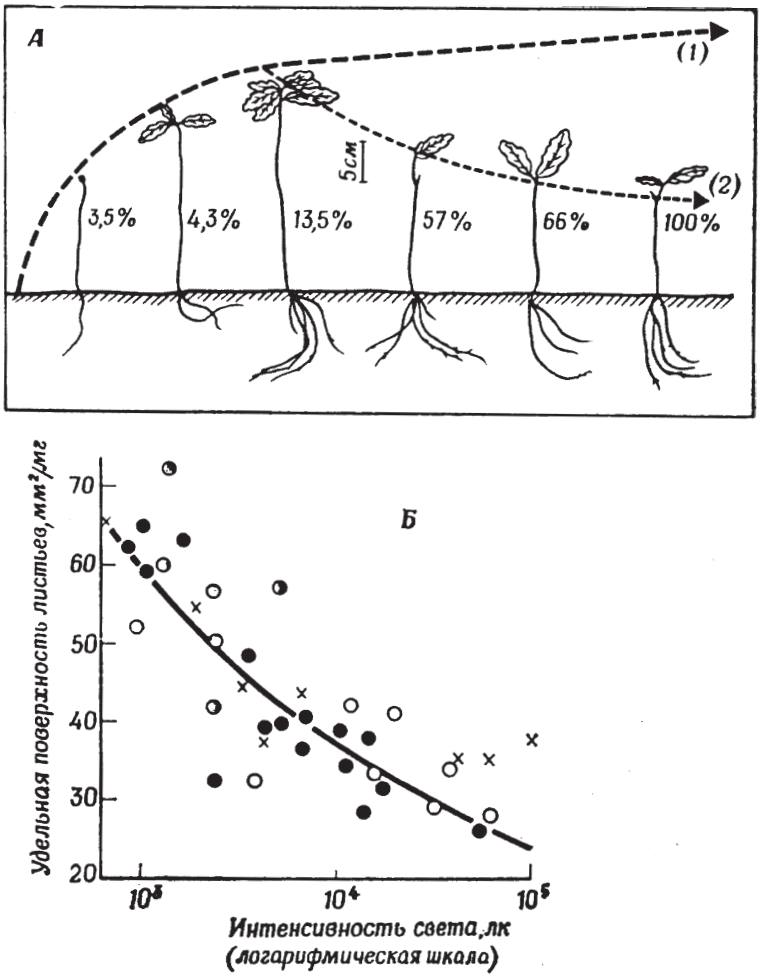



**Рисунок 4.5 — Модифицирующее действие освещенности на рост и морфогенез растений (по В. Лархеру, 1978)**

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

невыносливых растений, растущих при ослабленном освещении, наоборот, листья направлены таким образом, чтобы получить максимальное количество падающей радиации. Это особенно хорошо заметно в лесу. При наличии в густом пологе древостоя просветов и «окон» листья растений нижних ярусов ориентированы по направлению к этому дополнительному источнику света. Затенение одних листьев другими уменьшается из-за их расположения в виде «листовой мозаики» (рис. 4.6).

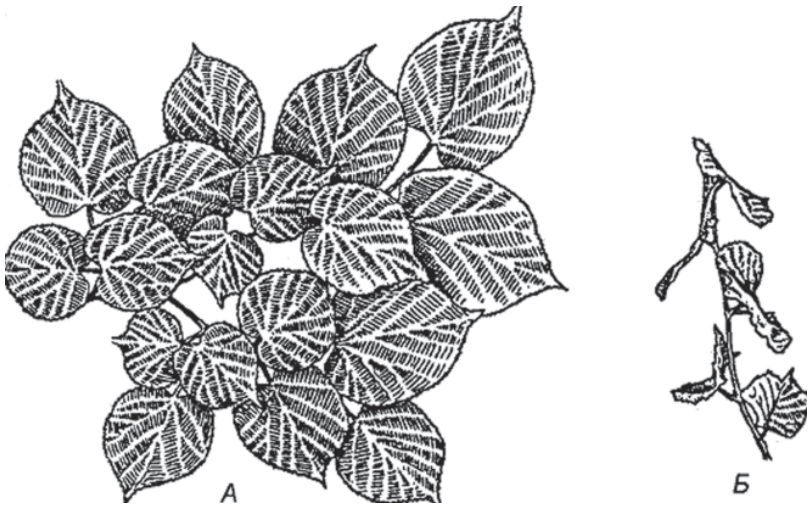



**Рисунок 4.6 — Листорасположение у подроста липы мелколистной в разных условиях освещения (вид сверху) (по Т. К. Горышиной, 1979)**

*Примечание. А — под пологом леса, Б — на открытом месте*

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

Оптический аппарат гелиофитов развит лучше, чем у сциофитов, имеет большую фотоактивную поверхность и приспособлен к более полному поглощению света. На сухую массу в листьях гелиофитов приходится меньше хлорофилла, однако в них больше содержится пигментов I пигментной системы и хлорофилла $П_{700}$. Соотношение хлорофилла а к хлорофиллу *b* примерно равно 5:1. Отсюда — высокая фотосинтетическая способность гелио-

фитов. Интенсивность фотосинтеза достигает максимума при полном солнечном освещении (рис. 4.7).

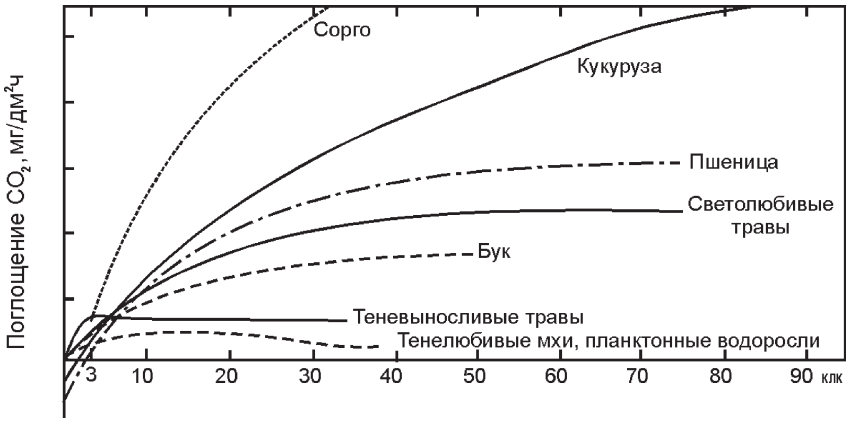



**Рисунок 4.7 — Кривые фитосинтеза световых и теневых растений (по В. Лархеру, 1978)**

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

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

Интенсивность света, падающего на автотрофный ярус, управляет всей экосистемой, влияя на первичную продукцию. Как у наземных, так и у водных растений интенсивность фотосинтеза связана с интенсивностью света линейной зависимостью до оптимального уровня светового насыщения, за которым во многих случаях следует снижение интенсивности фотосинтеза даже при высоких интенсивностях прямого солнечного света. Таким образом, здесь вступает в действие компенсация факторов: отдельные растения и целые сообщества приспосабливаются к разным ин-

тенсивностям света, становясь «адаптированными к тени» или «адаптированными к прямому солнечному свету».

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

Освещение вызывает у растений ростовые движения, которые проявляются в том, что из-за неравномерного роста стебля или корня происходит их искривление. Это явление носит название *фототропизма* (рис. 4.8).

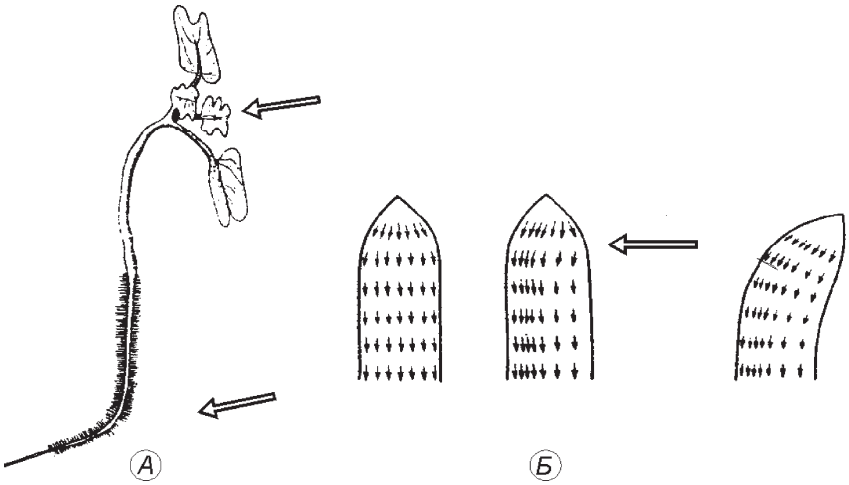



**Рисунок 4.8 — Фототропизм (светлые стрелки — направление света), по Noll (А), Libbert (Б)**

*А. Положительный фототропизм оси побега (гипокотиля), отрица-тельный фототропизм зародышевого корня, поперечный фототропизм листьев проростка горчицы. Б. Поперечное смещение ауксина (черные стрелки), и начинающееся вслед за ним искривление колеоптиля овса.*

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

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

Уменьшение светового дня в конце лета ведет к прекращению роста, стимулирует отложение запасных питательных веществ организмов, вызывает у животных осенью линьку, определяет сроки группирования в стаи, миграции (рис. 4.9), переход в состояние покоя и спячки. Увеличение длины светового дня стимулирует половую функцию у птиц, млекопитающих, определяет сроки цветения растений (ольха, мать-и-мачеха и др.).

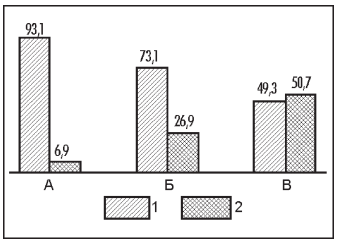



**Рисунок 4.9 — Количество мигрирующих (перелетных), оседлых и кочующих птиц (в %) в зависимости от широты местности (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

*А — Тиманская тундра, Б — Московская область, В — Туркменистан. 1 — перелетные птицы, 2 — оседлые и кочующие птицы.*

Растения, развитие которых нормально происходит при длинном дне, называют *длиннодневными* (рис. 4.10). Это растения наших северных зон и средней полосы (рожь, пшеница, луговые злаки, клевер, фиалки и др.). Другие растения нормально развиваются при сокращенном световом дне. Их называют *короткодневными.* К ним

**Рисунок 4.10 — Зависимость вегетации горчицы от условий освещения**

*Примечание. Развитие растения длинного дня в условиях светового дня разной длительности. Слева — при длинном дне; справа — при коротком.*

относятся выходцы из южных районов (гречиха, просо, подсолнечник, астры и др.), рис. 4.11.

Доказана способность птиц к навигации. При дальних перелетах они с поразительной точностью выбирают направление

**Рисунок 4.11 — Зависимость вегетации проса от условий освещения**
*Примечание. Развитие растений короткого дня в условиях светового дня разной длительности. Слева — при длинном дне; справа — при коротком.*

полета, преодолевая иногда многие тысячи километров от гнездовий до мест зимовок (рис. 4.12), ориентируясь по Солнцу и звездам, т. е. *астрономическим* источникам света.

Днем птицы учитывают не только положение Солнца, но и смещение его в связи с широтой местности и временем суток.

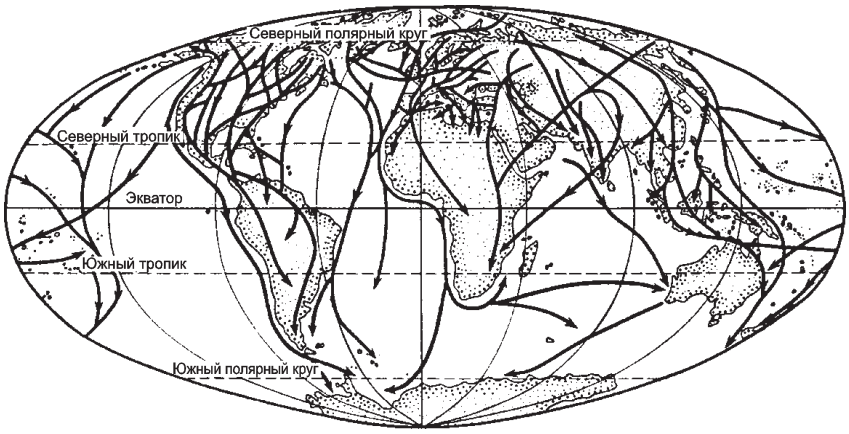



**Рисунок 4.12 — Главнейшие пути пролетных путей птиц (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

Опыты в планетарии показали, что ориентация птиц в клетках меняется при изменении картины звездного неба в соответствии с направлением предполагаемого перелета. Навигационная способность птиц врожденная и создана естественным отбором в процессе длительной эволюции, как система инстинктов.

Способность к ориентации свойственна и другим животным. Так, пчелы, нашедшие нектар, передают другим информацию о том, куда лететь за взятком. Ориентиром служит положение Солнца. Пчела-разведчица, открывшая источник корма, возвращаясь в улей, начинает на сотах танец, описывая фигуру в виде восьмерки, с наклоном поперечной оси по отношению к вертикали. Угол наклона соответствует углу между направлениями на Солнце и на источник корма (рис. 4.13). Угол наклона восьмерки постепенно смещается в соответствии с движением Солнца по небу, хотя пчелы в темном улье и не видят его.

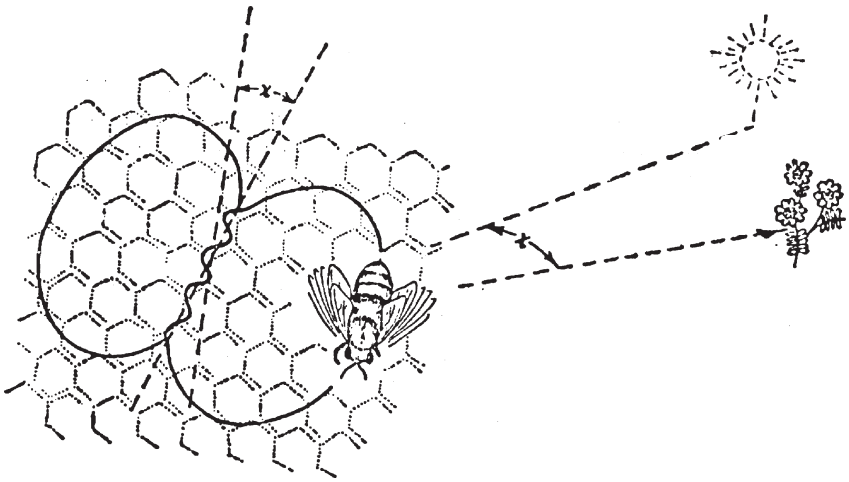


**Рисунок 4.13 — «Виляющий» танец пчел (по В. Е. Кипяткову, 1991)**

При облачной погоде пчелы ориентируются на поляризованный свет свободного участка неба. Плоскость поляризации света зависит от положения Солнца. Определенное сигнальное значение в жизни животных имеет *биолюминесценция,* или способность животных организмов светиться в результате окисления сложных органических соединений (люциферинов) с участием белковых катализаторов (люцифераз), как правило, в ответ на раздражения, поступающие из внешней среды (рис. 4.14).

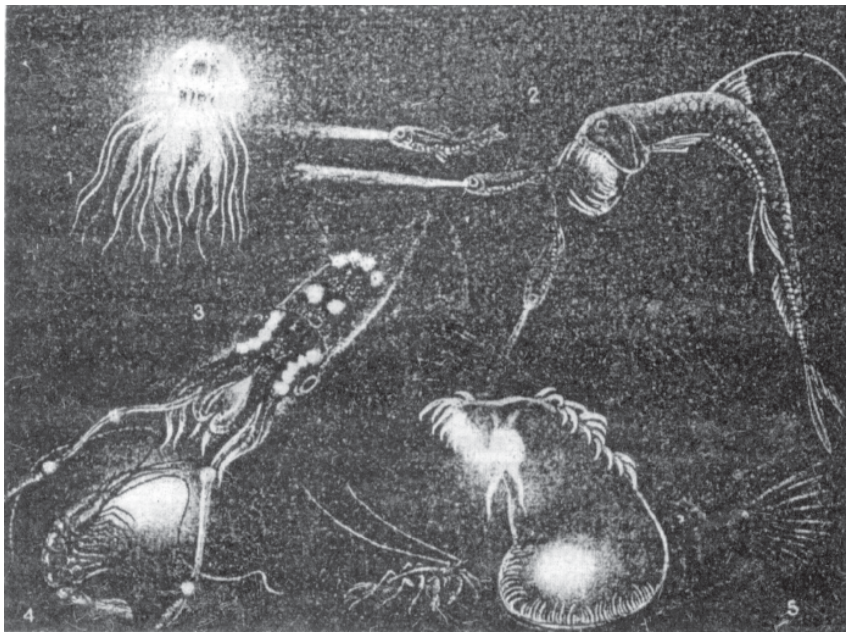



**Рисунок 4.14 — Светящиеся животные**

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

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

## 4.2. Температура

*Тепловой режим* — важнейшее условие существования живых организмов, так как все физиологические процессы в них возможны при определенных условиях. Главным источником тепла является солнечное излучение (рис. 4.15).

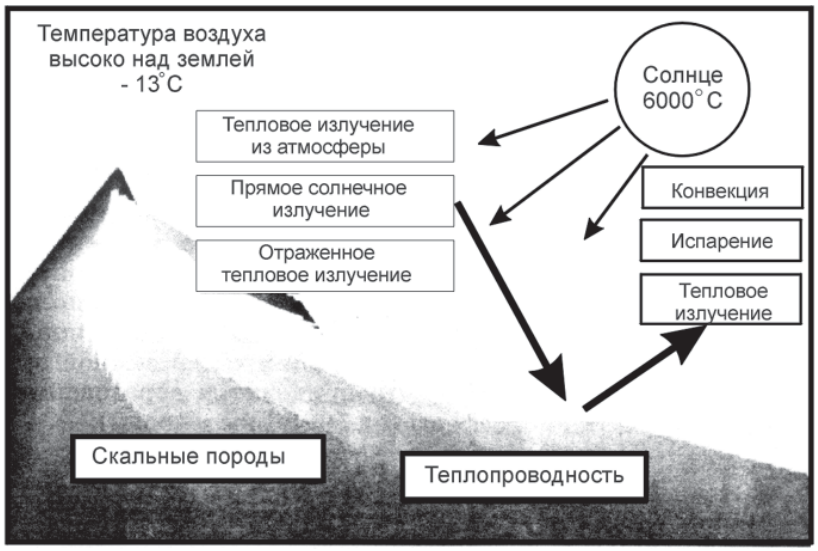



**Рисунок 4.15 — Различные пути получения животным тепловой энергии из среды и ее потерь в умеренно теплых условиях**

Солнечная радиация превращается в экзогенный, находящийся вне организма, источник тепла во всех случаях, когда она падает на организм и им поглощается. Сила и характер воздействия солнечного излучения зависят от географического положения и являются важными факторами, определяющими климат региона. Климат же определяет наличие и обилие видов растений и животных в данной местности. Диапазон существующих во Вселенной температур равен тысячам градусов (табл. 4.4).

По сравнению с ними пределы, в которых может существовать жизнь, очень узки — около 300°С, от — 200°С до +100°С. На самом деле большинство видов и большая часть активных физи-

**Таблица 4.4 — Состав атмосферы и температура на планетах**

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

ологических процессов приурочены к более узкому диапазону температур (табл. 4.5).

**Таблица 4.5 — Температурный диапазон активной жизни на Земле, °С**

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

Как правило, это температуры, при которых возможно нормальное строение и функционирование белков, — от 0°С до +50°С. Однако существуют организмы, обладающие специализированными ферментными системами, что обеспечивает им возможность активного существования при температуре тела, выходящей за указанные пределы.

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

При характеристике температурного фактора очень важно учитывать его крайние показатели, продолжительность их действия, повторяемость. Выходящие за пределы выносливости организмов изменения температуры в местах обитания приводят к массовой их гибели.

Значение температуры заключается и в том, что она изменяет скорость протекания физико-химических клеточных процессов и это отражается на жизнедеятельности организма в целом. Температура влияет на анатомо-морфологические особенности организмов, ход физиологических процессов, их рост, развитие, поведение и во многих случаях определяет географическое распространение растений и животных.

По отношению к температуре, как к экологическому фактору, все организмы подразделяются на две группы: холодолюбивые и теплолюбивые.

*Холодолюбивые организмы* или *криофилы,* способны жить в условиях сравнительно низких температур и не выносят высоких. Криофилы могут сохранять активность при температуре клеток до -8, -10°С, когда жидкости их тела находятся в переохлаж-

денном состоянии. Криофилия характерна для представителей разных групп, например, для бактерий, грибов, моллюсков, членистоногих, червей и др. Криофилы населяют холодные и умеренные зоны. Холодостойкость растений весьма различна и зависит от условий, в которых они обитают (рис. 4.16).

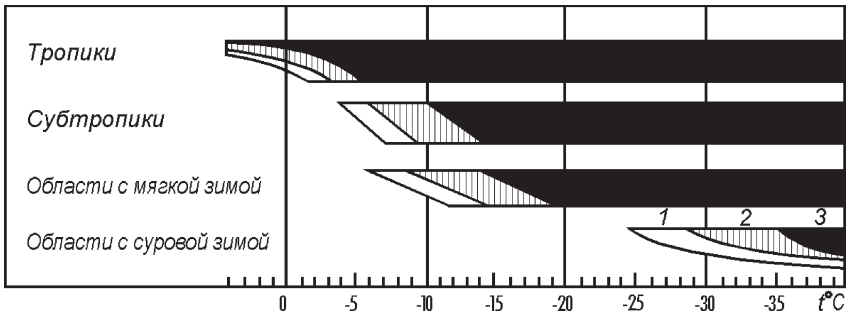



**Рисунок 4.16 — Чувствительность к холоду древесных растений из различных климатических областей (по В. Лархеру, 1978)**

Примечание: *показана степень повреждения в эксперименте: 1 — начало повреждения, 2 и 3 — гибель 50 и 100% экземпляров. Верхний край полосы соответствует наиболее чувствительному виду, нижний край — наименее чувствительному.*

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

*У теплолюбивых* или *термофилов,* жизнедеятельность приурочена к условиям довольно высоких температур (табл. 4.6).

Это преимущественно обитатели жарких, тропических районов Земли. Среди многочисленных беспозвоночных (насекомые, паукообразные, моллюски, черви), холодно- и теплокровных позвоночных имеется много видов, обитающих исключительно в

**Таблица 4.6 — Примеры видов, обладающих различной устойчивостью к температуре**

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

тропиках. Настоящими термофилами являются растения жарких тропических районов. Они не переносят низких температур и нередко гибнут уже при 0°С, хотя физического замораживания их тканей и не происходит. Причинами гибели обычно являются нарушение обмена веществ, подавление физиологических процессов, приводящих к образованию в растениях не свойственных им продуктов, в том числе и вредных, вызывающих отравление. На рисунке 4.17 показана реакция растения на холодовое раздражение.

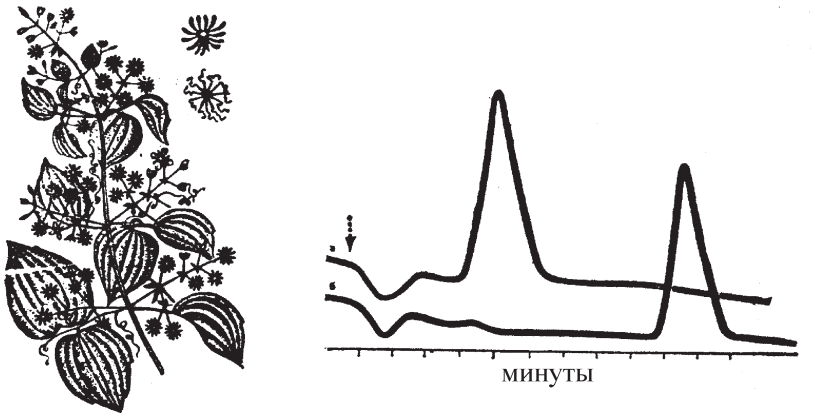



**Рисунок 4.17 — Реакция растения на холодовое раздражение — нанесение на лист Naravelia zeylanica капли холодной воды от растаявшего льда (стрелка). Опыт Хоуинка А. (по Б. Пикерд, 1974)**
*Примечание. а — вблизи места раздражения; б — вдали от этого места*

Многие организмы обладают способностью переносить очень высокие температуры. Например, пресмыкающиеся, некоторые виды жуков и бабочек выдерживают температуру до 45-50°С. В горячих источниках Калифорнии при температуре 52°С обитает рыбка — пятнистый ципринодон, в водах горячих ключей на Камчатке постоянно живут сине-зеленые водоросли при температуре 75-80°С, верблюжья колючка переносит нагревание воздуха до 70°С.

Таким образом, общие закономерности воздействия температуры на живые организмы проявляются в их способности существовать в определенном диапазоне температур. Этот диапазон ограничен *нижней* летальной (смертельной) и *верхней* летальной температурой.

Температура, наиболее благоприятная для жизнедеятельности и роста, называется *оптимальной* (табл. 4.7).

**Таблица 4.7 — Оптимальные температуры для выращивания растений**

| Растение | Температура, °С | |
|---|---|---|
| | дневная | ночная |
| Фиалка африканская | 23 | 18 |
| Петуния | 28 | 16 |
| Цинния | 27 | 18 |
| Левкой | 16 | 13 |
| Маргаритка | 16 | 9 |
| Астра | 24 | 16 |
| Томаты | 24 | 18 |
| Эшшольция | 18 | 10 |

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

Для организмов умеренных и холодных зон России оптимальны температуры от 10 до 20°С. Так, у ветреницы дубравной процесс фотосинтеза наиболее интенсивно протекает при 10°С.

В зависимости от ширины интервала температуры, в которой данный вид может существовать, организмы делятся на *эвритермные и стенотермные.* Эвритермные организмы выдерживают

широкие колебания температуры, стенотермные — живут лишь в узких пределах (рис. 4.18).

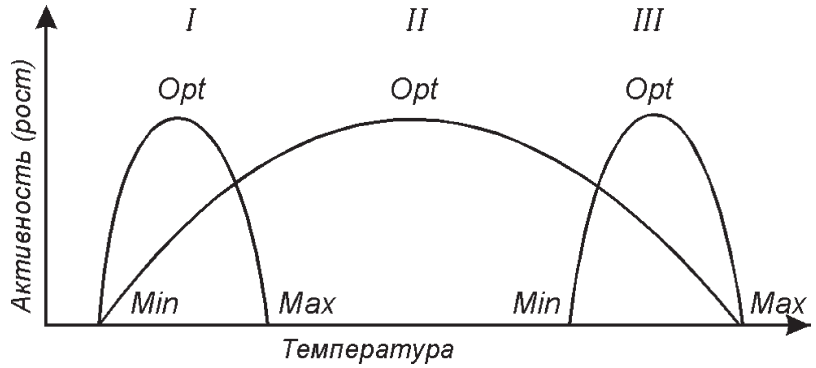



**Рисунок 4.18 — Купола толерантности организмов, способных переносить разные отклонения температуры от оптимального для них режима:**

*I — стенотермные (холодолюбивые), обитающие в узком интервале низких температур; II — эвритермные, обитающие в широком интервале температур; III — стенотермные (теплолюбивые), обитающие в узком интервале высоких температур*

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

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

Птицы и млекопитающие способны поддерживать достаточно постоянную температуру тела независимо от окружающей температуры. Этих животных называют *гомойотермными* (от греч.

homoios — подобный) или по старой терминологии, что менее правильно, теплокровными. Гомойотермные животные относительно мало зависят от внешних источников тепла. Благодаря высокой интенсивности обмена у них вырабатывается достаточное количество тепла, которое может сохраняться. Поскольку эти животные существуют за счет внутренних источников тепла, в настоящее время их чаще называют *эндотермными.*

Растения и животные в ходе длительного эволюционного развития, приспосабливаясь к периодическим изменениям температурных условий, выработали в себе различную потребность к теплу в разные периоды жизни. Например, прорастание семян растений происходит при более низких температурах, чем последующий их рост. Семена пшеницы, овса, ячменя прорастают при 1-2°С, всходы же появляются при 4-5°С. В период цветения растениям, как правило, необходимо больше тепла, чем в период созревания семян, плодов. Томаты лучше растут и развиваются, когда температура днем 25-26°С, ночью 17-18°С.

С наступлением теплых дней распускаются почки вербы (рис. 4.19).

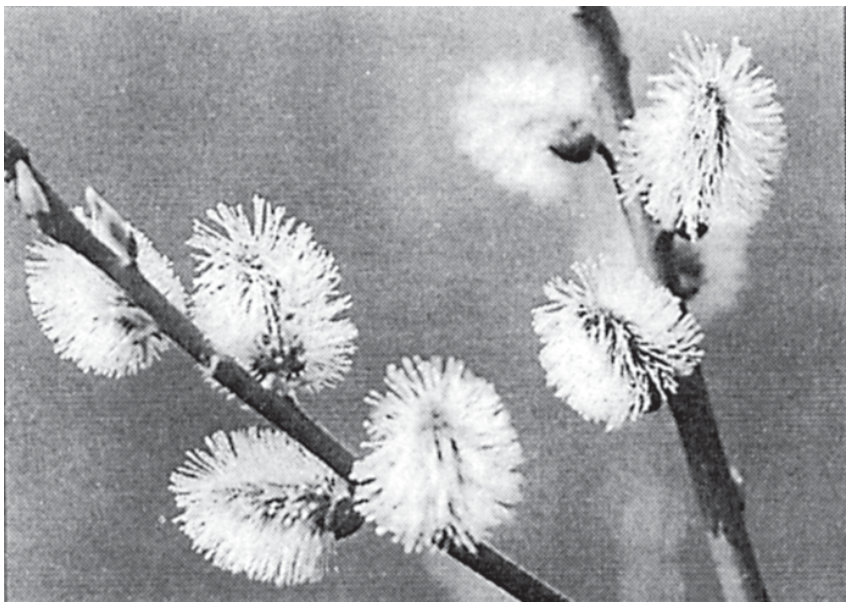


**Рисунок 4.19 — Весна. В мягкие сребристые шарики превращаются давно ожидавшие тепла почки вербы**

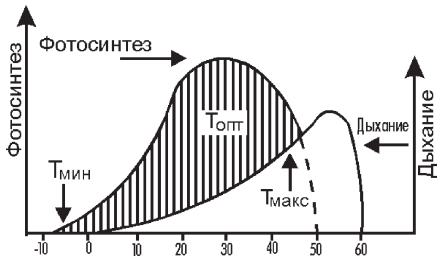



**Рисунок 4.20 — Соотношение между фотосинтезом и дыханием в зависимости от температуры (по В.Л. Лархеру, 1978)**

Температурный оптимум живых организмов зависит и от других экологических факторов. Установлено, что при полном освещении и избытке углекислого газа в воздухе оптимальная температура фотосинтеза 30°С, а при слабом освещении и недостатке углекислого газа она снижается до 10°С (рис. 4.20).

При характеристике температуры необходимо различать температуру воздуха и температуру почвы, разность между ними. Для растений это особенно важно, так как они способны поглощать питательные вещества из почвы при условии, если температура почвы будет на несколько градусов ниже температуры воздуха. Например, гречиха достигает наилучшего развития, когда температура близ корней равна 10 °С, а у надземных частей 22°С. При температуре почвы и воздуха 22 °С состояние растений резко ухудшается и они не дают цветков. Дальнейшее повышение температуры почвы до 34 °С, когда надземные органы остаются при 22°С, у растений наблюдается отмирание верхушек почек, стеблей, а впоследствии погибает все растение. При оптимальных температурах у всех организмов физиологические процессы протекают наиболее интенсивно, что способствует увеличению темпов их роста. Здесь к биологическим процессам вполне приемлемо *правило Вант-Гоффа.* Так, если скорость $V_T$ реакции измерена при двух температурах $T_1$ и $T_2$, причем $T_1 < T_2$ то температурный коэффициент Вант-Гоффа (Т.А. Акимова, В.В.Хаскин, 1998)

$$Q_{10} = (V_2/V_1)^{10/\,дT}$$

Зависимость скорости реакции от температуры может быть выражена уравнением Аррениуса:

$$V_T = A_н\,[\exp\,(-E^*/RT)],$$

где $A_н$ — фактор частоты событий, называемый также константой Аррениуса;

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

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

Т — абсолютная температура, К.

В диапазоне температур 15-40$^0$С (288-313 К) значения $Q_{10}$ большинства биохимических процессов лежат между 1,5 и 2,5, а значения $E^*$ — между 30 и 65 кДж/моль.

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

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

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

Температурный оптимум разных видов и стадий развития у насекомых также неодинаков. Например, оптимальной температурой развития яиц озимой совки (Agrotis segetum) является +25°С, гусениц — +22°С, а куколок — +19°С.

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

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

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

где C — сумма эффективных температур;

t — температура окружающей среды (реальная, наблюдаемая);

$t_1$ — температура порога развития;

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

Сумма эффективных температур для каждого вида растений и эктотермных животных, как правило, величина постоянная, при том, если другие условия среды находятся в оптимуме, отсутствуют осложняющие факторы. При отклонении этих условий или при сравнении особей из разных частей ареала результаты могут быть искажены. Например, в Северо-Западном регионе России цветение мать-и-мачехи (рис. 4.21) начинается при сумме эффективных температур равной 77, кислицы — 453, земляники — 500, желтой акации — 700°С.

**Рисунок 4.21 — Цветение мать-и-мачехи**

Именно сумма эффективных температур, которую нужно набрать для завершения жизненного цикла, нередко является ограничивающим фактором географического распространения видов. Так, северная граница древесной растительности в целом совпадает с июльскими изотермами +10, +12°С. Севернее уже не хватает тепла для развития деревьев и зона лесов сменяется безлесными тундрами.

Развитие эндотермных животных в меньшей степени зависит от температуры окружающей среды. И тем не менее и им свойствен определенный температурный оптимум и пессимум тех или иных физиологических процессов (рис. 4.22).

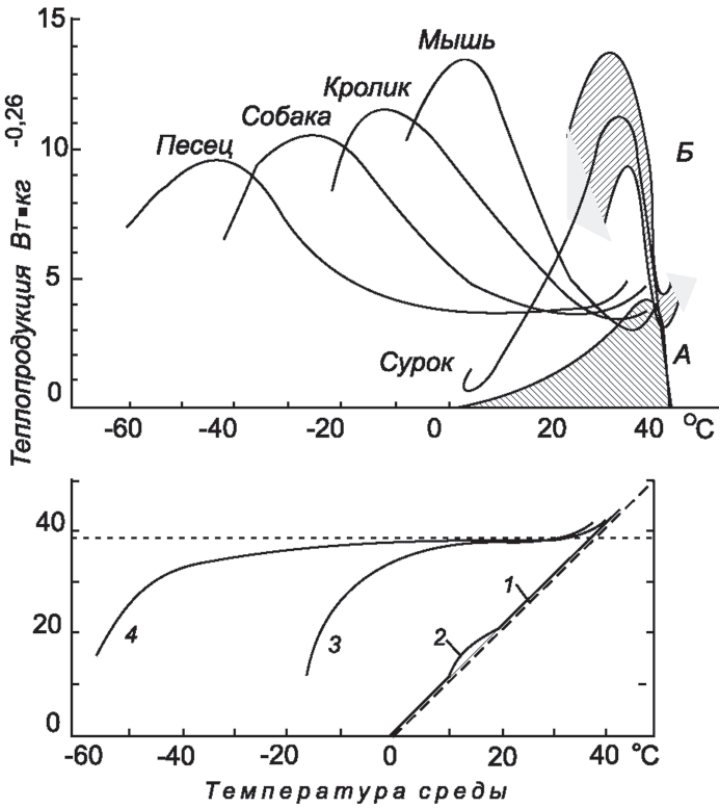



**Рисунок 4.22 — Реакция различных организмов на изменения температуры (по Т.А. Акимовой, В.В. Хаскину, 1994)**

*Верхняя диаграмма — влияние температур на обмен веществ (в единицах удельной теплопродукции); заштрихованные области — пространство влияния температуры тела на теплопродукцию у эктотермных (холодно-кровных) (А) и эндотермных (теплокровных) (Б) организмов; в левой части диаграммы — кривые зависимости теплопродукции у некоторых млекопитающих от температуры среды. Нижняя диаграмма — зависимость температуры тела от температуры среды: 1 — у крайних эктотермов (термоконформеров) — микроорганизмов, растений, низших и всех водных беспозвоночных; 2 — у эктотермов с признаками температурной компенсации (крупные летающие насекомые, некоторые рыбы); 3 — у мыши; 4 — у полярного гуся.*

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

Живые организмы в процессе эволюции выработали различные формы адаптации к температуре, среди них морфологические, биохимические, физиологические, поведенческие и т. д. Растения не имеют собственной температуры тела и по отношению к тепловому фактору обладают определенной спецификой. Одно из важнейших приспособлений к температуре у растений — форма их роста. Там, где тепла мало — в Арктике, в высокогорье, — много подушковидных растений, растений с прикорневыми розетками листьев, стелющихся форм. Так, у стланцевых форм карликовой березы, ели, можжевельника и кедровника верхние ветви, поднимающиеся высоко над землей, большей частью полумертвые или мертвые, а стелющиеся — живые, так как зимуют под снегом и не подвергаются отрицательному воздействию низких температур. Все это позволяет растениям улавливать максимум тепла солнечных лучей, а также использовать тепло нагретой поверхности почвы (рис.4.23).

**Рисунок 4.23 — Кедровый стланник — Pinus pumila (из А. П. Шенникова, 1950)**

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

Наиболее значительна роль прямого влияния температур в процесса геофилизации растений (рис. 4.24).

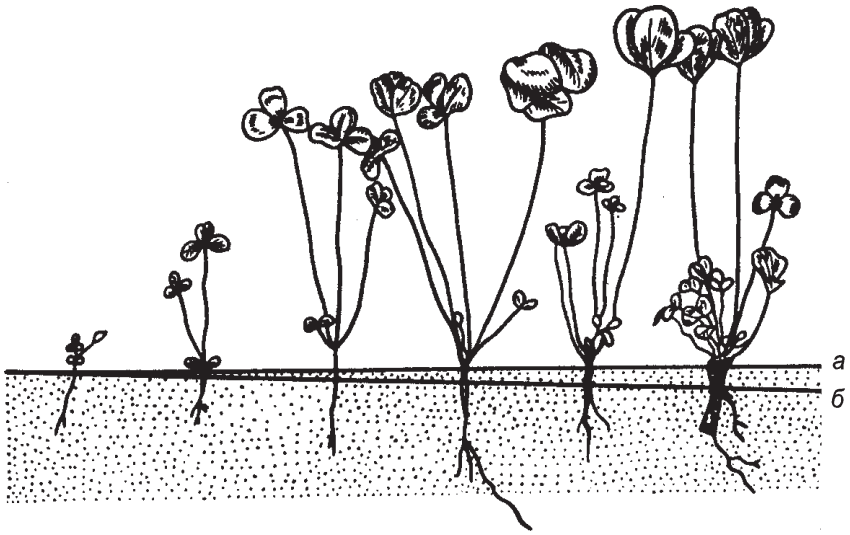



**Рисунок 4.24 — Геофилизация (втягивание в почву) подсемядольного колена клевера лугового (Trifolium pratense), по П. Лисицину:**
*а — поверхность почвы; б — глубина втягивания*

*Геофилизация* — это погружение базальной (нижней) части растения в почву — сначала гипокотиля, затем эпикотиля, первого междоузлия и т. д. Это характерно преимущественно покрытосеменным растениям. Геофилизация в ходе их исторического развития играла значительную роль в трансформации жизненных форм от деревьев до трав.

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

*репродуктивные органы* — зачатки цветков в зимующих почках и завязи в цветках (рис.4.25).

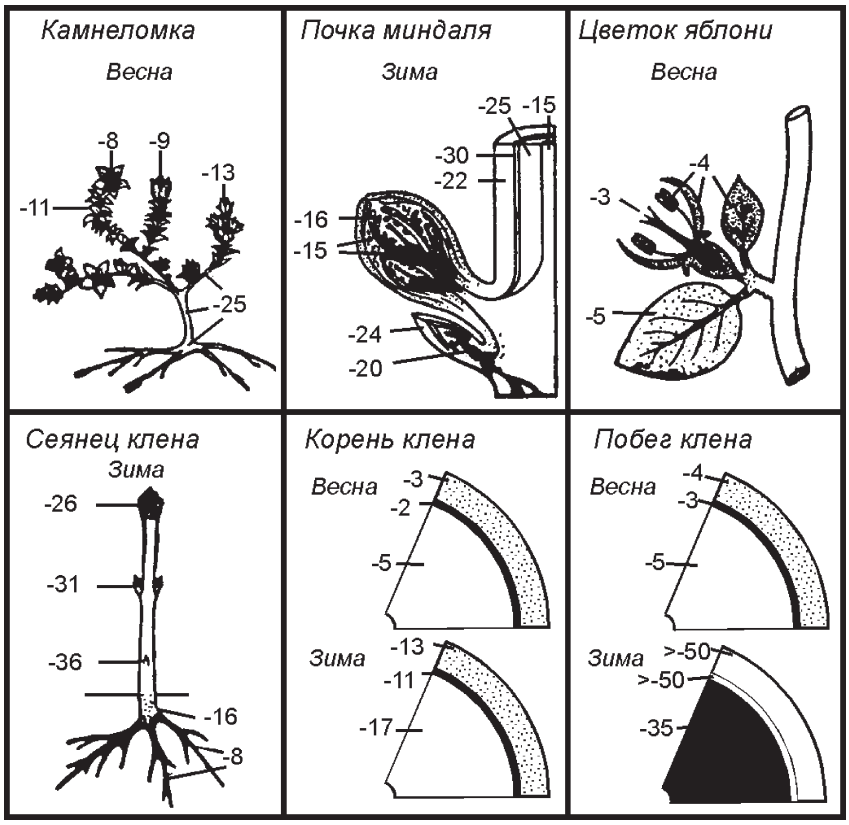



**Рисунок 4.25 — Холодостойкость отдельных органов и тканей разных растений (по В. Лархеру, 1978)**

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

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

У животных морфологические адаптации к температуре прослеживаются четко. Под действием теплового фактора у живот-

ных формируются такие морфологические признаки, как отражательная поверхность тела, пуховой, перьевой и шерстный покровы у птиц и млекопитающих, жировые отложения. Большинство насекомых в Арктике и высоко в горах имеет темную окраску. Это способствует усиленному поглощению солнечного тепла. Темный пигмент яиц многих водных животных выполняет ту же функцию. Эндотермные животные, обитающие в холодных областях (полярные медведи, киты и др.), имеют, как правило, крупные размеры, тогда как обитатели жарких стран (например, многие насекомоядные млекопитающие) обычно меньше по размерам. Это явление носит название *правила Бергмана.* Согласно этому правилу, при *продвижении на север средние размеры тела в популяциях эндотермных животных увеличиваются* (табл. 4.8).

**Таблица 4.8 — Изменение размера тела животных с широтой (по Бергману)**

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

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

Размеры выступающих частей тела также варьируют в соответствии с температурой среды. У видов, живущих в более холодном климате, различные выступающие части тела (хвост, уши, конечности и др.) меньше, чем у родственных видов из более теплых мест. Это явление известно, как *правило Аллена.* Правило Аллена наглядно проявляется при сравнении длины ушей у трех видов лисиц, обитающих в разных географических областях (табл. 4.9, рис. 4.26).

**Таблица 4.9 — Изменение отдельных параметров животных (по Аллену)**

| Вид | Местоположение | Параметры |
|---|---|---|
| Лисица фенек | Жаркие пустыни | Очень большие уши |
| Рыжая лисица | Средние широты | Уши меньших размеров |
| Песец | Северные широты | Крошечные ушки и короткая морда |

Арктический вид

Температура тела 37$^0$C
Средняя температура среды 0$^0$C

Европейский вид

Температура тела 37$^0$C
Средняя температура среды 12$^0$C

Африканский вид

Температура тела 37$^0$C
Средняя температура среды 25$^0$C

**Рисунок 4.26 — Различия в длине ушей у трех видов лисиц, обитающих в разных географических областях (по Н. Грину и др., 1993)**

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

*Биохимическая адаптация* живых организмов к температуре проявляется прежде всего в изменении физико-химического состояния веществ, содержащихся в клетках и тканях. Так, при адаптации к низким температурам в клетках растения благодаря увеличению запаса пластических веществ повышается концентрация растворов, увеличивается осмотическое давление клеточного сока, уменьшается содержание свободной воды, не связанной в коллоиды. И это очень важно, так как «связанная» вода трудно испаряется и замерзает, слабо отжимается под давлением, обладает большой плотностью и в значительной степени утрачивает свойство растворителя. Она становится кристаллической по структуре и в то же время сохраняет жидкое состояние. Между частицами цитоплазмы и водой устанавливается единство структуры, обеспечивающее ей таким образом вхождение в структуру макромолекул белков и нуклеиновых кислот. В таком состоянии ее трудно заморозить, перевести в твердое состояние.

Важным приспособлением к низким температурам является и отложение запасных питательных веществ в виде высокоэнер-

гетических соединений — жира, масла, гликогена и др. Так, И.М. Васильев (1970) описал значение отложения запасных веществ в растении в форме масла. Он утверждает, что масло прежде всего вытесняет воду из вакуоли и этим предохраняет растительный организм от замерзания. Масло, откладываясь в цитоплазме, делает ее более устойчивой к замерзанию и к другим неблагоприятным воздействиям зимнего периода. Такую же роль играют откладываемые в протоплазму и вакуоли крахмал и белки. Большое значение имеют и те биохимические изменения в запасных питательных веществах, которые протекают в период подготовки к зимнему состоянию. Так, значительная часть накопленного в летний период крахмала вновь превращается в сахар. При этом появляются сахара, которых обычно мало содержится в клетках летом. Например, зимой в клетках тканей коры у хвойных помимо сахарозы, глюкозы и фруктозы появляются стахиоза и рафиноза. В летний период они содержатся в других частях растения.

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

Многие животные к зиме накапливают жир и подкожный жировой слой обеспечивает теплоизоляцию. У ряда животных в выступающих или поверхностных частях тела (лапы некоторых птиц, ласты китов) есть замечательное приспособ-

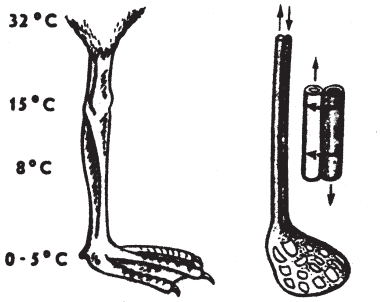



**Рисунок 4.27 — Кожная температура ноги у чайки**

*Примечание. Справа — система кровеносных сосудов. Сплошными стрелками показано направление тока крови, пунктиром — перенос тепла*

ление под названием «чудесная сеть». Это сплетение сосудов, в котором вены тесно прижаты к артериям (рис. 4.27). Кровь, текущая по артериям, отдает тепло венам, оно возвращается к телу, а артериальная кровь поступает в конечности охлажденной. Конечности, по существу, пойкилотермны, зато температуру остального тела можно поддерживать с меньшими затратами энергии. На основе физиологических процессов многие организмы способны в определенных пределах менять температуру своего тела. Эта способность называется *терморегуляцией.* Как правило, терморегуляция сводится к тому, что температура тела поддерживается на более постоянном уровне по сравнению с температурой окружающей среды. Особенно совершенны механизмы терморегуляции у эндотермных животных. Как уже было отмечено ранее, эндотермные животные способны вырабатывать достаточное количество тепла и регулировать теплоотдачу, поэтому равенство прихода и расхода тепла сохраняется (рис. 4.28).

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

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

Пути теплообмена между пойкилотермным организмом и окружающей средой показаны на рис. 4.29.

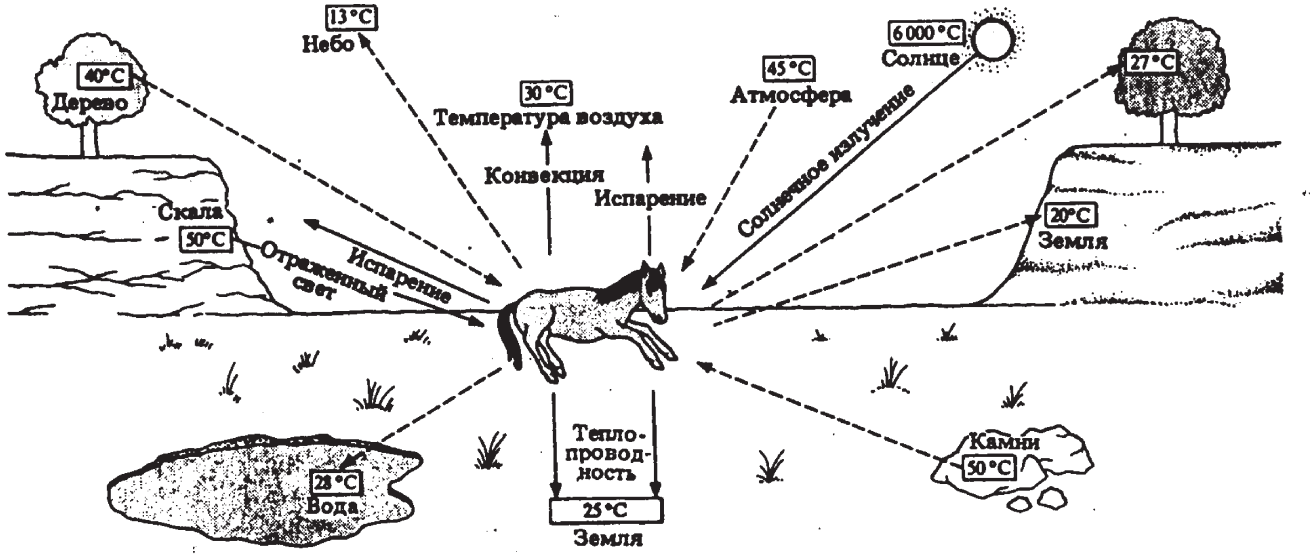



**Рисунок 4.28 — Схема теплообмена между телом лошади (температура 38°С) и окружающей средой в жаркий солнечный день при температуре воздуха 30°С. Прерывистыми линиями показана передача тепла путем излучения**

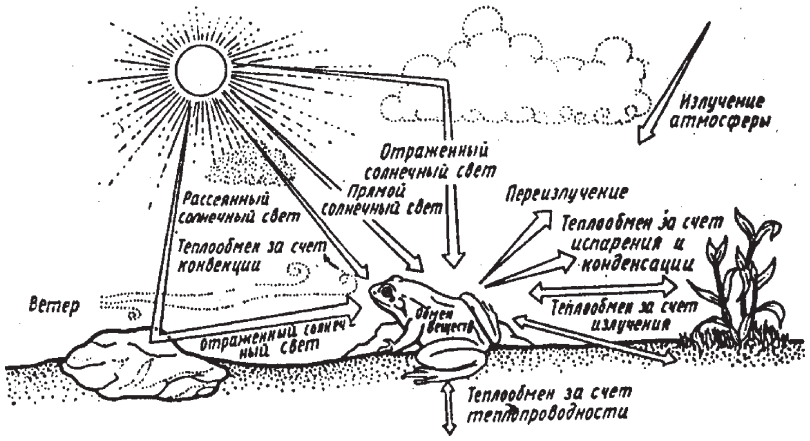



**Рисунок 4.29 — Схематическое изображение путей теплообмена между пойкилотермным организмом и окружающей средой (по Е. А. Криксунову и др., 1995)**

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

У животных есть разнообразные *поведенческие* адаптации к температуре. Они проявляются в перемещениях животных в места с более благоприятными температурами (перелеты, миграции), в изменениях сроков активности, сдвигая ее на более светлое время суток и т. д. В пустыне, где днем поверхность почвы может нагреваться до 60- 70°С, на раскаленном песке животных почти не увидишь. Маленький фенек, живущий в Северной Америке, дожидается вечера под тенистым навесом (рис.4.30).

Его уши, длиной 15 см, помогают животному охлаждаться, благодаря большой их поверхности, через которую выходит жар тела.

Насекомые, рептилии и млекопитающие проводят жаркое время, зарывшись в песок или спрятавшись в норы. В глубине почвы температура не так резко колеблется и сравнительно невысокая.

**Рис. 4.30 — Фенек под тенистым навесом**

Холодным утром кузнечики подставляют бока солнечному свету, а дневные бабочки расправляют крылья. В полуденную жару они, сложив крылья, располагаются параллельно лучам.

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

Важное место в преодолении отрицательного воздействия низких температур, особенно в зимний период, занимает выбор животными места для жилища, утепление убежищ, гнезд пухом, сухими листьями, углубление нор, закрывание входов в них, принятие особой позы, например, скручивание кольцом, укутывание хвостом, (рис. 4.31), собирание в группы, так называемое «скучивание» и т. д. Некоторые животные согреваются путем пробежек и прыжков.

**Рисунок 4.31 — Соня-полчок в состоянии зимней спячки**

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

*Активный путь* — усиление сопротивляемости, развитие регуляторных способностей, дающих возможность осуществления жизненных функций организма, несмотря на отклонения температур от оптимума. Этот путь ярко выражен у эндотермных животных, развит у эктотермных, в зачаточной форме проявляется у некоторых высших растений.

*Пассивный путь* — это подчинение жизненных функций организма ходу внешних температур. Недостаток тепла вызывает угнетение жизнедеятельности, что способствует экономному использованию энергетических запасов, и в итоге — повышению устойчивости клеток и тканей организма. Данный путь приспособления к воздействию неблагоприятных температур характерен для всех растений и эктотермных животных. Элементы пассивного приспособления или адаптации присущи и эндотермным животным, обитающим в условиях крайне низких температур, и выражаются в снижении уровня обмена, замедлении скорости роста и развития, позволяющее экономнее расходовать ресурсы в сравнении с быстро развивающимися видами. У млекопитающих и птиц преимущества пассивного приспособления в неблагопри-

ятные периоды года используют *гетеротермные* виды, которые обладают способностью впадать в спячку или оцепенение.

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

В связи с тем, что растения и животные исторически приспособлены к определенным тепловым режимам, то совершенно закономерно, что температурный фактор имеет непосредственное отношение к их распределению на Земле и обусловливает в той или иной мере заселенность природных зон живыми организмами. Одной из главных закономерностей в распределении современных организмов является их *биополярность.* Она заключается в том, что у организмов в высоких широтах умеренных зон наблюдается определенное сходство в систематическом составе и ряде биологических явлений. Это характерно как для наземной, так и для морской фауны и флоры. Биполярность отмечается и в поширотном качественном составе живых организмов. Например, для тропической зоны характерно более высокое видовое разнообразие по сравнению с высокими широтами.

### 4.3. Влажность

*Вода.* В жизни организмов вода выступает как важнейший экологический фактор. Без воды нет жизни. Живых организмов, не содержащих воду, на Земле не найдено. Она является основной частью протоплазмы клеток, тканей, растительных и животных соков. Все биохимические процессы ассимиляции и диссимиляции, газообмен в организме осуществляются при достаточном обеспечения его водой. Вода с растворенными в ней веществами обусловливает осмотическое давление клеточных и тканевых жидкостей, включая и межклеточный обмен. В период активной жизнедеятельности растений и животных содержание воды в их организмах, как правило, довольно высокое (табл. 4.10).

В недеятельном состоянии организма количество воды может значительно снижаться, однако и в период покоя она не исчезает полностью. Например, в сухих мхах и лишайниках содержание воды к общей массе составляет 5—7%**,** а в воздушно-сухих зер-

**Таблица 4.10 — Содержание воды в растительных и животных организмах, % к массе тела (по Б. С. Кубанцеву, 1973)**

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

новках злаков — не менее 12—14%. Наземные организмы из-за постоянной потери воды нуждаются в регулярном ее пополнении. Поэтому у них в процессе эволюции выработались приспособления, которые регулируют водный обмен и обеспечивают экономное расходование влаги. Приспособления носят анатомо-морфологический, физиологический и поведенческий характер. Потребность разных видов растений в воде по периодам развития не одинакова. Меняется она и в зависимости от климата и почвы. Так, злаковые культуры в периоды прорастания семян и созревания нуждаются меньше во влаге, чем во время наиболее интенсивного роста. Кроме влажных тропиков, практически повсеместно растения испытывают временный недостаток воды, засуху. При высоких температурах в летний период часто проявляется атмосферная засуха, а также почвенная (при уменьшении доступной растению почвенной влаги). Недостаток или дефицит влаги снижает прирост растений, может стать причиной их низкорослости, бесплодия из-за недоразвития генеративных органов.

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

Важную роль у животных играют проницаемость покровов и механизмы, регулирующие водный обмен. Здесь уместно дать характеристику *основным показателям влажности.* Влажность— это параметр, характеризующий содержание водяного пара (газо-

образной воды) в воздухе. Различают абсолютную и относительную влажности.

*Абсолютная влажность* — количество газообразной воды, содержащейся в воздухе, и выраженное через массу воды на единицу массы воздуха (например, в граммах на килограмм или на 1 куб. м воздуха).

*Относительная влажность* — это отношение количества имеющегося в воздухе пара к насыщенному количеству пара при данных условиях температуры и давления.

Это соотношение устанавливается по формуле:

$$r = \frac{P}{PS} \cdot 100,$$

где r — относительная влажность;

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

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

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

$$d = PS - P.$$

Этот показатель наиболее четко характеризует испаряющую силу воздуха и играет для экологических исследований особую

роль. В связи с тем, что испаряющая сила воздуха с повышением температуры увеличивается, при разных температурах дефицит насыщения неодинаков при одной и той же влажности. При его возрастании воздух становится суше и в нем интенсивнее происходят испарение и транспирация. При уменьшении дефицита насыщения относительная влажность воздуха увеличивается. Температура среды, таким образом, самым существенным образом влияет на характер действия влажности.

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

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

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

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

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

По отношению к влажности различают эвригигробионтные и стеногигробионтные организмы.

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

Влажность среды влияет на содержание воды в тканях животного и отсюда имеет непосредственное отношение к его поведению и выживаемости. Вместе с тем она может оказывать и косвенное воздействие через пищу и другие факторы. Например, во время засух при сильном выгорании растительности сокращается чис-

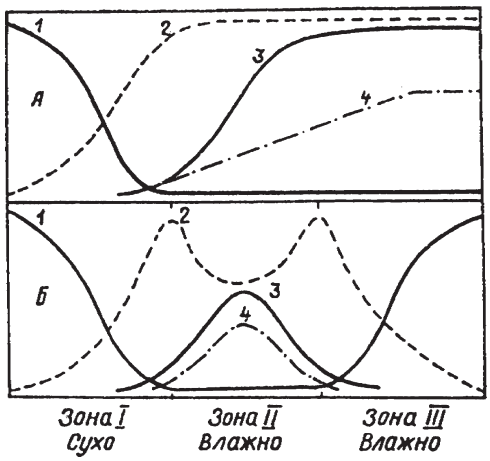



**Рисунок 4.32 — Влияние влажности на основные жизненные процессы у животных (по Н. П. Наумову, 1963)**

*А — гигрофилы, Б — ксерофилы, 1 — смертность, 2 — долговечность, 3 — плодовитость, 4 — скорость развития.*

ленность животных-фитофагов. Развитие животных по фазам требует строго определенных условий по влажности. При недостатке влаги в воздухе или пище у животных резко сокращается плодовитость, и в первую очередь у влаголюбивых форм. Недостаточное количество воды в корме снижает интенсивность роста у большинства животных, замедляет их развитие, сокращает продолжительность жизни, увеличивает смертность (рис. 4.32).

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

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

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

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

По способу регулирования водного режима наземные растения подразделяются на две группы: *пойкилогидридные* и *гомеогидридные.*

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

*Гомеогидридные растения* способны в определенных пределах регулировать потерю воды путем закрывания устьиц и складывания листьев. В клеточных оболочках откладываются водонепроницаемые вещества (суберин, кутан), поверхность листьев покрыта кутикулой и т. д. Это дает возможность гомеогидридным растениям поддерживать на сравнительно постоянном уровне содержание воды в клетках и давление водяных паров в межклетниках. Транспирация по величине дневной и сезонной динамике значительно отличается от свободного испарения смоченного физического тела (рис. 4.33).

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

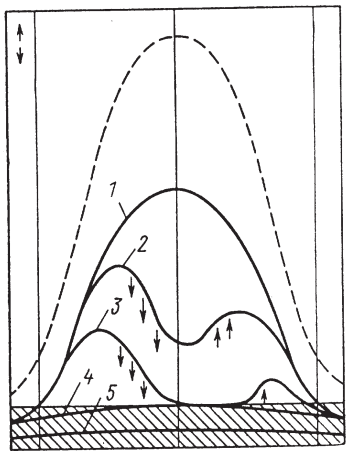



**Рис. 4.33 — Схема суточного хода транспирации при разной водообеспеченности растений (по Т. К. Горышиной, 1979)**

*1 — транспирация без ограничения, 2 — транспирация с полуденным снижением благодаря сужению устьиц, 3 — то же, при полном закры-тии устьиц, 4—полное исключение устьичной транспирации благодаря длительному закрыванию устьиц (остается лишь кутикулярная транспирация), 5 — снижение кути-кулярной транспирации благодаря изменению проницаемости мем-бран. Стрелки, направленные вниз, — закрывание устьиц; стрелки, направленные вверх, — открывание устьиц. Пунктир —дневной ход испарения со свободной водной поверхности. Штриховка— область кутикулярной транспирации.*

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

В зависимости от местообитания среди наземных растений различают следующие экологические группы:

- гигрофиты,
- мезофиты
- ксерофиты.

Гигрофиты (от греч. «гигрос» — влажный и «фитон» — растение) — растения, обитающие во влажных местах, не переносящие водного дефицита и обладающие невысокой засухоустойчивостью. Растения этой группы имеют, как правило, крупные, тонкие, нежные листовые пластинки с небольшим числом устьиц, нередко расположенных с обеих сторон. Устьица большей частью широко открыты, в связи с этим транспирация мало отличается от физического испарения. Корни обычно толстые, слабо разветвленные. Корневые волоски представлены слабо или отсутствуют. Все органы покрыты тонким однослойным эпидермисом, кутикулы практически нет. Широко развита *аэренхима* (воздухоносная ткань), обеспечивающая аэрацию тела растения. К гигрофитам в первую очередь относят тропические растения, кото-

рые живут при высокой температуре и влажности воздуха. Нередко гигрофиты обитают в тени под пологом леса (например, папоротники) или на открытых пространствах, но обязательно на почвах переувлажненных или покрытых водой. В умеренном и холодном климате типичными гигрофитами являются *теневые* травянистые растения лесов. На открытых местах и влажных почвах растут *световые* гигрофиты. Это такие, как калужница (Calta palustris), плакун-трава (Lythram salicaria), росянка (Drosera), многие злаки и осоки сырых местообитаний, из культурных растений к световым гигрофитам относят рис, культивируемый на полях, залитых водой. В целом же при довольно большом разнообразии местообитаний, особенностей водного режима и анатомо-морфологических черт всех гигрофитов объединяет отсутствие приспособлений, ограничивающих расход воды и неспособность выносить даже незначительную ее потерю (рис. 4.34).

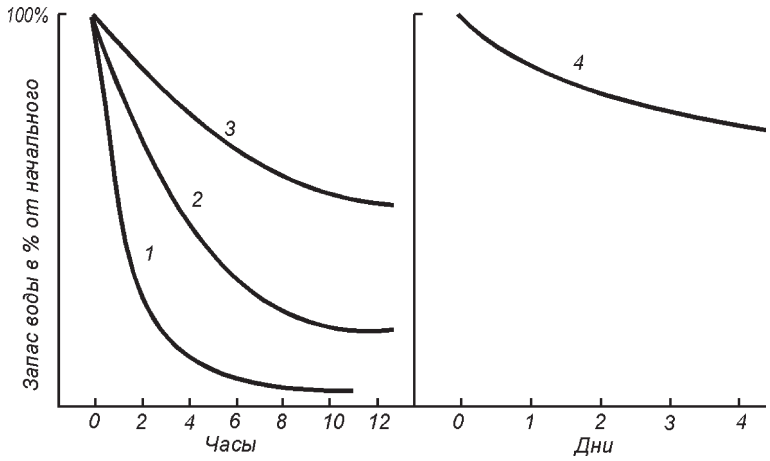



**Рисунок 4.34 — Скорость расхода воды при завядании листьев растений разных экологических типов (по Т. К. Горышиной, 1979):**
*1 — гигрофиты, 2 — мезофиты, 3 — ксерофиты, 4 — суккуленты.*

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

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

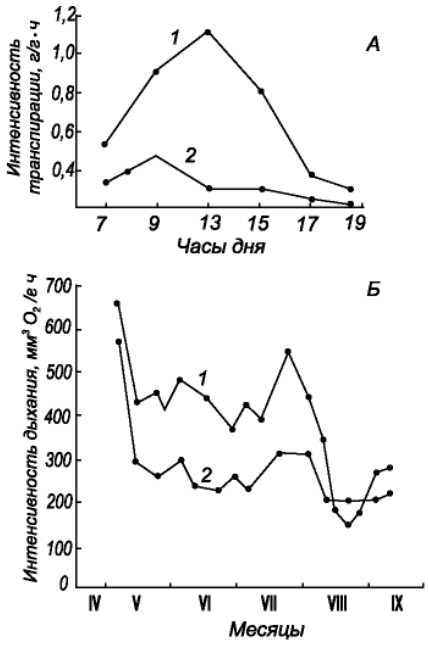



**Рисунок 4.35 — Изменение интенсивности физиологических процессов у травянистых растений — мезофитов в местообитаниях с различным микроклиматом (по Т. К. Горышиной, 1979)**

*А — дневной ход транспирации у сныти — Aegopodium podagraria; Б — сезонный ход дыхания листьев у ежи — Dactyl is glomerata; 1 — на открытой лесной поляне, 2 — под пологом дубового леса*

Один и тот же мезофильный вид, попадая в разные по водоснабжению условия, обнаруживает известную пластичность, приобретая во влажных условиях более гигроморфные, а в сухих — более ксероморфные черты. Изменение интенсивности физиологических процессов у травянистых растений — мезофитов в местообитаниях с различным микроклиматом хорошо иллюстрирует рис. 4.35.

Мезофиты связаны переходами с другими экологическими типами растений по отношению к воде, поэтому четкую границу между ними провести зачастую очень трудно. Например, среди лу-

говых мезофитов выделяются виды с повышенным влаголюбием, предпочитающие постоянно сырые или временно заливаемые участки (лисохвост луговой, бекмания обыкновенная, канареечник тростниковый и др.). Их объединяют в переходную группу гигромезофитов наряду с предпочитающими лесные овраги, переувлажненные или наиболее сырые леса, такие, как селезеночник, недотрога, папоротник, некоторые лесные мхи и др. В местообитаниях с периодическим или постоянным (но невысоким) недостатком влаги встречаются мезофиты с повышенной физиологической устойчивостью к засухе, с теми или иными ксероморфными признаками. Эта группа переходная между мезофитами и ксерофитами носит название *ксеромезофиты.* Сюда относят многие виды растений северных степей, сухих сосновых боров, песчаных местообитаний — клевер-белоголовка, подмаренник желтый и др., из культурных растений — люцерну, засухоустойчивые сорта пшеницы и некоторые другие.

*Ксерофиты* (от греч. «ксерос» — сухой и «фитон» — растение) — это растения сухих местообитаний способные переносить значительный недостаток влаги — почвенную и атмосферную засуху. Наиболее обильны и разнообразны ксерофиты в областях с жарким и сухим климатом. К ним принадлежат виды растений пустынь, сухих степей, саванн, колючих редколесий, сухих субтропиков и т. д.

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

Важное значение для ксерофитов имеют разнообразные структурные приспособления к условиям недостатка влаги. Например, сильное развитие корневой системы помогает растениям увеличить поглощение почвенной влаги. Нередко у травянистых и кустарниковых видов среднеазиатских пустынь подземная масса больше надземной в 9-10 раз. Корневые системы ксерофитов часто экстенсивного типа, т. е. растения имеют длинные корни, распространяющиеся в большом объеме почвы, но мало разветвленные. Проникая на большую глубину, такие корни позволяют, например, пустынным

кустарникам использовать влагу глубоких почвенных горизонтов, а в отдельных случаях и грунтовых вод. У других видов, таких, как степные злаки, корневые системы интенсивного типа. Они охватывают хотя и небольшой объем почвы но благодаря густому ветвлению, максимально используют влагу (рис. 4.36).

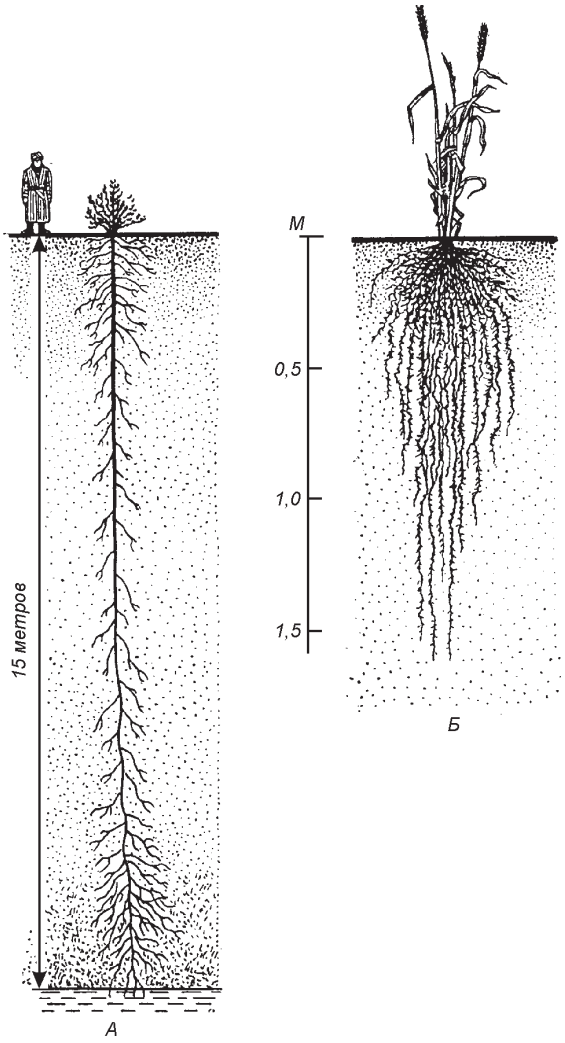



**Рисунок 4.36 — Различные типы корневых систем**
*А — экстенсивный (верблюжья колючка); Б — интенсивный (пшеница)*

Наземные органы ксерофитов отличаются своеобразными чертами, носящими отпечаток трудных условий водоснабжения. Так, у степного растения черемицы листья имеют глубокие борозды — «водостоки», вмещающие до 0,5 литров воды. Струйками вода выливается к мощным корням способным запасать влагу впрок (рис. 4.37). Подобным образом устроены листья известных всем тюльпанов, некоторых луков и других растений из семейства лилейных и амараллисовых.

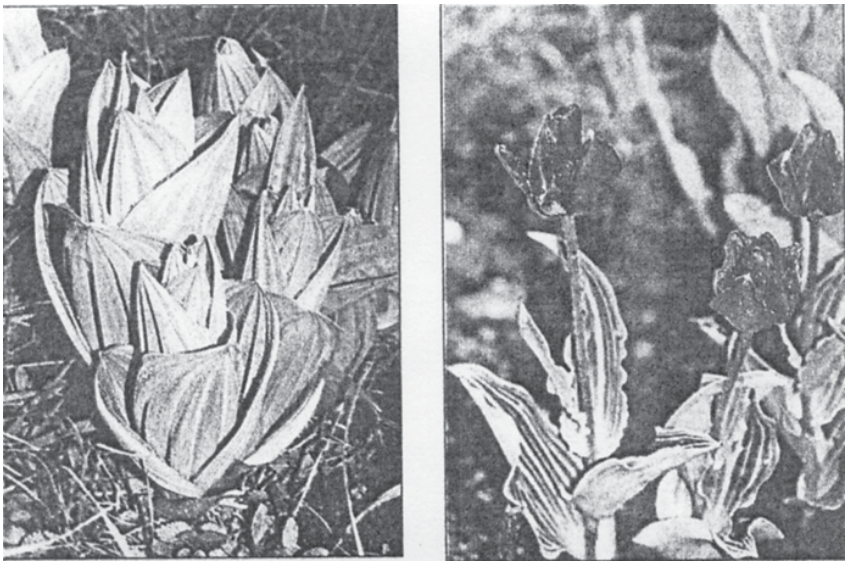


**Рисунок 4.37 — Листья чемерицы и тюльпанов**

У ксерофитов сильно развита водопроводящая система, хорошо заметная по густоте сети жилок в листьях, подводящих воду к тканям (рис. 4.38). Эта особенность облегчает ксерофитам осуществлять пополнение запасов влаги, расходуемой на транспирацию. Структурные приспособления защитного характера у ксерофитов, направленные на уменьшение расхода воды, можно свести к следующим:

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

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

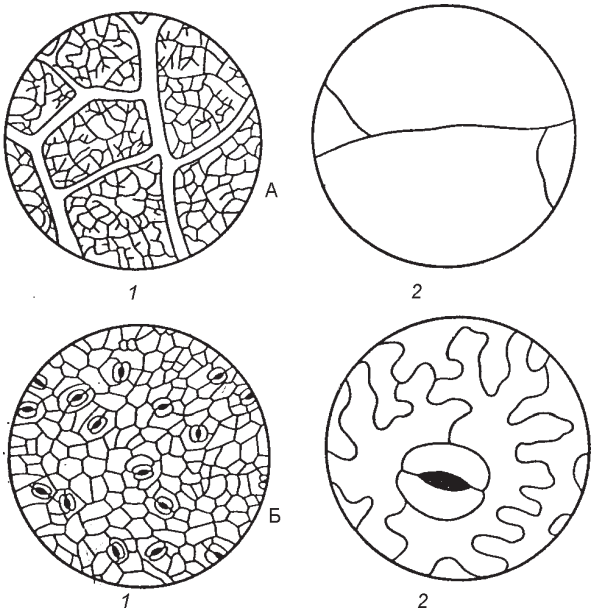



**Рисунок 4.38 — Различие жилкования (А), размеров и числа устьиц (Б) у ксерофитов и мезофитов (по А. П. Шенникову, 1950)**
*1 — пустынный ксерофит — Psoralea drupaceae, 2 — лесной мезофит — Paris quadrifolia*

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

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

Ксерофиты с наиболее ярко выраженными ксероморфными чертами строения листьев, перечисленными выше, имеют своеобразный внешний облик (чертополох, степные и пустынные полыни, ковыли, саксаул и др.), за что получили название *склерофитов.*

*Склерофиты* (от греч. «склерос» — твердый, жесткий) не накапливают в себе влагу, а испаряют ее в большом количестве, постоянно доставая из глубоких слоев почвы. Тело этих растений

жестковатое, сухое, иногда одревесневшее, с большим количеством механической ткани. При продолжительном прекращении подачи воды может наблюдаться сбрасывание листьев или части побегов, что приводит к сокращению испарения. Многие из склерофитов переносят засушливое время года в состоянии вынужденного покоя.

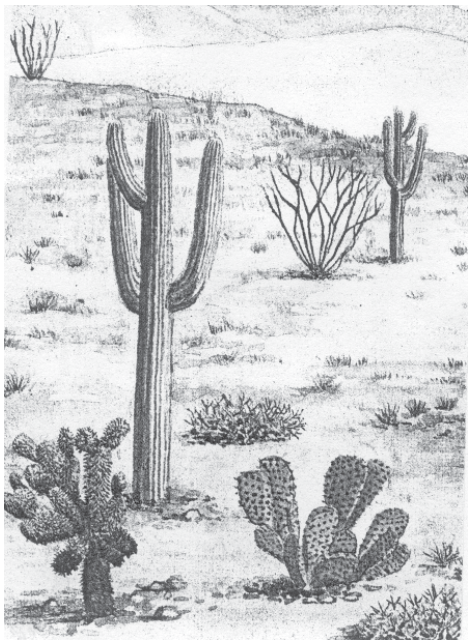


**Рисунок 4.39 — Кактусы**

Другая группа ксерофитов обладает способностью накапливать в своих тканях большое количество воды и получила название *«суккуленты»* (от лат. «суккулентус» — сочный, жирный). Водозапасающие ткани у них могут быть развиты в стеблях или листьях, поэтому они подразделяются на *стеблевые суккуленты* (кактусы, молочаи), рис. 4.39, и *листовые суккуленты* (алоэ, агава, молодило). Тело суккулентов, как правило, покрыто толстым кутинизированным эпидермисом и восковым налетом. Устьиц на поверхности тела почти нет. А если есть, то они мелкие, располагаются в ямках и большую часть времени закрыты. Открываются только на ночь. Все это предельно сокращает транспирацию. Характерной особенностью суккулентов является высокая поглощающая способность. В период дождей отдельные виды поглощают в себя большое количество воды. Накопленную влагу суккуленты в дальнейшем медленно расходуют. Суккуленты произрастают в районах с жарким сухим климатом, там, где хотя бы изредка проходят дожди, кратковременные, но обильные, ливневые.

В целом же различные формы адаптации к водному режиму у растений и животных, выработанные в процессе эволюции, отражены в табл. 4.11.

**Таблица 4.11 — Адаптации к засушливым условиям у растений и животных (по Н. Грину и др., 1993)**

| | Примеры |
|---|---|
| **Уменьшение потери воды** | |
| Листья превращены в иглы или колючки | Cactaceae, Euphorbiaceae (молочаи), хвойные деревья |
| Погруженные устьица | Pinus, Ammophila |
| Листья свернуты в цилиндр | Ammophila |
| Толстая восковая кутикула | Листья большинства ксерофитов, насекомые |
| Толстый стебель с большим отношением объема к поверхности | Cactaceae, Euphorbiaceae (суккуленты) |
| Опушенные листья | Многие альпийские растения |
| Сбрасывание листьев при засухе | Fouguieria splendens |
| Устьица открыты ночью и закрыты днем | Crassulaceae (толстянковые) |
| Эффективная фиксация $CO_2$ ночью при не полностью открытых устьицах | C-4 — растения, например Zea mays |
| Выделение азота в виде мочевой кислоты | Насекомые, птицы и некоторые рептилии |
| Удлиненная петля Генле в почках | Пустынные млекопитающие, например, верблюд, пустынная крыса |
| Ткани выносливы к высоким температурам из-за уменьшения потоотделения или транспирации | Многие пустынные растения, верблюд |
| Животные прячутся в норах | Многие мелкие пустынные млекопитающие, например пустынная крыса |
| Дыхательные отверстия прикрыты клапанами | Многие насекомые |
| **Увеличение поглощения воды** | |
| Обширная поверхностная корневая система и глубоко проникающие корни | Некоторые Cactaceae, например Opuntia и Euphorbiaceae |
| Длинные корни | Многие альпийские растения, например эдельвейс (Leontopodium alpinum) |
| Прорытие ходов к воде | Термиты |

**Продолжение таблицы 4.11**

| | Примеры |
|---|---|
| **Запасание воды** | |
| В слизистых клетках и в клеточных стенках | Cactaceae и Euphorbiaceae |
| В специализированном мочевом пузыре | Пустынная лягушка |
| В виде жира (вода - продукт окисления жира) | Пустынная крыса |
| **Физиологическая устойчивость к потере воды** | |
| При видимом обезвоживании сохраняется жизнеспособность | Некоторые эпифитные папоротники и плауны, многие мохообразные и лишайники, осока Carex physoides |
| Потеря значительной части массы тела и быстрое ее восстановление при наличии доступной воды | Lumbricus terrestris (теряет до 70% массы), верблюд (теряет до 30%) |
| **«Уклонение от проблемы»** | |
| Переживают неблагоприятный период в виде семян | Эшшольция калифорнийская |
| Переживают неблагоприятный период в виде луковиц и клубней | Некоторые лилии |
| Распространение семян в расчете на то, что некоторые из них попадут в благоприятные условия | Различные растения |
| Поведенческие реакции избегания | Почвенные организмы, например, клещи, дождевые черви |
| Летняя спячка в слизистом коконе | Дождевые черви, двоякодышащие рыбы. |

## 4.4. Совместное действие температуры и влажности

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

Температура и влажность являются ведущими климатическими факторами и тесно взаимосвязаны между собой (рис. 4.40).

При неизменном количестве воды в воздухе относительная влажность увеличивается, когда температура падает. Если воздух охлаждается до температуры ниже точки водонасыщения (100%), происходит конденсация и выпадают осадки. При нагревании его

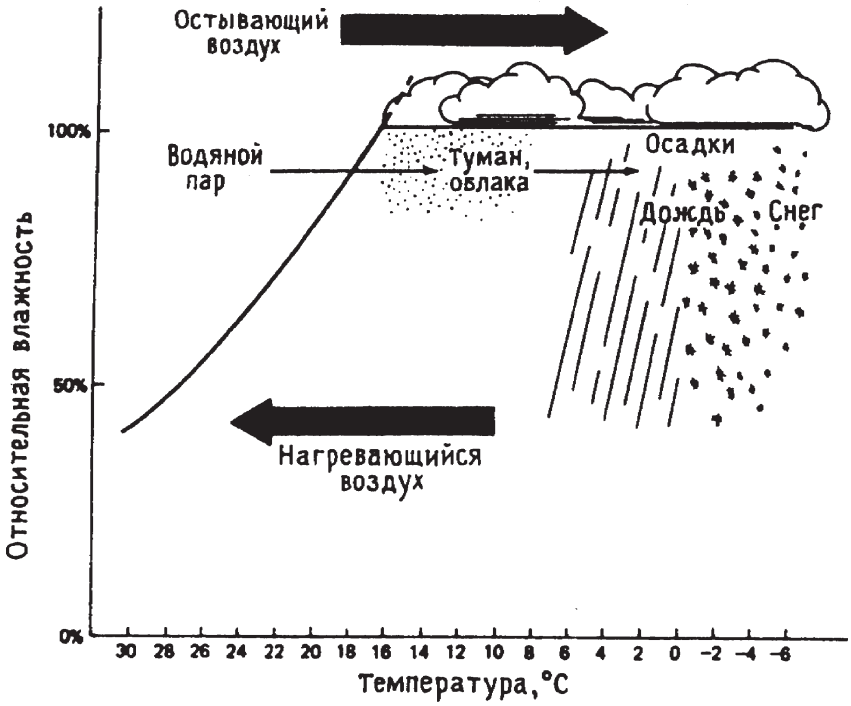



**Рисунок 4.40 — Влияние температуры на относительную влажность воздуха (по Б. Небелу, 1993)**

относительная влажность падает. Сочетание температуры и влажности часто играет решающую роль в распределении растительности и животных. Взаимодействие температуры и влажности зависит не только от относительной, но и от абсолютной их величины. Например, температура оказывает более выраженное влияние на организмы в условиях влажности близкой к критической, т. е. если влажность очень велика или очень мала. Влажность также играет более критическую роль при температуре близкой к предельным значениям. Отсюда одни и те же виды организмов в различных географических зонах предпочитают разные местообитания. Так, по *правилу предварения,* установленному В.В. Алехиным (1951) для растительности, широко распространенные

виды на юге произрастают на северных склонах, а на севере встречаются только на южных (рис. 4.41).

**В.В. Алехин**

Для животных выявлены принципы *смены местообитаний* (Г.Я. Бей-Биенко, 1961) и принцип *смены ярусов* (М. С. Гиляров, 1970), согласно которым мезофильные виды в центре ареала, на севере его выбирают более сухие, а на юге — более влажные места или переходят от наземного образа жизни к подземному, как многие насекомые-фитофаги. Чем слабее проявляется влияние климата в тех конкретных местообитаниях, которые выбирает вид, тем больше их способность обитать в разных климатических условиях. Вид выбирает сочетание факторов, наиболее соответствующих его экологической валентности, путем смены местообитания, и таким образом преодолевает климатические рубежи.

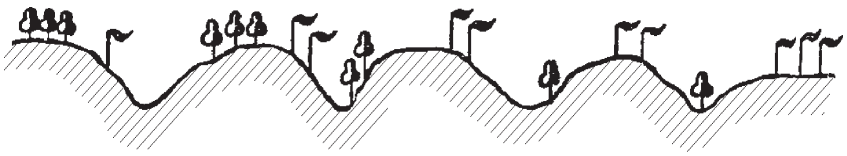


**Рисунок 4.41 — Схема правила предварения (по В. В. Алехину, 1951):**

*1 — северный вид, обитающий на плакоре, на юге переходящий на склоны северной экспозиции и в балки; 2 — южный вид, на севере встречающийся на наиболее прогреваемых склонах южной экспозиции*

Взаимосвязь температуры и влажности хорошо отражают климадиаграммы, составленные по *способу Вальтера-Госсена,* на которых в определенных масштабах сопоставлен годовой ход температуры воздуха с ходом выпадения осадков (рис. 4.42 ).

Климадиаграммы можно построить для отдельных лет, а расположив последовательно и непрерывно одна за другой, получить *климатограмму.* На климатограммах легко прослеживается экст-

ремально сухие или экстремально холодные годы, что является весьма полезным для определения пригодности комбинаций температуры и влажности в районах предполагаемой интродукции растений или промысловых диких животных.

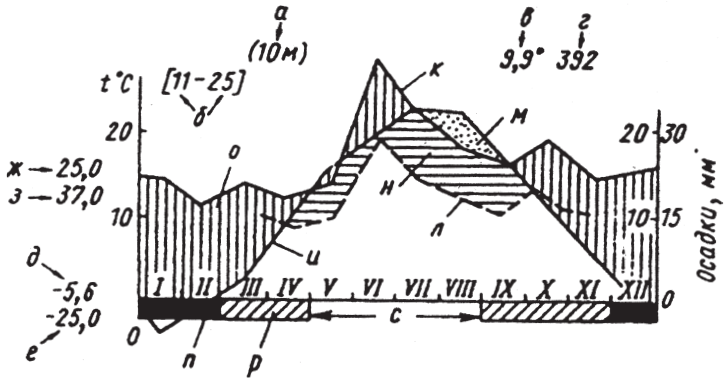



**Рисунок 4.42 — Климадиаграмма по Вальтеру-Госсену для Одессы (по Г. Вальтеру, 1968)**

*а — высота над уровнем моря, б — число лет наблюдений за температурой (первая цифра) и осадками (вторая цифра), в — средняя годовая температура, г — средняя годовая сумма осадков в мм, д — средний суточный минимум самого холодного месяца, е — абсолютный минимум, ж — средний суточный максимум самого теплого месяца, з — абсолютный максимум, и — кривая средних месячных температур, к — кривая средних месячных сумм осадков (соотношение 10°=20 мм), л — то же (соотношение 10°=30 мм), м — засушливый период, н — полузасушливый период, о — влажное время года, п — месяцы со средним суточным минимумом температуры ниже 0°С, р — месяцы с абсолютным минимумом температуры ниже 0°С, с — безморозный период. По оси абсцисс — месяцы.*

## 4.5. Атмосфера

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

Значение атмосферного воздуха для живых организмов огромно и разнообразно. Это источник кислорода для дыхания и углекис-

лоты для фотосинтеза. Он защищает живые организмы от вредных космических излучений, способствует сохранению тепла на Земле.

Атмосфера — важная часть экосферы, с которой она связана биогеохимическими циклами, включающими газообразные компоненты: круговоротами углерода, азота, кислорода и воды. Большое значение имеют и физические свойства атмосферы. Так, воздух оказывает лишь незначительное сопротивление движению и не может служить опорой для наземных организмов, что непосредственно сказалось на их строении. Вместе с тем некоторые группы животных стали использовать полет как способ передвижения. Особо следует отметить, что в атмосфере постоянно происходит циркуляция воздушных масс, энергию которой поставляет Солнце (рис. 4.43).

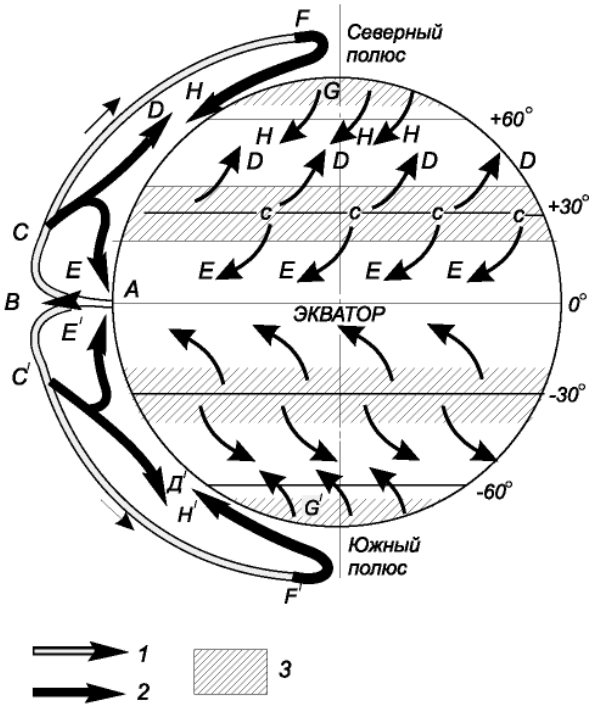



**Рисунок 4.43 — Упрощенная схема общей циркуляции воздушных масс атмосферы:**

*1 — теплый воздух; 2 — охлажденный воздух; 3 — зоны высокого давления; CE — пассаты; СД — доминирующие юго-западные ветры; GH — полярные северо-восточные ветры*

Результатом циркуляции является перераспределение водяных паров, так как атмосфера захватывает их в одном месте (где вода испаряется), переносит и отдает в другом месте (где выпадают осадки). Если же в атмосферу поступают газы, в том числе загрязняющие, такие, как двуокись серы в промышленных районах, то система атмосферной циркуляции перераспределит их и они выпадут в других местах, растворенные в дождевой воде (рис. 4.44).

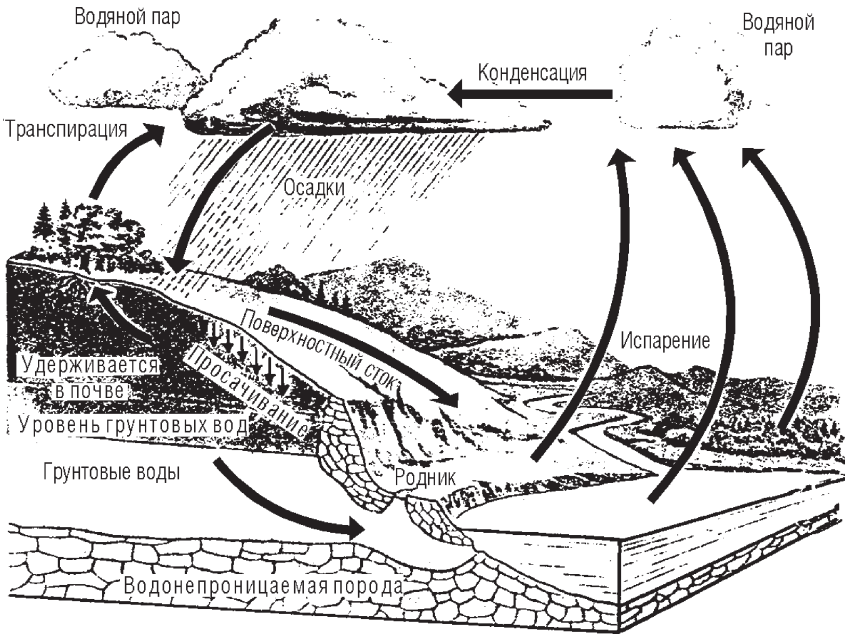



**Рисунок 4.44 — Гидрологический цикл и накопление воды (по Е. А. Криксунову и др., 1995)**

В атмосфере нередко образуются мощные атмосферные вихри (рис. 4.45), ураганы, смерчи (рис. 4.46).

Так, в сентябре 1996 года ураган обрушился на два селения Добринского района Липецкой области. Были вырваны с корнями плодовые деревья и дубы-великаны, повреждена телефонная связь, сорваны крыши домов селян и животноводческих помещений.

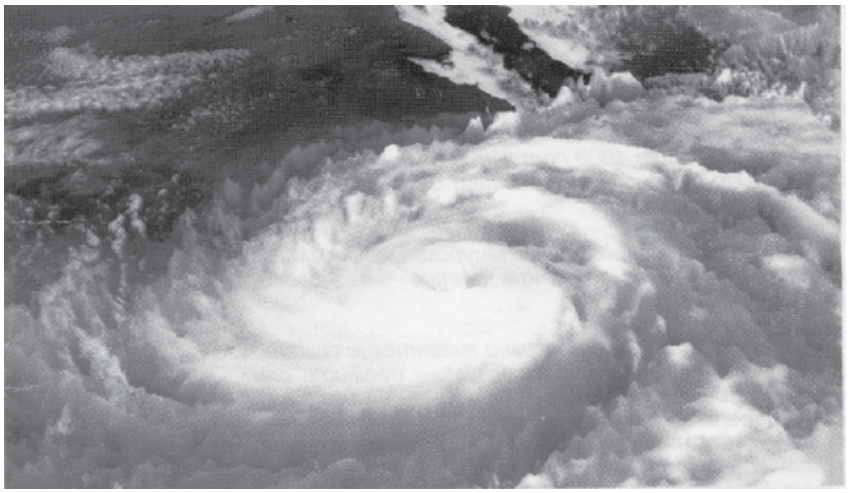


**Рисунок 4.45 — Мощный атмосферный вихрь у западных берегов Центральной Америки**

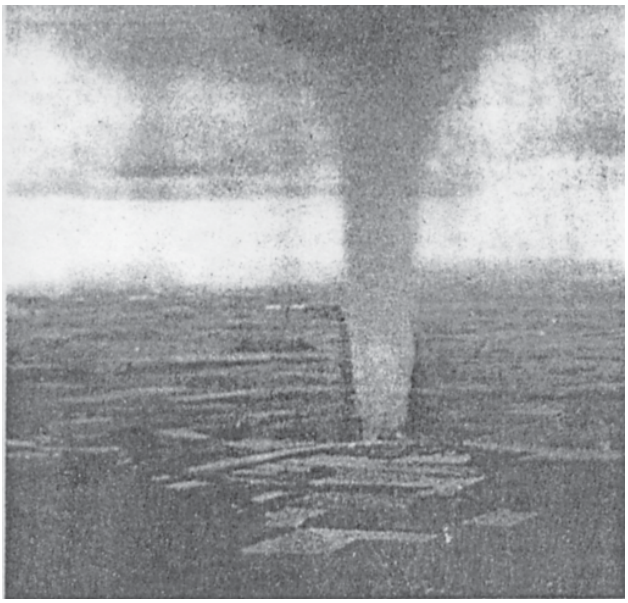


**Рисунок 4.46 — Смерч**

Простейшее объяснение образования смерча основывается на том, что в результате перемешивания встретившихся масс воздуха, кинетическая энергия их поступательного движения преобразуется в энергию вращения. Элементы системы, имеющие малые скорости, будут перемещаться к оси вращения всей обособившейся массы, а быстрые — к ее периферии. Создается газообразное тело вращения. Обычно смерч упирается в грозовую тучу. Частицы воды перемещаются к оси, обладая большой плотностью, опускаются вниз, образуя «хобот». Опускающийся «хобот» и поднимающаяся от земли воронка в какой-то момент соединяются. Смерч начинает активно всасывать и гнать вверх, например, воду и предметы. Энергия смерча диаметром 450 м, высотой 2 км, имеющего скорость вращения 300 км/ч, достаточна, чтобы поднять на высоту 1 км не менее 1300 тонн воды, т.е. всосать озеро 100 на 50 и глубиной 2,6 метра.

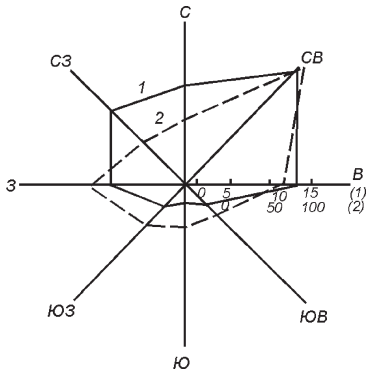



**Рисунок 4.47 — Деформирующее влияние господствующих ветров на радиальный прирост ствола лиственницы на Таймыре (по Н. В. Ловелиусу, 1973)**

*1 — величина годичного прироста ствола по румбам, 2 — повторяемость ветров (по направлению)*

Ветер, взаимодействуя с другими факторами окружающей среды, может оказывать влияние на развитие растительности, в первую очередь на деревья, растущие на открытых местах. Обычно это приводит к задержке их роста и искривлению с наветренной стороны (рис 4.47).

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

Еще одна особенность атмосферы — это ее давление, которое уменьшается с высотой. Эволюция живых организмов на нашей планете происходила при атмосферном давлении 760 мм рт.

ст. на уровне моря и оно считается «нормальным». С увеличением высоты, например, при восхождении людей в горы, от недостаточной насыщенности крови кислородом может наступить состояние *гипоксии* или *аноксии.* Возникает оно вследствие того, что с возрастанием высоты над уровнем моря парциальное давление кислорода, так же как и других газов, содержащихся в атмосферном воздухе, падает. На высоте 5450 м атмосферное давление в два раза меньше, чем на уровне моря. И хотя воздух содержит здесь столько же процентов кислорода, концентрация его на единицу объема вдвое меньше.

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

## 4.6. Топография

*Топография* (рельеф) относится к орографическим факторам и тесно связана с другими абиотическими факторами, хотя и не принадлежащими к таким прямодействующим экологическим факторам, как свет, тепло, вода и почва. Главным топографическим (орографическим) фактором является высота. С высотой снижаются средние температуры, увеличивается суточный перепад температур, возрастают количество осадков, скорость ветра и интенсивность радиации, понижаются атмосферное давление и концентрация газов. Так, повышение уровня местности на каждые 100 м сопровождается уменьшением температуры воздуха примерно на 0,6°С.

В зависимости от величины форм топографию или рельеф подразделяют на несколько порядков: *макрорельеф* (горы, межгорные впадины, низменности), *мезорельеф* (холмы, овраги, гряды, карстовые воронки, степные «блюдца» и др.) и *микрорельеф* (мелкие западинки, неровности, приствольные повышения и др.). Все это оказывает влияние на растения и животных. В результате обычным явлением стала вертикальная зональность (рис. 4.48).

Горные цепи могут служить климатическими барьерами. Влажный воздух охлаждается, поднимаясь над горами, что приводит к выпадению большого количества осадков на наветренных склонах (рис. 4.49).

Над подветренной стороне горного хребта образуется так называемая «дождевая тень», воздух здесь суше и выпадает меньше

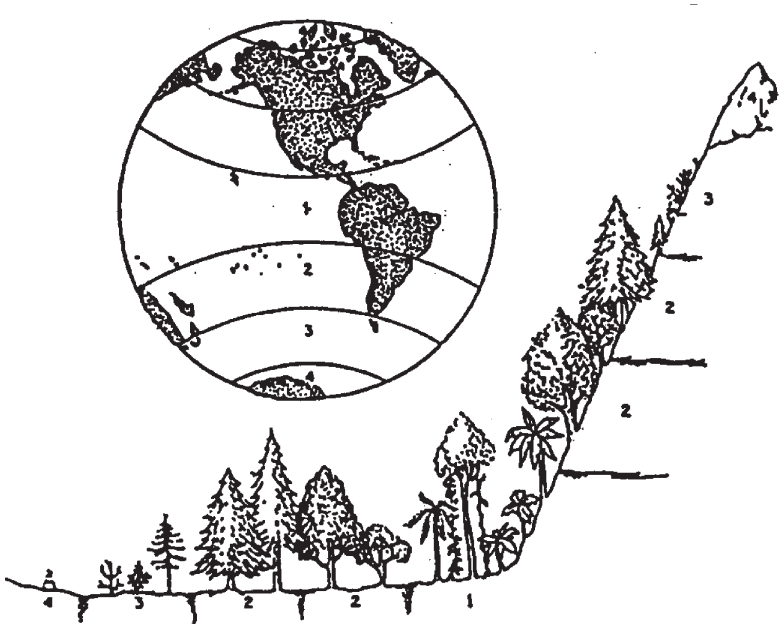



**Рисунок 4.48 — Схема, показывающая соответствие между последовательными вертикальными и горизонтальными растительными зонами**

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

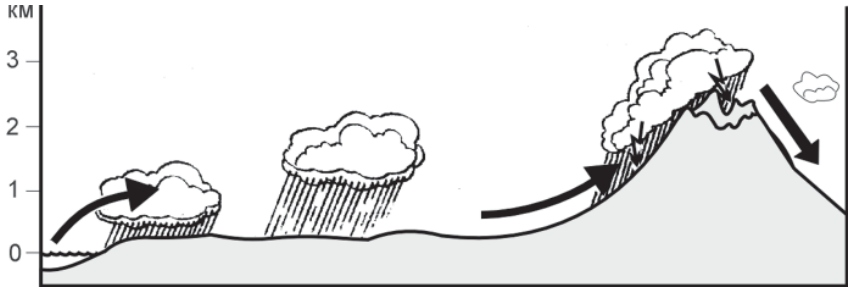



**Рисунок 4.49 — Влияние гор на количество выпадающих осадков**

осадков, создаются пустынные условия, так как воздух опускаясь нагревается и вбирает в себя влагу из почвы.

Это влияет на живые организмы. Для большинства позвоночных верхняя граница жизни около 6,0 км. Снижение давления с высотой влечет за собой уменьшение обеспеченности кислородом и обезвоживание животных за счет увеличения частоты дыхания. Несколько более выносливы членистоногие (ногохвостки, клещи, пауки), которые могут встречаться на ледниках, выше границы растительности. Для высокогорных растений характерен приземистый рост. Во всех высокогорных областях земного шара преобладают низкорослые стелющиеся кустарники и кустарнички (рис. 4.50), подушковидные и розеточные многолетние травы, дерновидные злаки и осоки, мхи и лишайники.

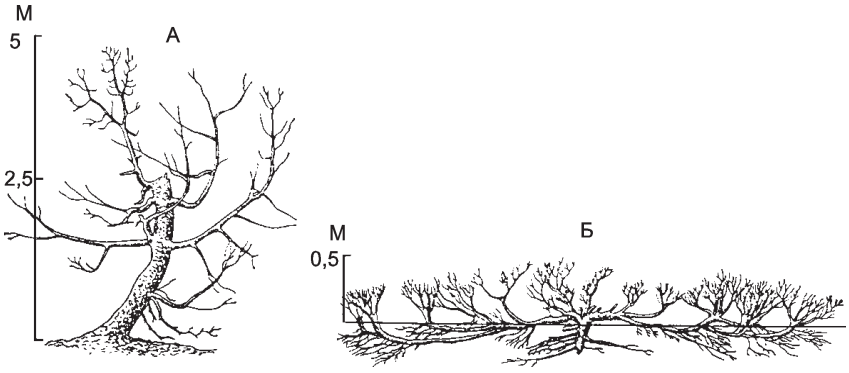



**Рисунок 4.50 — Можжевельник туркестанский — на склонах хребта Терекей-Алатау (по И. Г. Серебрякову, 1955)**

*А — древовидная форма (лугово-лесной пояс, 2900 м над уровнем моря); Б — стланик (субальпийский пояс, 3200 м над уровнем моря).*

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

Низкорослость высокогорных растений связывают с адаптацией к низким температурам и с формообразующим действием радиации, богатой коротковолновой частью спектра, тормозящей ростовые процессы. В анатомическом строении высокогорных

растений есть ряд черт, которые способствуют защите от избыточной радиации, связаны с характером водного режима и обмена веществ в высокогорьях: утолщение покровных тканей, придающих устойчивость к сильным ветрам и т. д. У растений, живущих на скалах, наблюдаются изменения в сторону ксероморфоза: уменьшаются размеры клеток и возрастает плотность тканей, увеличивается число устьиц на единицу поверхности листа, уменьшаются их размеры. У видов же, обитающих вблизи талых вод или других источников увлажнения, листья крупнее и ксероморфные черты выражены слабее.

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

Характерная черта физиологии и биохимии высокогорных растений — повышение интенсивности окислительно-восстановительных процессов, увеличение активности участвующих в них ферментов (каталазы, пероксидазы и др.), более низкие, чем у равнинных растений, температурные оптимумы их работы.

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

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

Наряду с высотой над уровнем моря большое значение для живых организмов имеют экспозиция и крутизна склонов. В Северном полушарии склоны гор, обращенные на юг, получают больше солнечного света, интенсивность света и температура здесь выше, чем на дне долины и на склонах северной экспозиции. В

южном же полушарии наблюдается обратная ситуация. Это оказывает поразительное влияние как на естественную растительность, так и на угодья, используемые человеком. Например, широкие расщелины между скалами над Дунаем в восточной Сербии, защищенные от ветров и испытывающие увлажняющее действие реки, способствовали сохранению многих редких, реликтовых и эндемических видов растений, среди них «медвежий орешник» — Corylus colurna, грецкий орех — Juglans regia, сирень (дикая форма) — Syringa vulgaris и др.

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

### 4.7. Физические факторы

К физическим факторам, окружающим живые организмы на Земле, относят, главным образом, *атмосферное электричество, огонь, шум, магнитное поле Земли, ионизирующие излучения.*

**Атмосферное электричество.** На планете Земля проходит ежегодно около 16 миллионов гроз. Атмосферное электричество действует на живые организмы посредством разрядов и ионизации воздуха. Например, известно губительное действие молний при попадании в крупные деревья, животных. Есть определенные закономерности в частоте повреждаемости молнией различных древесных пород. Это связывают как с формой кроны, так и с электропроводящими свойствами коры, например, с быстротой ее намокания. По частоте поражения молниями на первом месте стоят ель и сосна, затем береза, а осина повреждается значительно реже. Молнии вызывают механическое повреждение деревьев (расщепление стволов, трещины), выпадение крупных деревьев, тем самым оказывают влияние на структуру древостоя, зачастую являются причиной возникновения пожаров. Причиной около 21 % пожаров лесных угодий России являются молнии при грозах (рис. 4.51).

Нередко молнии попадают в антенны и мачты ретрансляторов, разрушая аппаратуру.

Роль атмосферных электрических разрядов состоит и в том, что под их воздействием из атмосферного азота и кислорода синтезируются оксиды азота, которые с дождевыми водами попада-

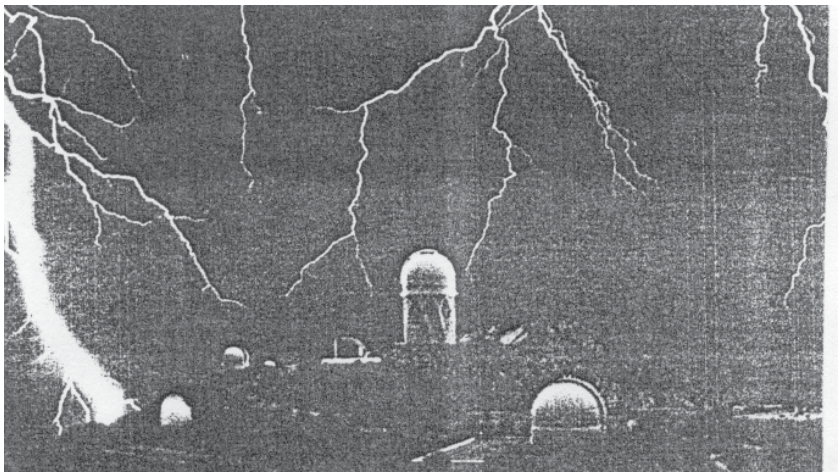


**Рисунок 4.51 — Роковой счет … молний**

ют в почву и накапливаются в ней (от 4 до 10 кг в год на 1 гектар) в форме селитры и азотной кислоты.

Действие ионизированного воздуха на человека, животных и растения еще недостаточно изучено. Вместе с тем достоверно установлена прямая зависимость между самочувствием человека и присутствием легких ионов в воздухе. Высказывается мнение, что ионизация воздуха служит материальной способности некоторых растений «предсказывать погоду» (снижение фотосинтеза и дыхания, закрывание устьиц и прекращение транспирации перед грозой задолго до падения атмосферного давления). Экспериментально доказано влияние слабого тока на корневые системы некоторых растений, например, у саженцев ели и сосны фитомасса увеличивается на 100-120%. Установлена возможность с помощью воздействия направленного электрического поля регулировать темпы перемещения веществ внутри дерева, а следовательно и темпы его роста.

Вероятность гроз в той или иной местности, регионе различна, например в Москве существует круглый год, но основное число гроз приходится на апрель-сентябрь. Число грозовых дней за сезон в Москве составляет в среднем 37 (рис. 4.52, 4.53).

**Огонь в жизни растений и животных —** довольно редкий, но весьма действенный фактор. Пожары, например, в лесах, как

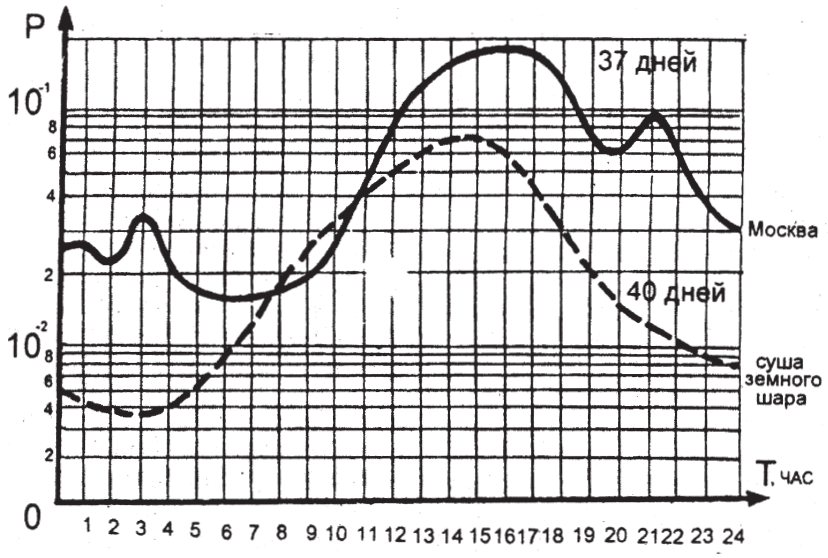



**Рисунок 4.52 — Вероятность грозы в Москве в течение суток для всего грозового сезона (37 дней). Пунктирная кривая —результаты, полученные в Институте дальней связи США для всей земной суши и грозового сезона в 40 дней**

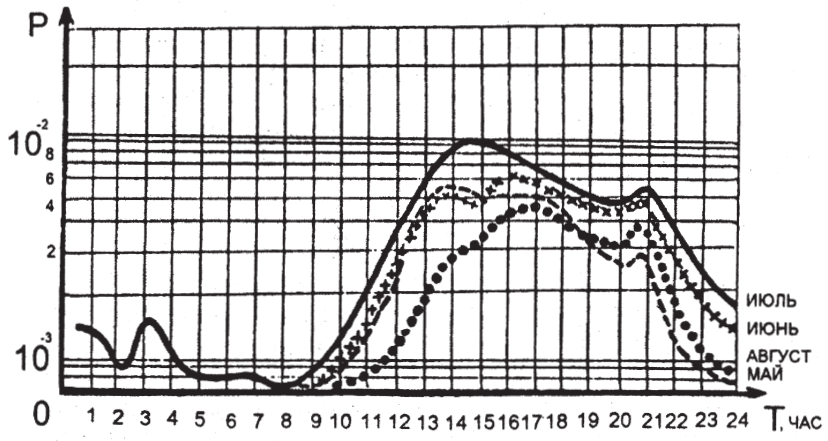



**Рисунок 4.53 — Вероятность грозы в Москве для каждого месяца грозового сезона**

уже было отмечено ранее, могут возникать как естественным путем от ударов молний, так и по вине человека в результате его деятельности. Поэтому огонь относят как к естественным экологическим, так и антропогенным факторам.

Серьезные последствия имеют не только верховые лесные пожары, охватывающие весь древостой, но и низовые, которые губят напочвенную растительность, подрост, нижние ветви деревьев, нередко корневую систему (рис. 4.54).

**Рисунок 4.54 — Низовой пожар в лесу**

Гибнут животные. Кроме повреждений непосредственно от огня пожары вызывают ухудшение состояния древостоя. Снижается прирост. Ослабленные деревья в большей степени заражаются грибами, такими, как древесная гниль, легко проникающими через «огневые раны», подвергаются нападению насекомых-вредителей.

Лесные пожары сильно изменяют условия обитания растений и животных. Во время пожара в хвойных лесах температура доходит до 800-900°С, в почве на глубине 3,5 см — до 95°С, на глубине 7 см — до 70°С. В сухих лесах практически полностью сгорает подстилка и почвенный гумус. Минеральные частицы верх-

него слоя почвы спекаются. Образуются комки или стекловидная корка, трудно проницаемые для воздуха, воды и корней. Почва сильно уплотняется. От сгорания органических кислот и освобождения оснований кислотность почвы резко уменьшается, в верхних горизонтах значение pH нередко доходит до сильнощелочного. От высокой температуры верхние слои почвы стерилизуются — гибнет почвенная микрофлора, а в более глубоких — изменяется ее состав, происходит обеднение наиболее важными для жизнедеятельности растений группами микроорганизмов. Так, в почвах хвойных лесов после пожаров преобладает деятельность микроорганизмов, вызывающих масляно-кислое брожение и денитрификацию.

После лесных пожаров происходит резкое изменение условий в растительных сообществах (осветление, изменение температурного и других факторов микроклимата), особенно когда произошло уничтожение древостоя. Это приводит к тому, что в дальнейшем гари заселяются видами живых организмов с различными адаптивными особенностями, помогающими перенести пожар и выжить на гарях. Так, у растений это глубокие подземные почки возобновления (рис. 4.55), способность семян долго сохранять-

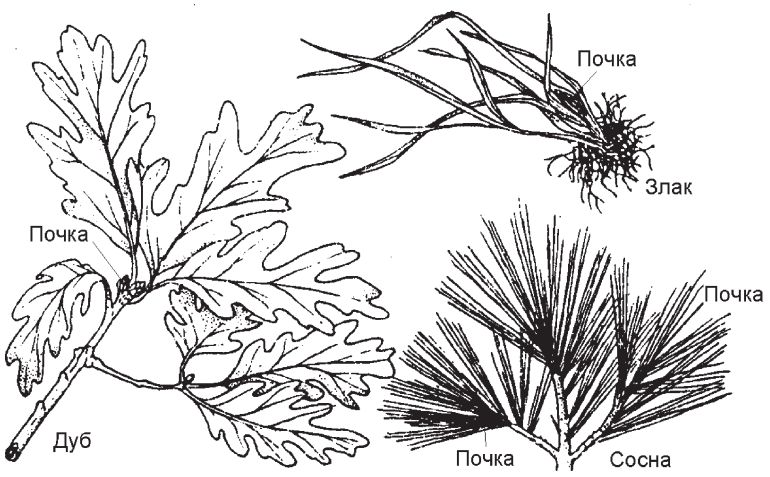



**Рисунок 4.55 — Зависимость защиты растения от огня от расположения почек ( по Б. Небелу, 1993)**

*Примечание: у сосны и злаков почки окружены листьями или хвоей и практически не страдают от огня; почки дуба развиваются открыто и легко повреждаются огнем.*

ся в почве и выдерживать высокую температуру, выносливость к заморозкам, сильной освещенности и т. д.

Возобновление растительности на гарях имеет свои особенности. На выжженных местах из спор, занесенных ветром, появляются мхи-пионеры, через 3-5 лет из мхов наиболее обилен «пожарный мох» — Funaria hygrometrica. Из высших растений быстро заселяет гари Иван-чай (Chamaenerion angustifolion). Постепенное заселение гарей происходит и древесной растительностью — ивой, березой, осиной и др. (рис. 4.56).

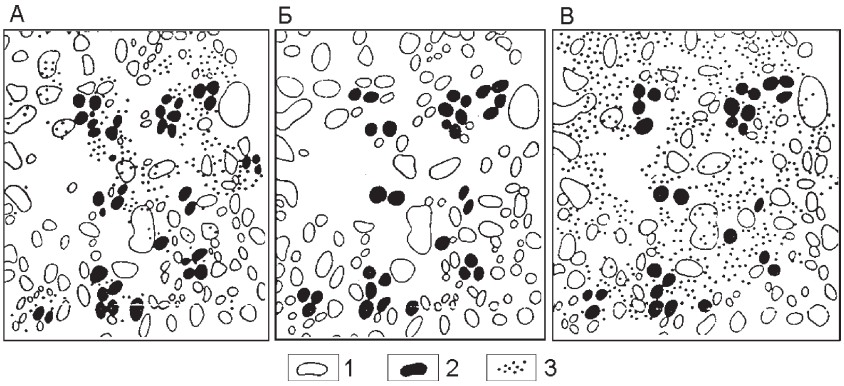



**Рисунок 4.56 — Влияние пожара на растительность древесных «колков» Зауральской лесостепи (по Д. Ф. Федюнину, 1953)**

*А — до пожара; Б — после пожара; В — через год после пожара; 1 — ива; 2 — береза, 3 — осина.*

Степные пожары («палы») могут быть более или менее регулярными, связанными с деятельностью человека, и играть существенную роль в жизни живых организмов, иногда и положительную для регулирования роста, возобновления, отбора видов и поддержания постоянного состава травостоя.

**Шум как естественный экологический фактор** для живых организмов несуществен, но может оказывать и значительное воздействие с усилением антропогенных воздействий (шум, возникающий при работе транспортных средств, оборудования промышленных и бытовых предприятий, вентиляционных и газотурбинных установок и др.).

Величину звуковых давлений измеряют и нормируют в децибелах. Весь диапазон слышимых человеком звуков укладывается в 150 дБ (рис. 4.57).

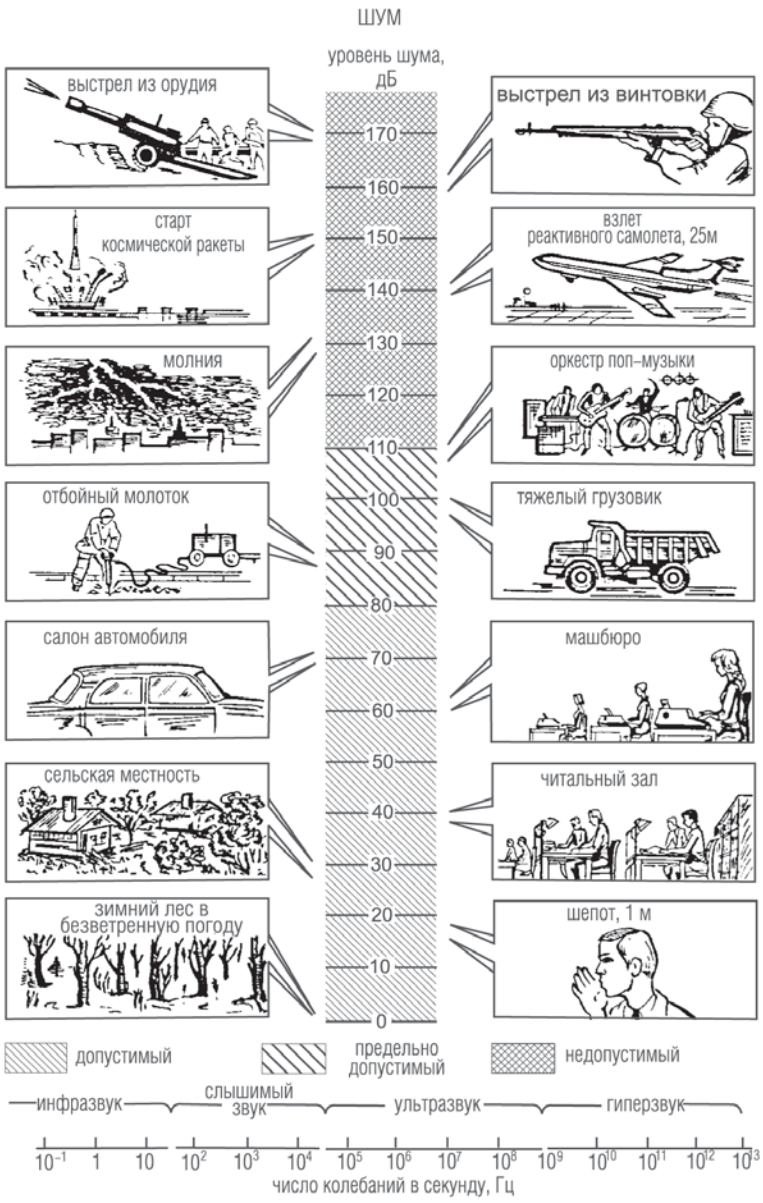



**Рисунок 4.57 — Шкала силы звука (в дБ), по Н. Ф. Реймерсу, 1990**

На нашей планете жизнь организмов проходит в мире звуков. Например, орган слуха человека приспособлен к некоторым постоянным или повторяющимся шумам (слуховая адаптация). Человек теряет работоспособность без привычных шумов. Сильный шум еще более отрицательно сказывается на здоровье человека. У людей, живущих и работающих в неблагоприятных акустических условиях, имеются признаки изменения функционального состояния центральной нервной и сердечно-сосудистой систем.

Если выстрелить над ухом из ружья, лопнет барабанная перепонка. Рев реактивного самолета — 140 децибелов воспринимается как боль. Десятиминутное наслаждение рок-музыкой в 100 децибелов снижает чувствительность уха настолько, что наступает так называемая частичная потеря слуха.

На Садовом кольце в Москве шум громкостью 90 децибелов стоит по 15-18 часов в сутки, то его длительное воздействие грозит жителям нарушением слуха и расстройством нервной системы.

Исследованиями доказано воздействие шума и на растительные организмы. Так, растения близ аэродромов, с которых непрерывно стартуют реактивные самолеты, испытывают угнетение роста и даже отмечается исчезновение отдельных видов. В целом ряде научных работ показано угнетающее действие шума (около 100 дБ с частотой звука от 31,5 до 90 тыс. Гц) на растения табака, где обнаруживали снижение интенсивности роста листьев, в первую очередь, у молодых растений. Привлекает внимание ученых и действие ритмических звуков на растения. Исследования по изучению действия музыки на растения (кукуруза, тыква, петуния, циния, календула), проведенные в 1969 г. американским музыкантом и певицей Д. Ретолэк, показали, что на музыку Баха и индийские музыкальные мелодии растения отзывались положительно. Их габитус, сухой вес биомассы были наибольшими по сравнению с растениями контрольной группы. И что самое удивительное, так это то, что их стебли прямо-таки тянулись к источнику этих звуков. В то же время на рок-музыку и непрерывные барабанные ритмы зеленые растения отвечали уменьшением размеров листьев и корней, снижением массы, и все они отклонялись от источника звука, как будто бы хотели уйти от губительного действия музыки (рис. 4.58).

Растения, подобно людям, реагируют на музыку как целостный живой организм. Их чувствительными «нервными» проводниками, по мнению ряда ученых, являются флоэмные пучки, ме-

**Рисунок 4.58 — Вид растений после действия разной музыки:**
*А — индийские мелодии (Р. Шанкар); Б — музыка И.-С. Баха; В — рок-музыка (опыты Д. Ретолэк, 1969).*

ристема и возбудимые клетки, расположенные в разных частях растения, связанные между собой биоэлектрическими процессами. Вероятно, этот факт — одна из причин сходства реакции на музыку у растений, животных и человека.

**Магнитное поле Земли.** Наша планета Земля обладает магнитными свойствами. Стрелка компаса всегда ориентируется по магнитному меридиану, указывая одним концом на север, другим — на юг. Магнитологи показали, что для создания наблюдаемого геомагнитного поля в центре Земли необходимо поместить гигантский цилиндрический магнит диаметром 200 и длиной 4000 километров. Ось земного магнита расположена под углом 11,5° к оси вращения Земли, поэтому магнитные полюса не совпадают с географическими. Со временем магнитные полюса меняют свое положение. Установлено, что северный магнитный полюс за сутки перемещается по поверхности Земли на 20,5 метров, или 7,5 километров в год, а Южный — на 30 метров (11 км в год). В главе 2.1 отмечено, что как у всякого магнита, магнитные силовые линии Земли выходят из одного полюса и через околоземное пространство замыкаются в другом полюсе. За счет этого явления

около Земли создается магнитосфера (рис. 2.5). Она задерживает потоки солнечных заряженных частиц, называемых плазмой или солнечным ветром, не пропуская их к поверхности планеты. Солнечный ветер огибает Землю и смещается на ночную сторону, вытягивая, в свою очередь и магнитные силовые линии в этом же направлении. Деформация магнитных силовых линий связана с тем, что потоки солнечной плазмы несут с собой как бы «вмороженное» магнитное поле, которое и взаимодействует с магнитосферой Земли. За последние 600 тысяч лет палеомагнитологи зафиксировали 12 эпох инверсии геомагнитного поля (табл. 4.12).

**Таблица 4.12 — Инверсия магнитного поля Земли за последние 600 тысяч лет (по Е. М. Филиппову, 1990)**

| Европейская шкала (по данным различных авторов), тыс. лет | Шкала Конг Юсуци (по данным анализа Керна с берега Желтого моря), тыс. лет | Название периода инверсии для европейской шкалы |
|---|---|---|
| — | 2,9-3,2 | — |
| — | 7-8 | — |
| 10-12 | 11-13 | Готтенборг |
| 20-24 | 19-31 | Лашами |
| 36-36 | 41-43 | Каргаполова |
| — | 50-60 | — |
| 106-112 | 110-130 | Блейк (х-зона) |
| 218-268 | 198-215 | Днепр-Чеган |
| 326-346 | 293-311 | у-зона |
| 378 | 400-420 | Уреки |
| 500 | 500 | — |
| 600 | — | — |

К этим эпохам приурочиваются геологические, климатические, биологические изменения на Земле. Спад геомагнитного поля до минимального значения происходит примерно за 2700 лет, а его восстановление 8700 лет, т. е. полный цикл составляет около 11400 лет. Г. Н. Матюшин (1982) считает, что инверсия, происшедшая 250 тысяч лет назад, привела к появлению неандертальца, обладающего зачатками речи.

Таким образом, жизнь на Земле существует в условиях естественного (земного) магнитного поля. Среднее его значение составляет около 0,5 эрстед (Э). Однако напряженность его не вез-

де одинакова. В Московской области естественное магнитное поле равняется 0,5 Э, в Антарктиде 0,68 Э. На Земле есть области сильных магнитных аномалий, например, в районах залежей магнетитовых и других руд, богатых железом, где напряженность магнитного поля зачастую превышает среднюю величину в 2-3 раза (район Курской магнитной аномалии — КМА).

Магнитное поле влияет на все живое. Для каждого вида существуют допустимые уровни безопасности, например для человека исследователи считают безопасным магнитное поле напряженностью 300-700 эрстед.

В последние годы значительно возрастает количество электромагнитной энергии, рассеиваемой в атмосферу электростанциями, радио- и телетрансляционными станциями, линиями электропередач. В начале XXI столетия, по прогнозам, оно составит 0,01% солнечной радиации, а следовательно явится существенным экологическим фактором. С этой точки зрения представляют интерес экспериментальные исследования, в которых выявляется чувствительность к действию магнитного поля. Например, в 1960 г. была обнаружена способность растений реагировать на направление магнитных силовых линий поля Земли. Семена растений, ориентированные зародышевой частью к южному магнитному полюсу, прорастали более энергично, проростки росли быстрее, чем в случае противоположной или поперечной ориентации. Восприимчивость растений к магнитным воздействиям иллюстрируется рядом других факторов: изгибание корешков и проростков высших растений, спорангиев низших грибов по направлению магнитных силовых линий, получившего название «магнитотропизма». Отмечено влияние магнитного поля на преобладание особей мужского или женского пола у некоторых двудомных видов, стимулирующее действие на рост культурных растений, подавление инфекции грибного и бактериального характера, например у пшеницы и ячменя.

Обследование свекловичных полей Белгородской области (зона КМА) показало отставание роста ботвы и корней сахарной свеклы в районе с аномальным магнитным полем. На целом ряде экспериментальных исследований получено, что искусственные магнитные поля большой напряженности вызывают у растений различные нарушения.

Возможность восприятия позвоночными животными магнитного поля обсуждается в научной литературе с середины XIX сто-

летия. Впервые данный вопрос на научной основе был поставлен в 1855 г. русским ученым А.Т. Миддендорфом, предположившим возможность ориентации птиц по геомагнитному полю. Позднее аналогичное предположение было высказано и в отношение рыб, а с открытием электрорецепторов проблема восприятия магнитного поля рыбами получила новый толчок к развитию. Оказалось, что ампулы Лоренции скатов очень чувствительны к изменению магнитного поля, вертикально пронизывающего тело (рис. 4.59).

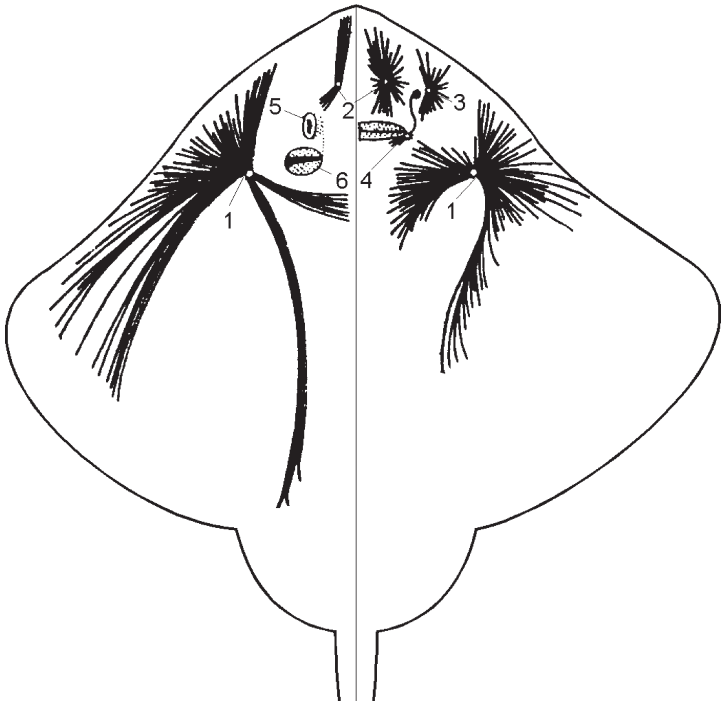



**Рисунок 4.59 — Расположение ампул Лоренции на теле ската:**
*слева — со стороны спины; справа — на брюшной стороне; 1-4 — различные группы ампул; 5 — глаз; 6 — брызгальце*

Исследования магнитной чувствительности электрорецепторов представляет большой интерес не только потому, что на их примере впервые показана возможность восприятия магнитного поля земли позвоночными животными, но и в плане бионического моделирования.

Используя принципы работы электрорецепторов, можно построить различные датчики, например скорости движения относительно окружающей среды и дна, наличие металлических предметов в воде и т. д.

**Ионизирующие излучения.** Живые организмы нашей планеты постоянно испытывают на себе воздействие ионизирующего излучения. Это необходимый компонент обитания в биосфере. *Излучение с очень высокой энергией, которое способно выбивать электроны из атомов и присоединять их к другим атомам с образованием пар положительных и отрицательных ионов, называется ионизирующим излучением.* Такой способностью не обладают свет и большая часть солнечного излучения.

Изотопы элементов, которые испускают радиоактивное излучение, называются *радиоактивными изотопами или радионуклидами.*

Из трех видов ионизирующего излучения, которые имеют важное экологическое значение, два представляют собой корпускулярное излучение (альфа-, бета- частицы), а третье — электромагнитное (гамма-излучение и близкое ему рентгеновское излучение). Корпускулярное излучение состоит из потока атомных или субатомных частиц, передающих свою энергию всему, с чем они сталкиваются.

*Альфа-излучение* — это ядра атомов гелия, имеющие по сравнению с другими частицами огромные размеры. Длина пробега их в воздухе равняется нескольким сантиметрам, их останавливает листок бумаги или верхний роговой слой кожи человека. При остановке же они вызывают сильную локальную ионизацию.

*Бета-излучение* — это быстрые электроны. Они гораздо меньше и длина их пробега в воздухе равна нескольким метрам, а в ткани — нескольким сантиметрам. Свою энергию они отдают на протяжении более длинного следа.

*Ионизирующее электромагнитное излучение* сходно со световым, отличаясь более короткой длиной волны, проходит в воздухе большие расстояния и легко проникает в вещество, высвобождая свою энергию на протяжении длинного следа, так называемая рассеянная ионизация.

*Гамма-излучение* легко проникает в живые ткани, может пройти сквозь организм, не оказав никакого воздействия, или не может вызвать ионизацию на большом отрезке своего пути. Действие гамма-излучения зависит от размера источника и энергии, от расстояния между организмами и источником излучения, так как интенсивность излучения экспоненциально падает с увеличением рас-

стояния. Свойства альфа-, бета- и гамма-излучения схематически показаны на рис. 4.60.

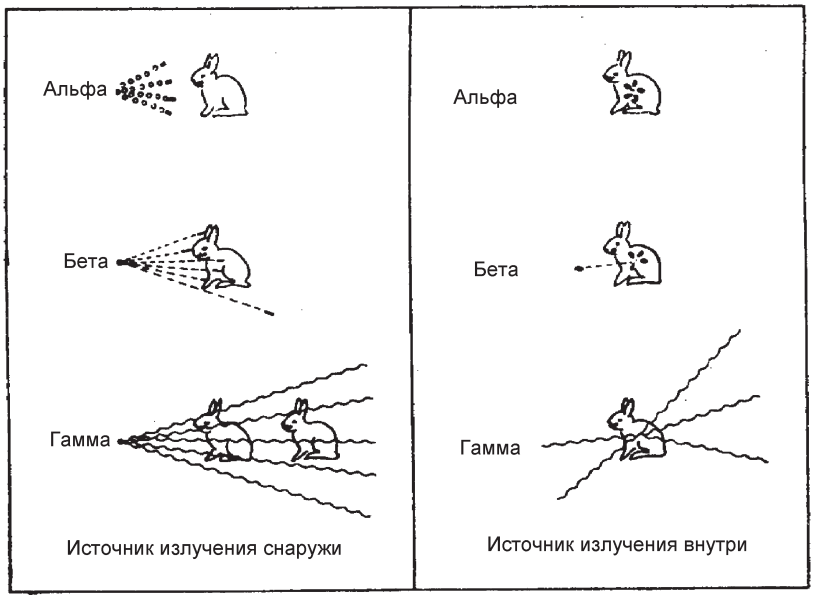



**Рисунок 4.60 — Три типа ионизирующего излучения (по Ю. Одуму, 1986)**

*Примечание. Показана относительная проникающая способность и специфический ионизирующий эффект.*

Следовательно, в последовательности альфа-, бета- и гамма-излучения проницаемость возрастает, а плотность ионизации и локальное повреждение уменьшаются. Радиоактивные вещества, испускающие альфа- и бета-излучение, нередко называют «внутренними излучателями», как обладающие наибольшим эффектом, будучи поглощены, заглочены или оказались каким-то образом вблизи или внутри живой ткани. К «внешним излучателям» относят радиоактивные вещества, испускающие преимущественно гамма-излучение. Это проникающее излучение, оказывающее действие, когда его источник находится вне организма.

Другие типы излучения также представляют определенный интерес. Так, *нейтроны* — это крупные незаряженные частицы, сами по себе не вызывающие ионизацию, но, выбивая атомы из

стабильных состояний, создают наведенную радиоактивность в нерадиоактивных материалах или тканях, сквозь которую они проходят. При одинаковом количестве поглощенной энергии «быстрые нейтроны» вызывают поражения в 10, а «медленные» — в 5 раз больше, чем гамма-излучение. Нейтронное излучение обнаруживается вблизи атомных реакторов и в местах ядерных взрывов, но оно играет основную роль при образовании радиоактивных веществ, которые в дальнейшем широко распространяются в природе.

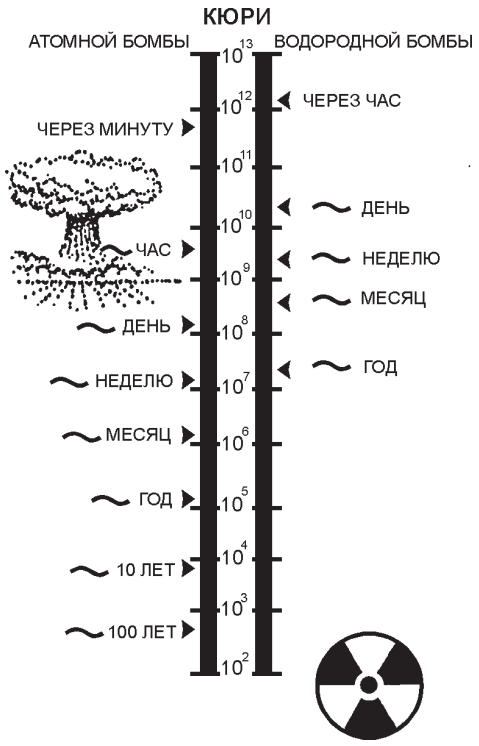



**Рисунок 4.61 — Излучение в эпицентре взрыва атомной и водородной бомбы**

*Рентгеновское излучение* представляет собой электромагнитное излучение, очень близкое гамма-излучению. Оно обусловлено выбиванием электронов из внешних электронных оболочек, не испускается радиоактивными веществами, рассеянными в окружающей среде.

*Естественное* ионизирующее излучение складывается из трех составляющих: космическая радиация (протоны, альфа-частицы, гамма-лучи), излучение радиоактивных веществ, присутствующих в горных породах, почве, и излучение радиоактивных веществ, попадающих в организм с воздухом, пищей и водой.

Ионизирующее излучение в окружающей среде значительно повысилось в результате использования человеком атомной энергии (атомное оружие, атомные электростанции), рис. 4.61.

Так, при испытании атомного оружия в атмосферу вносятся радионуклиды, которые в дальнейшем выпадают повсюду в виде радиоактивных осадков. Около 10% энергии ядерного оружия представляют собой остаточную радиацию (Ю. Одум, 1986).

Атомные электростанции: получение топлива для их работы, транспортировка и захоронение радиоактивных отходов и наконец аварии — опаснейший источник загрязнения природной среды. Например, в результате аварии 26 апреля 1986 года на Чернобыльской АЭС данные изотопного анализа первых проб воздуха, воды и почвы, отобранных 26 апреля — 1 мая, показали, что около 30% от общей активности приходилось на долю йода-131. Кроме йода-131 в пробах были обнаружены изотопы бария и лантана-140, цезия-137 и -134, рутения-103, циркония-95, теллура-132, церия-141 и нептуния-239, а в зоне отселения, в ближайшей зоне от объекта аварии — изотопы стронция-90 и плутония-239, -240.

**М. Склодовская-Кюри**

Характеризуя степень заражения местности, уровни радиации, дозы облучения, применяют термин *радиоактивность*, предложенный в 1898 году Марией Склодовской-Кюри (1867-1934). *Радиоактивность* можно измерить в различных единицах — в беккерелях, кюри, рентгенах, резерфордах, греях, зивертах и т. д., а *мощность излучения* — в этих же единицах, отнесенных к единице времени (секунде, часу, суткам, неделе, месяцу, году). Основной единицей радиоактивности служит кюри (КИ). 1 Кюри — активность такого количества радиоактивного вещества, в котором происходит $3{,}7 \cdot 10^{10}$ распадов атомов в секунду, т. е. происходит $2{,}2 \cdot 10^{12}$ распадов в минуту (расп. · мин.$^{-1}$). С биологической точки зрения 1 КИ — активность довольно высокая. В связи с этим на практике широкое применение находят более мелкие единицы: *милликюри* (мКИ)=$10^{-3КИ}$; *микрокюри* (мкКИ)=$10^{-6КИ}$; *нанокюри* (нКИ)=$10^{-9КИ}$; пикокюри (пКИ)=$10^{-12КИ}$. Активность, выраженная в кюри, показывает интенсивность альфа-, бета- или гамма-излучения. Однако это ни-

чего не говорит о действии, которое эти излучения оказывают на организмы, попавшие «под обстрел».

*1 рентген* — доза рентгеновских (или гамма) лучей, при которой в 1 $см^3$ воздуха образуется $2{,}08 \cdot 10^9$ пар ионов (или в 1 г воздуха — $1{,}61 \cdot 10^{12}$ пар ионов). На практике удобны дозы в 1000 раз меньше единицы — миллирентген (мР) или миллиард (мрад) для измерения тех уровней излучения, которые часто регистрируются в окружающей среде.

Доза излучения, полученная в единицу времени, называется *мощностью дозы*. Например, если организм получает 10 мР в час, то суммарная доза за 24 часа составляет 240 мР или 0,240 Р.

Космическое и ионизирующее излучение, испускаемое природными радиоактивными веществами, содержащимися в воде и почве, образуют так называемое *фоновое излучение*, к которому адаптирована ныне существующая биота. Ряд ученых считает, что поток генов в биоте поддерживается из-за наличия этого фонового излучения. В разных частях биосферы естественный фон различается в три-четыре раза. Наибольшая его интенсивность наблюдается на больших высотах в горах, образованных гранитными породами, а наименьшая — около поверхности моря и в его поверхностных слоях. Интенсивность космического излучения повышается с увеличением высоты местности над уровнем моря, а гранитные скалы содержат больше встречающихся в природе радионуклидов, чем осадочные породы. Суммарная доза, создаваемая естественным излучением, довольно сильно варьируется в различных районах Земли.

Помимо естественного радиоактивного фона, есть еще понятие *техногенно-усиленного радиационного фона* т. е. усиленного в результате деятельности человека. Из чего он складывается? Естественный фон дает примерно одну треть так называемой популяционной дозы общего фона или средней дозы ионизирующего излучения, которая приходится на каждого жителя. Еще треть человек получает при медицинских диагностических процедурах: рентгеновских снимках, флюорографии, просвечиваниях и т. д. (рис. 4.62).

Остальную ее часть дает пребывание человека в современных зданиях. В кирпиче и бетоне присутствуют, хотя и в малых количествах, такие радиоактивные элементы, как уран, торий, радий и другие. Вклад в техногенно усиленный фон вносят и выбросы из

**Рисунок 4.62 — Дозы облучения**

современных тепловых станций, котелен, работающих на угле, так как уголь также содержит рассеянные радиоактивные элементы. При полетах на самолетах человек также получает небольшую дозу ионизирующего излучения. На высоте 12000 метров, где проходят трассы современных самолетов, естественный фон усиливается в 1,5-2 раза. В целом по стране техногенный фон колеблется от 200 до 400 мР/год.

Любое изменение в облучаемом объекте, вызванное ионизирующим излучением, называется *радиационно-индуцированным эффектом.*

Ионизирующее облучение оказывает на высокоразвитые и сложные организмы более губительное или повреждающее действие (рис. 4.63). Человек отличается особой чувствительностью. У высших растений чувствительность к ионизирующему излучению, по данным экспериментов, прямо пропорциональна размеру клеточного ядра (точнее — объему хромосом или содержанию ДНК).

У высших животных не обнаружено прямой зависимости между чувствительностью и строением клеток. Для них более важное значение имеет чувствительность отдельных систем органов. Например, млекопитающие чувствительны к низким дозам вследствие легкой повреждаемости облучением быстро делящейся ткани костного мозга. Низкие уровни хронически действующего ионизирующего излучения могут вызывать в костях и других чув-

**Рисунок 4.63 — Чувствительность организмов к ионизирующему излучению: погибает 50% облученных в течение 30 дней**

ствительных тканях опухолевый рост даже через несколько или много лет после облучения.

В 50-70-х годах XX столетия широко проводилось изучение влияния гамма-излучения, как правило, кобальта-60 и цезия-137 с активностью 10000 Ки и выше на сообщества и экосистемы. Вблизи от этих мощных источников не выживало ни одно высшее растение или животное. Замедление роста растений и уменьшение видового разнообразия животных отмечалось и при поглощаемой дозе равной 2-5 рад в сутки. Радионуклиды, попадая в окружающую среду, рассеиваются, разбавляются и могут различными способами накапливаться в живых организмах при движении по пищевой цепи. Эти явления называют «биологическим накоплением». Радиоактивные вещества обладают способностью накапливаться в воде, почве, осадках или в воздухе, если скорость их поступления превышает скорость естественного радиоактивного распада. И зачастую небольшое, казалось бы, безобидное количество радиоактивных веществ может стать в дальнейшем смертельно опасным.

## Задания к практическим занятиям

**Задание 4.1.** Изучить важнейшие процессы, протекающие у растений и животных с участием света.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды, аудио- видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, опорной схемой (рис. 4.64), студенты изучают важнейшие процессы, протекающие у растений и животных с участием света.

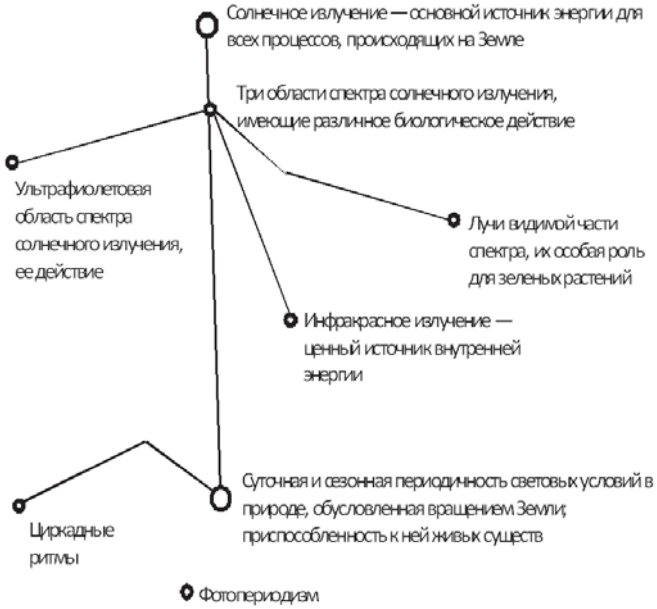



**Рисунок 4.64 — Опорная схема важнейших процессов, протекающих у растений и животных с участием света (по Т.А. Козловой, Т.С. Суховой, В.И. Сивоглазову, 1996).**

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 4.2.** Изучить влияние освещенности на первоначальный рост зерновых культур.

*Материалы и оборудование:* 1. растильни или горшочки; 2. почва; 3. семена пшеницы (ячменя); 4. камера для затемнения; 5. совок; 6. линейки; 7. цветные карандаши; 8. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Набивают растильни или горшочки почвой и сеют по 20 зерен пшеницы (ячменя), хорошенько поливают посев и ставят одну растильню (горшочек) в лаборатории при температуре 20-22°С на *свет*, другую в камеру с *затемнением*. Через две недели сравнивают всходы в растильнях (горшочках). Растения пшеницы (ячменя), выросшие на свету, имеют листья нормальных размеров и зеленой окраски. Растения, выросшие в затемнении или темноте, сильно вытянуты в высоту, с узкими листьями, желтой окраски, так как в них слабо синтезировались или не синтезировались хлорофиллы «а» и «б». У сельскохозяйственных культур (пшеница, ячмень) хлорофиллы «а» и «б» не образуются в листьях при отсутствии света, а каротин и ксантофилл могут образовываться в небольших количествах. Растения без хлорофилла «а» и «б» называются *этиолированными*.

Результаты опыта отражают в рабочей тетради. Растения зарисовывают.

**Задание 4.3.** Изучить необходимость хлорофилла и света для синтеза крахмала в листе растения (по Ю.И. Кириллову, 1995).

*Материалы и оборудование:* 1. пестролистная пеларгония, пеларгония зональная; 2. темный шкаф; 3. электролампа на 500 Вт; 4. этиловый спирт; 5. раствор йода в йодистом калии; 6. корковая пробка; 7. штатив с кольцом; 8. вазелин; 9. электроплитка; 10. две колбочки на 100 мл; 11. фарфоровая чашечка; 12. ножницы; 13. скальпель; 14. стеклянная палочка; 15. иголка; 16. водяная баня; 17. цветные карандаши; 18. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Берут пеларгонии пестролистную и зональную, простоявшие двое суток в темном шкафу для обескрахмаливания их листьев. Из темноты их выставляют на свет лишь перед самым опытом. Пестролистную пеларгонию ставят вблизи (на 40 см) 500-ваттной лампы. На зональной пеларгонии выбирают два листа (не поврежденных и одного яруса); на один лист накладывают с двух сторон корковые диски-пластинки (они срезаются с небольшой корковой пробкой) и закрепляют их на листе, прокалывая центр дисков тонкой энтомологической булавкой.

Большая часть этого листа остается доступной свету. Так, подготовленную пеларгонию зональную подставляют к электролампе на расстоянии около 40 см. На сильном свету держат растения 2 ч. Через 2 ч срезают каждый из опытных листьев и опускают на

5 мин. в кипящую воду (убивают), а затем в колбочку с этиловым спиртом, где лист обесцвечивается. Для ускорения работы можно срезанные листья прямо опускать в кипящий этиловый спирт (на водяной бане) до полного их обесцвечивания. Затем из этилового спирта убитые и обесцвеченные листья переносят в раствор йода в йодистом калии. Через 20—30 мин. вынимают листья из раствора йода, расправляют их и внимательно рассматривают пластинку каждого листа.

У пестролистной пеларгонии в тех местах пластинки листа, где не было хлорофилла, лист после йода остается бесцветным (кремовым), а на зеленых участках лист посинеет (побуреет) от йода. Такая реакция бывших зеленых участков листа пестролистной пеларгонии на йод говорит о том, что где был в листе хлорофилл, там образовался на свету первичный крахмал, посиневший от йода.

На листьях пеларгонии зональной наблюдается следующее: в тех местах, куда из-за корковых дисков свет не попадал, фотосинтеза не было, первичного крахмала не образовалось, и эти участки от йода не окрасились, а вся остальная часть пластинки листа, освещавшаяся, накопила первичный крахмал и посинела от йода.

Результаты отражают в рабочей тетради. Растения зарисовывают.

**Задание 4.4.** Изучить строение теневых и световых листьев одного растения (по Н.М. Черновой, 1986).

*Материалы и оборудование:* 1. живые или фиксированные в спирте листья сирени (липы, вяза и др.), собранные с наружной части кроны и внутри ее; 2. гербарные образцы этих же листьев; 3. флороглюцин; 4. судан III; 5. лезвия; 6. микроскопы; 7. предметные стекла; 8. покровные стекла; 9. дистиллированная вода; 10. пинцеты; 11. линейки; 12. цветные карандаши; 13. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Сравнить внешний вид теневых и световых листьев, обратить внимание на степень развития жилок, толщину и окраску листа. Сделать поперечные срезы теневых и световых листьев. Обработать флороглюцином и суданом III. Рассмотреть под микроскопом, отмечая относительную толщину листовой пластинки, степень развития эпидермы и кутикулы, механической, палисадной и губчатой ткани, степень развития межклетников. Дополнительно приготовить препараты эпидермы, с нижней стороны листа подсчитать чис-

ло устьиц в поле зрения микроскопа. В рабочей тетради составить и заполнить таблицу 4.13.

**Таблица 4.13 — Анатомические особенности теневых и световых листьев одного растения**

| Детали строения листьев | Расположение листьев на растении | |
|---|---|---|
| | на свету | в тени |
| Поперечный срез: | | |
| толщина листа | | |
| развитие механической ткани | | |
| толщина эпидермиса | | |
| палисадная ткань | | |
| губчатая паренхима | | |
| Эпидерма: | | |
| форма клеток эпидермиса | | |
| число устьиц в поле зрения | | |

Поперечный срез светового (1) и теневого (2) листа растения зарисовать (рис. 4.65).

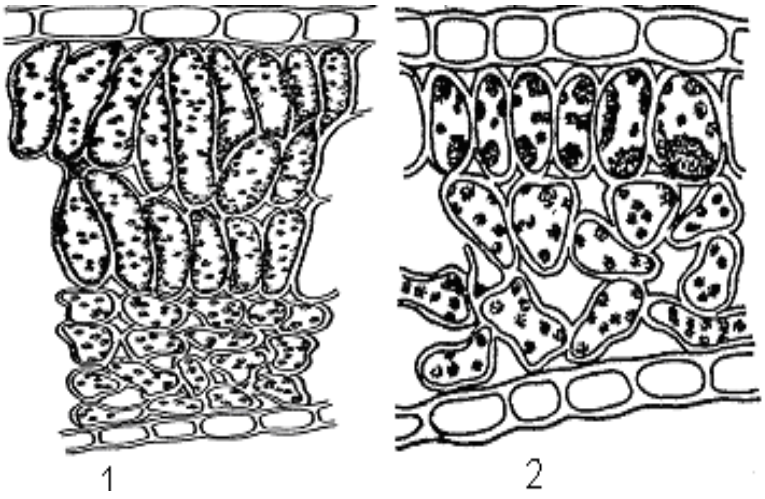



**Рисунок 4.65 — Поперечный срез светового (1) и теневого (2) листа сирени (по И.С. Михайловской, 1977).**

**Задание 4.5.** Изучить фототропизм и локализацию восприятия фототропического раздражения (по Ю.И. Кириллову, 1995).

*Материалы и оборудование:* 1. молодые проростки пшеницы (ячменя) с целыми колеоптилями; 2. станиоль; 3. спички; 4. фототропическая камера; 5. линейки; 6. цветные карандаши; 7. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Для опыта заблаговременно выращивают в темноте ячмень и пшеницу. Когда ростки достигнут высоты 1-1,5 см и колеоптиль еще целый, на верхушку колеоптиля пяти растений надевают маленькие светонепроницаемые станиолевые колпачки. Колпачок готовят так: кусок станиолевой бумаги размером 1х1 см обвертывают вокруг спички, а верхушку скручивают. Надетый на верхушку колеоптиля колпачок осторожно обжимают для более плотного прилегания к растению. Остальные растения с целыми же колеоптилями остаются без колпачков, они являются контрольными. В таком виде горшок с ростками ставят в фототропическую камеру, представляющую собой светонепроницаемый ящик с плотной крышкой. В одной боковой стенке ящика имеется на высоте колеоптилей растений в горшке отверстия для световых лучей. Фототропическую камеру ставят в теплое место для хорошего роста растений, с хорошим освещением отверстия камеры.

Через 24 часа проводят наблюдения за ростом растений. Убеждаются в том, что те растения, на которых были надеты светонепроницаемые колпачки, растут вертикально, так как колеоптиль (его верхушка) не получил бокового освещения, а все контрольные растения без станиолевых колпачков, получив раздражение от бокового света из отверстия камеры, изгибаются в сторону света.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 4.6.** Изучить роль температуры, как важнейшего условия жизнедеятельности организмов.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды, аудио- видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, опорной схемой (рис. 4.66), студенты изучают роль температуры, как важнейшего условия жизнедеятельности организмов.

Результаты отражают в рабочей тетради.

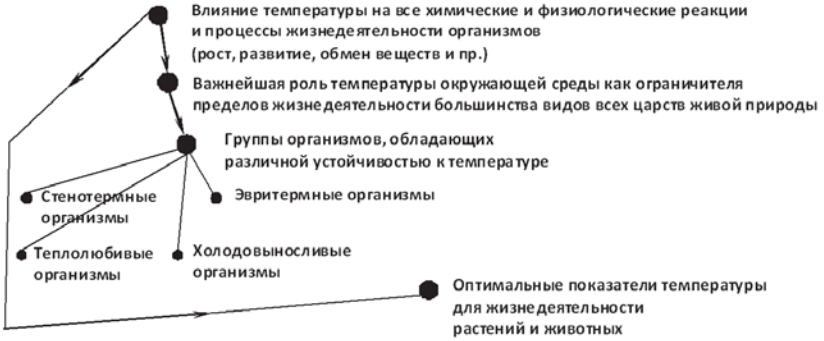



**Рисунок 4.66 — Опорная схема роли температуры, как важнейшего условия жизнедеятельности организмов (по Т.А. Козловой, Т.С. Суховой, В.И. Сивоглазову, 1996).**

**Задание 4.7.** Изучить влияние низких температур на коагуляцию белков у растений (по А.И. Федоровой, А.Н. Никольской, 2001).

*Материалы и оборудование:* 1. центрифуга; 2. центрифужные пробирки; 3. термометр; 4. ступки с пестиками; 5. смесь: снег-соль (3:1); 6. сахароза; 7. дистиллированная вода; 8. листья различных растений; 9. линейки; 10. цветные карандаши; 11. рабочая тетрадь.

*Приготовление охладительной смеси*

К трем частям снега или битого льда добавить одну часть поваренной соли, тщательно перемешать лопаточкой (температура должна быть -20°С). Изолировать смесь в ведерке плотной бумагой. Лед предварительно наморозить в морозилке и сложить в 2-3-литровый широкогорлый термос.

Для охлаждения можно пользоваться и сухим льдом, однако его нельзя хранить в замкнутом пространстве (термосе), т. к. при освобождении газа может быть взрыв.

*Выполнение задания.* а) Взвесить 2-3 г молодых листьев акации белой или катальпы (неморозостойкие породы), тополя черного (морозостойкая порода) или листья комнатных растений, растереть в ступке с 4 мл воды, добавив 6 мл при смывании, отде-

лить обрывки тканей центрифугированием и разлить зеленый раствор хлорофилл-протеида в пробирки. Следует отметить, что у комнатных растений зимой белок образуется плохо, поэтому надо увеличивать навеску до 3-5 г.

Заморозить растворы во всех пробирках в смеси снег-соль или лед-соль, рассматривая их через каждые 5 мин; отметить разницу в замерзании растворов от разных растений. Растопить образовавшийся лед и подвергнуть растворы центрифугированию. Отметить разницу в величине осадка, представляющего коагулированный хлорофилл-белковый комплекс.

Опыт показывает разное время замерзания растворов и разную степень коагуляции белков у различных растений при замораживании.

б) Подготовить растертый образец, как указано выше, и до замораживания добавить в пробирку сахарозу до полного ее растворения при встряхивании и перемешивании. Заморозить растворы хлорофилл-белкового комплекса с сахарозой и без нее, проследить коагуляцию белка и защитное действие сахарозы.

Использовать следующую градацию:

1. Начало замерзания (гомогенная масса с кристаллами льда) – «+».

2. Частичное замерзание (множественные кристаллы льда, но не сплошной слой) – «++».

3. Полное замерзание (появление сплошного слоя льда: при перевертывании пробирки вода не выливается) – «+++».

Результаты отражают в рабочей тетради в виде таблицы 4.14.

**Таблица 4.14 — Влияние низких температур на коагуляцию белков у растений**

| Вариант | Время в мин | | | | | | Величина осадка, мм |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 5 | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | |

**Задание 4.8.** Построить график изменения численности личинок колорадского жука в зависимости от температуры среды (по Ю.А. Усольцеву, 2004).

*Материалы и оборудование:* 1. таблица с циклом развития колорадского жука; 2. живые особи или коллекция колорадского

жука; 3. таблица численности колорадского жука в зависимости от температуры среды; 4. линейки; 5. цветные карандаши; 6. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Для построения в рабочей тетради графика изменения численности личинок колорадского жука в зависимости от температуры среды следует использовать данные таблицы 4.15.

**Таблица 4.15 – Численность личинок колорадского жука в зависимости от температуры среды**

| Фиксированный температурный режим, °С | Численность личинок, шт. |
|---|---|
| 5 | 0 |
| 10 | 5 |
| 15 | 20 |
| 20 | 53 |
| 25 | 72 |
| 30 | 63 |
| 35 | 40 |
| 40 | 22 |
| 45 | 3 |
| 50 | 0 |

В рабочей тетради составляют график, на котором указывают зоны толерантности, длительного существования вида и нормальной жизнедеятельности, диапазоны температур выделенных зон. Предложить два-три показателя, которыми можно было бы оценивать степень жизнедеятельности (замена численности личинок).

**Задание 4.9.** Определить устойчивость тканей растений к обезвоживанию (по Ю.И. Кириллову, 1995).

*Материалы и оборудование:* 1. аналитические весы и разновесы; 2. стеклянные бюксы; 3. растения в фазе развитых листьев — пшеница мягкая, пшеница твердая, кукуруза, кормовые бобы, горох; 4. эксикатор; 5. серная кислота; 6. сушильный шкаф; 7. молярный раствор сахарозы; 8. 0,0001%-ный раствор нейтрального красного; 9. бритва; 10. пинцет; 11. препаровальная игла; 12. микроскоп; 13. предметные и покровные стекла; 14. стеклянная палочка; 15. салфетка; 16. солонка; 17. линейки; 18. цветные карандаши; 19. рабочая тетрадь.

Одним из слагаемых засухоустойчивости растений является способность их тканей переносить без особого вреда вре-

менное обезвоживание. Одноименные ткани и органы различных растений по-разному реагируют на значительное обезвоживание.

*Выполнение задания.* Срезают по пять листьев одного и того же яруса у разных растений. Из середины каждого листа вырезают полоску 3 см длиной и кладут на сетку эксикатора, заряженного серной кислотой. Листья бобовых укладывают в эксикатор целыми. В эксикаторе листья выдерживают 1,5 часа, а изъяв из эксикатора, сразу же отрезают, например, левую половину листа вдоль срединной жилки, укладывают в стеклянный бюкс, закрывают крышкой и взвешивают на аналитических весах с точностью до четвертого знака после запятой. Затем бюксы открывают и ставят в сушильный шкаф на 5 час при 100-105°С. После остывания в эксикаторе бюксы снова взвешивают с той же точностью. Затем бюкс освобождают от сухих листьев и взвешивают пустым. Далее вычисляют содержание воды в листе (процент от абсолютно сухой массы) в момент окончания его сушки в эксикаторе. Если вес до сушки равнялся А г, то после сушки он равен Б г, бюкс весит В г. Отсюда вес воды в листе равен А – Б, а абсолютно сухая масса в навеске равна Б – В, значит, обводненность тканей в процентах равна

$$\frac{(А - Б)х100}{(Б - В)}$$

В рабочей тетради данные исследования отражают в таблице 4.16.

**Задание 4.10.** Изучить отношение семян разной влажности к отрицательным температурам (по Ю.И. Кириллову, 1995)

**Таблица 4.16 — Устойчивость тканей растений к обезвоживанию**

| Растение | № бюкса | Вес бюкса | Вес листа, г | | | Вода | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | до сушки | после сушки | сухой | г | % |

*Материалы и оборудование:* 1. семена пшеницы, ячменя, проса, кукурузы, вики или гороха; 2. марлевые мешочки емкостью на 100 г семян; 3, чашки Петри; 4. бюксы для определения влажности семян; 5. сушильный шкаф; 6. термостат; 7. весы и разновесы; 8. линейки; 9. цветные карандаши; 10. рабочая тетрадь.

*Общие положения.* Повреждение семян морозом проявляется в снижении их всхожести, при том, чем выше влажность семян, тем значительнее снижаются энергия прорастания и всхожесть.

*Выполнение задания.* Сначала по двум навескам в 5-10 г определяют начальную влажность семян каждой культуры (А%). Затем от образца каждой культуры отвешивают по две навески по 50-100 г (Б г) и рассчитывают количество воды (Д г) необходимое для доведения каждой пары навесок до заданной влажности (В %), например, до 14%-, 16%- и 18%-ной, по формуле Д = Х—Б, где Х-искомый вес навески, г.

Увлажненные семена помещают в марлевые мешочки и держат на морозе. Через 15-30 дней их вносят в лабораторию для определения энергии прорастания и всхожести в чашках Петри при 3-кратной повторности. Одновременно определяют энергию прорастания и всхожесть семян исходных образцов. Средние данные из трех повторностей по каждой культуре записывают в рабочей тетради в таблицу 4.17.

**Таблица 4.17 — Отношение семян разной влажности к отрицательным температурам**

| Влажность семян, % | Энергия прорастания, % | Всхожесть, % |
|---|---|---|
| Исходная | | |
| 14 | | |
| 16 | | |
| 18 | | |

**Задание 4.11.** Изучить влияние света, температуры и влажности почвы на рост растений (по Ю.И. Кириллову, 1995)

*Материалы и оборудование:* 1. наклюнувшиеся семена пшеницы, ячменя, гороха; 2. четыре цветочных горшка; 3. почва; 4.

темный шкаф; 5. мензурка; 6. совок; 7, линейка; 8. сушильный шкаф; 9. бумажные пакеты; 10. технические весы и разновесы; 11. пинцет; 12. линейки; 13. цветные карандаши; 14. рабочая тетрадь.

*Общие положения.* Температура, свет и влага оказывают, огромное влияние на рост растений. Для большинства культурных растений умеренного пояса оптимальной температурой для роста является 25-27°С. Наилучшей для ростовых процессов считается влажность почвы около 65% от капиллярной влагоемкости. Свет оказывает на рост прямое и косвенное действие. Косвенное влияние света на рост через продукты фотосинтеза всегда положительно, оно усиливает рост.

Сине-фиолетовая часть спектра при прямом воздействии замедляет скорость роста. При недостатке света или в темноте стебель сильно вытягивается, а растения оказываются этиолированными.

*Выполнение задания.* В четыре цветочных горшка известного объема насыпают по 400 г воздушко-сухой почвы с влажностью, например, 17% (от воздушно-сухой навески). Капиллярная влагоемкость почвы 50%. (Влажность почвы и влагоемкость, определенные заранее, сообщаются студентам). По этим данным в 400 г воздушно-сухой почвы содержится 68 г воды и 332 г абсолютно сухой почвы. При оптимальном увлажнении (65% от капиллярной влагоемкости) необходимо влить в почву всего 107,9 г воды, однако в ней уже содержалось, при заполнении сосудов, 68 г воды, следовательно, остается долить в каждый горшок по 39,9 г. Во всех горшках, кроме одного, доводят влажность до оптимальной, а в одном — лишь до 40% от капиллярной влагоемкости почвы, т. е. доливать воды не придется. После такой подготовки производят посев. Отбирают одинаковые семена с одинаковыми проростками и высевают по 10 семян в каждый горшок. Один горшок с оптимальным увлажнением почвы и горшок с недостаточным увлажнением оставляют в лаборатории при 20-25°С и хорошем освещении, второй горшок ставят в темный шкаф также при 20-25°С, третий — в прохладное светлое помещение или между двойными рамами при температуре около 5°С. В течение 14 суток поддерживают заданные влажность почвы, световой и температурный режим. В конце опыта измеряют высоту расте-

ний, описывают вид листьев – форму и цвет, срезают надземную массу и определяют вес сырой, а после сушки — сухой массы. Результаты опыта записывают в таблицу 4.18.

**Таблица 4.18 —Влияние света, температуры и влажности почвы на рост растений**

| Вариант опыта | № горшка | Высота | | Вес массы | | | | Описание листьев |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | сырой | | сухой | | |
| | | см | % | г | % | г | % | |
| Оптимум влаги, свет, 20-25°С | 1 | | | | | | | |
| Засуха, свет, 20-25°С | 2 | | | | | | | |
| Оптимум влаги, температура 20-25°С | 3 | | | | | | | |
| Оптимум влаги, свет, около 5°С | 4 | | | | | | | |

Растение _____ Начало опыта _____ Конец опыта _____

**Задание 4.12.** Составить климадиаграмму по Вальтеру-Госсену для области, края (города, поселка).

*Материалы и оборудование:* 1. данные по области, краю (городу, поселку) за 5 лет по температуре и осадкам в разрезе декад и месяцев; 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* В рабочей тетради построить *климадиаграмму* по Вальтеру-Госсену (рис. 4.42) для области, края (города, поселка), используя данные областной (краевой) гидрометобсерватории за последние 5 лет по температуре и осадкам по декадам и месяцам. Климадиаграммы построив для отдельных лет, а дальше расположив их последовательно и непрерывно одна за другой, получают *климатограмму***.** При выполнении задания следует отметить годы благоприятные для возделывания сельскохозяйственных культур, засушливые, холодные и дождливые.

Определение индекса *аридности* (засушливости) проводят по Мартонну, используя формулу:

$$i = \frac{P}{T + 10},$$

где, P – годовое количество осадков в мм;
T – среднегодовая температура в градусах по Цельсию.

При определении индекса аридности только для одного месяца пользуются формулой:

$$i = \frac{12p}{t + 10},$$

где, p – количество осадков за данный месяц;
t – средняя температура за месяц.

Чем ниже индекс, тем суше климат.
Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 4.13.** Изучить уровни шума в окружающей среде (по Е.А. Голубкиной, М.А. Шаминой, 2004).

*Материалы и оборудование:* 1. прибор для измерения интенсивности шума в децибелах; 2. шкала интенсивности шума (рис. 4.57); 3. рабочая тетрадь; 4. линейки; 5. цветные карандаши; 6. объекты для определения уровней шума (учебное помещение, лекционная аудитория, сквер, автомагистраль, автомастерская, дискотека и др.).

*Выполнение задания.* Студенты выбирают места для измерения уровней шума внутри учебного корпуса (фойе, лекционная аудитория) и вне учебного заведения (сквер, автомагистраль, автомастерская, дискотека и др.). Выбранные пункты заносятся в таблицу. В выбранных пунктах измеряют интенсивность шума в децибелах (дБ). Проводят сравнение уровней зарегистрированного шума со шкалой интенсивности шума (рис. 4.57). Дают оценку интенсивности воздействия шума на человека и окружающую природную среду. В рабочей тетради результаты исследований отражают в таблице 4.19.

По завершению выполнения задания в выводах следует отразить: 1. интенсивность шума в учебных и вне учебных помещениях, его влияние на человека и окружающую среду; 2. дать рекомендации по снижению интенсивности шума.

**Таблица 4.19 — Уровни шума в окружающей среде**

| № | Характеристика обследуемой территории | Уровень шума, дБ | Предельно допустимый уровень шума, дБ | Доля от предельно допустимого уровня шума |
|---|---|---|---|---|
| Среднее для улицы M%SD | | | | |
| Среднее для помещения M% SD | | | | |

*Примечание.*
*M — среднее арифметическое полученных значений;*
*SD — стандартные отклонения от значения определяются по формуле:*
$SD = \sum\Delta / n,$
где $\sum\Delta$ — абсолютные значения отклонений индивидуальных значений от среднего;
n — число исследований (измерений).

**Задание 4.14.** Изучить влияние физических воздействий на энергию прорастания и всхожесть семян зерновых культур.

*Материалы и оборудование:* 1. семена пшеницы или ячменя; 2. постоянный магнит с магнитной индукцией 0,1 Тл; 3. прибор УВЧ-66; 4. ультрафиолетовая лампа ДРТ-400; 5. гелий-неоновый лазер ЛГ-75; 6. растильни; 7. деревянные стаканы высотой 6 см; 8. стеклянные воронки; 9. фильтровальная бумага; 10. вода; 11. термостат; 12. линейки; 13. цветные карандаши; 14. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Семена пшеницы или ячменя для обработки в *магнитном поле* помещаются между полюсами постоянного магнита с магнитной индукцией 0,1 Тл. Время воздействия 1-3 минуты.

При обработке в *электромагнитном поле* семена в деревянном стакане высотой 5 см помещаются между пластинчатыми электродами прибора УВЧ-66 на 1-3 минуты.

Для обработки семян *ультрафиолетовыми лучами* лампу ДРТ-400 устанавливают над горизонтальной поверхностью на высоте 50 см. Облучаемые семена тонким слоем насыпают на горизонтальную поверхность и после этого включается лампа. Доза об-

лучения колеблется в зависимости от времени облучения, обычно 1-3 минуты.

Для обработки семян *лучами лазера* луч гелий-неонового лазера ЛГ-75 используется в неразвернутом виде, мощность его составляет 0,2 Вт/см$^2$. Обрабатываемые семена высыпаются из воронки, пересекают луч, количество пропусков семян фиксируются в виде дозы воздействия на посевной материал, 1-3 минуты.

Обработанные семена пшеницы (ячменя) в магнитном поле, электромагнитном поле, ультрафиолетовых лучах, лучах лазера и семена без обработки (контроль) по 100 штук распределяют в растильни на фильтровальную бумагу, смоченную водой и помещают в термостат с температурой 22$^o$С. Повторность в опыте 4-6-кратная. В период опыта следят за влажностью фильтровальной бумаги, смачивая ее водой.

Через 3 суток определяют энергию прорастания и 7 суток – всхожесть, путем подсчета проросших и не проросших семян и переводя данные в проценты.

Результаты отражают в рабочей тетради в виде таблицы 4.20.

**Таблица 4.20 — Влияние физических воздействий на энергию прорастания и всхожесть семян пшеницы (ячменя)**

| Вариант опыта | Энергия прорастания семян, % | Всхожесть семян, % |
|---|---|---|
| Контроль (без обработки) | | |
| Магнитное поле | | |
| Электромагнитное поле | | |
| Ультрафиолетовые лучи | | |
| Лучи лазера | | |

В выводах отражают наиболее эффективные виды физического воздействия на энергию прорастания и всхожесть семян пшеницы или ячменя.

**Задание 4.15.** Изучить принципы проведения радиометрической экспертизы объектов внешней среды.

*Материалы и оборудование:* 1. комбинированный прибор для измерения ионизирующих излучений РКСБ-104 «Радиан»; 2. руководство по эксплуатации комбинированного прибора для измерения ионизирующих излучений РКСБ-104 «Радиан», 2004 г.; 3. калькулятор; 4. линейки; 5. цветные карандаши; 6. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Студенты знакомятся с общими положениями и руководством по эксплуатации комбинированного прибора для измерения ионизирующих излучений РКСБ-104 «Радиан», определяют места для проведения радиометрической экспертизы внутри учебного корпуса (фойе, лекционная аудитория, учебная лаборатория) и вне учебного заведения (сквер, под водосточной трубой, желобом здания и др.). В каждой выбранной точке проводят измерения мощности экспозиционной дозы гамма-излучения.

Дозиметр размещают на высоте 1 метра от поверхности пола (грунта) экраном вниз, через 25-30 секунд снимают показания на цифровом табло в микрозивертах в час (мкЗв/ч).

*Пример: Показания на цифровом табло дозиметра 0,14 означает что, мощность эквивалентной дозы составляет 0,14 мкЗв/ч.*

В каждой точке проводят пять измерений. Показания дозиметра записывают в рабочей тетради в таблицу 4.21.

**Таблица 4.21 — Радиометрическая экспертиза объектов внешней среды**

| Место проведения измерений | Доза, мкЗв/ч | | | | | Среднее | Суммарная полученная доза за год, мкЗв/год |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | |

Вычисляют среднее значение показаний, записывают его в соответствующую графу. Рассчитывают суммарную полученную дозу.

При оценке опасности облучения по показаниям дозиметра необходимо помнить, что последствия облучения определяются не мощностью дозы, а суммарной полученной дозой, т.е. мощностью дозы умноженной на время, в течение которого облучается организм.

*Например, если мощность дозы составляет 0,11 мкЗв/ч, то облучение в течение года (8800 ч) создаст дозу 1000 мкЗв или 1 миллизиверт (мЗв).*

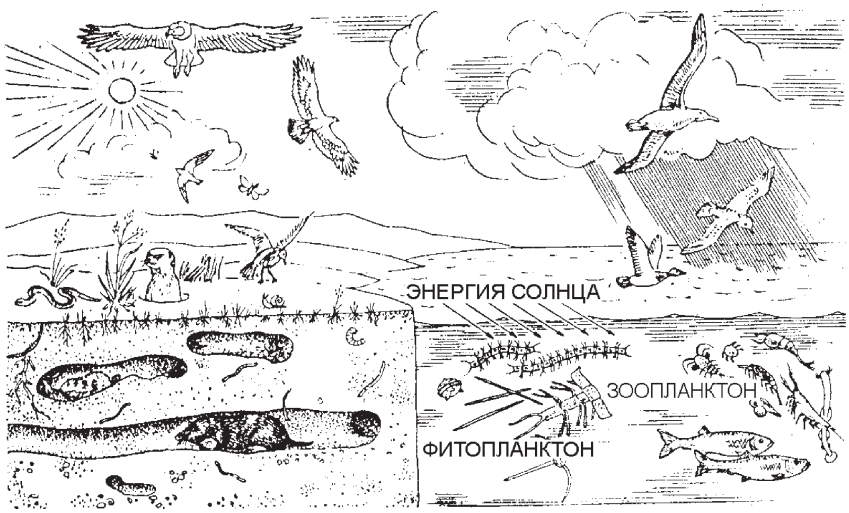
На основе полученных результатов, делают выводы об уровне радиационного фона обследуемой территории и разрабатывают мероприятия, при помощи которых его влияние можно снизить.

### Контрольные вопросы

1. Что вкладывается в понятие «солнечная постоянная»?
2. Каковы важнейшие процессы, протекающие у растений и животных с участием света?
3. По отношению к температуре, как экологическому фактору, на какие группы подразделяются организмы?
4. Дайте объяснение правил *Тинеммана, Бергмана, Алена, Глогера*. Их значение в экологии.
5. Какова роль воды в жизни организмов?
6. Назовите экологические группы наземных организмов по отношению к водному режиму.
7. Какое значение имеет атмосферный воздух для живых организмов?
8. Назовите причины образования мощных атмосферных вихрей, ураганов и смерчей.
9. Что является главным *топографическим* (орографическим) фактором?
10. В чем особенности роста и развития высокогорных растений?
11. Каково воздействие атмосферного электричества на живые организмы?
12. Отметьте роль огня в жизни растений и животных.
13. Каково влияние магнитного поля Земли на живые организмы?
14. Что такое *ионизирующее излучение*?
15. В чем отличие радиоактивного загрязнения от других видов загрязнения биосферы?
16. Каковы основные источники радиационного загрязнения?
17. Назовите примеры, подтверждающие чувствительность организмов к ионизирующим излучениям в зависимости от их видовой принадлежности.

# ОСНОВНЫЕ СРЕДЫ ЖИЗНИ

На нашей планете живые организмы в ходе длительного исторического развития освоили четыре среды жизни, которые распределились соответственно минеральным оболочкам (гидросфера, литосфера, атмосфера).




**Основные среды жизни**

Водная среда была первой, в которой возникла и распространилась жизнь. В дальнейшем в ходе исторического развития организмы начали заселять наземно-воздушную среду. Появились наземные растения и животные, которые бурно эволюционируя, адаптировались к новым условиям жизни. Функционирование живого вещества на суше привело к постепенному преобразованию поверхностного слоя литосферы в почву, по выражению В.И. Вернадского (1978), в своеобразное биокосное тело планеты. Почву заселили как водные, так и наземные организмы, создав специфический комплекс ее обитателей.

Четвертой средой жизни стали сами живые организмы, каждый из которых является целым миром для населяющих его паразитов и симбионтов.

# 5. ВОДНАЯ СРЕДА ЖИЗНИ

## 5.1. Общая характеристика

Гидросфера как водная среда жизни занимает около 71% площади и 1/800 часть объема земного шара. Основное количество воды (более 94%) сосредоточено в морях и океанах (рис. 5.1).

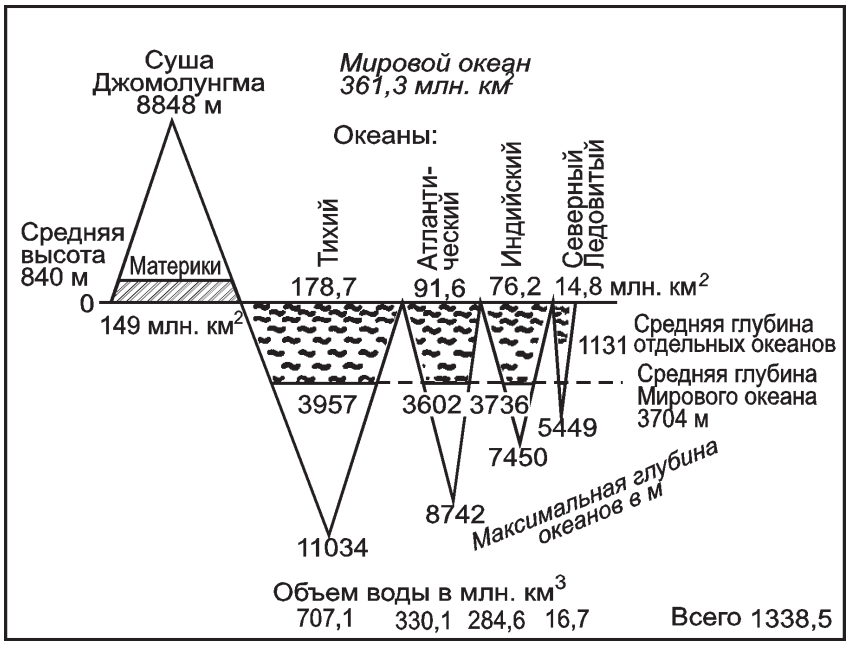



**Рисунок 5.1 — Мировой океан в сравнении с сушей (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

В пресных водах рек, озер количество воды не превышает 0,016% общего объема пресной воды.

В океане с входящими в него морями прежде всего различают две экологические области: толщу воды — *пелагиаль* и дно — *бенталь.* В зависимости от глубины бенталь делится на *сублиторальную зону* — область плавного понижения суши до глубины 200 м, *батиальную* — область крутого склона и *абиссальную зону* — океанического ложа со средней глубиной 3-6 км. Более глубо-

кие области бентали, соответствующие впадинам океанического ложа (6-10 км), называют *ультраабиссалью.* Кромка берега, заливаемая во время приливов, называется *литоралью.* Часть берега выше уровня приливов, увлажняемая брызгами прибоя, получила название *супралиторали.*

Открытые воды Мирового океана также делятся на зоны по вертикали соответственно зонам бентали: *эпипелигиаль, батипелигиаль, абиссопелигиаль* (рис. 5.2).

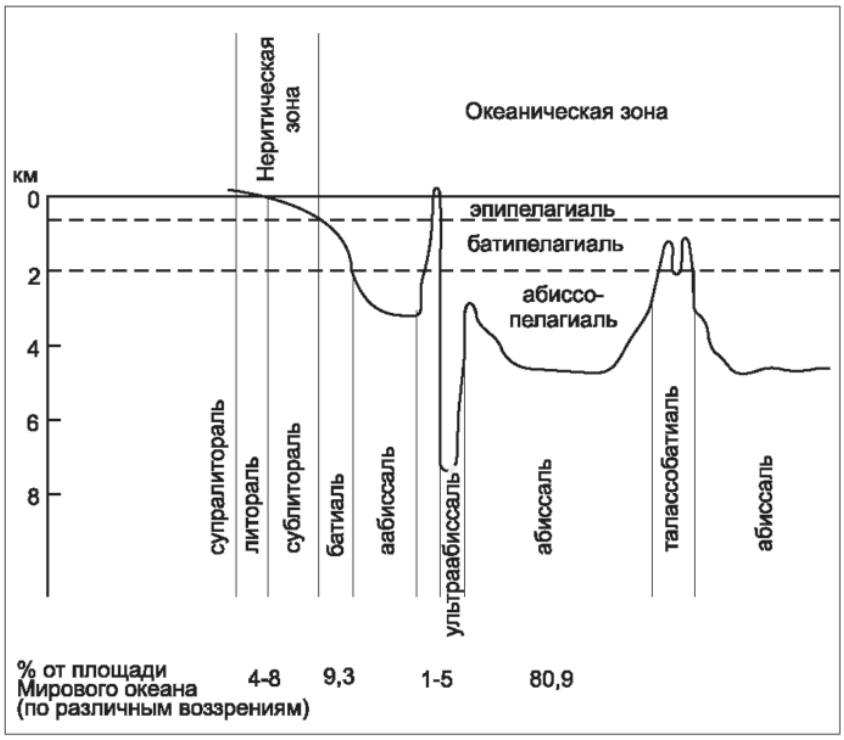



**Рисунок 5.2 — Вертикальная экологическая зональность океана (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

В водной среде обитает примерно 150000 видов животных, или около 7% от общего их количества (рис. 5.3) и 10000 видов растений (8%).

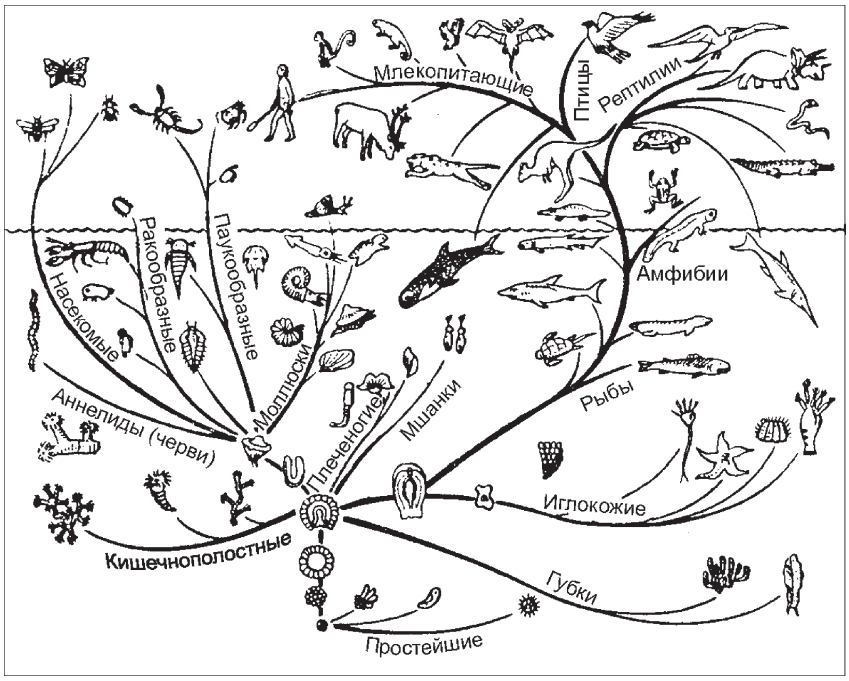



**Рисунок 5.3 — Распределение основных классов животных по средам обитания (по Г. В. Войткевич и В. А. Вронскому, 1989)**

*Примечание: животные, помещенные ниже волнистой линии, обитают в море, выше ее — в наземно-воздушной среде.*

Следует обратить внимание и на то, что число видов большинства групп растений и животных, оставшись в водной среде (своей «колыбели»), значительно меньше, чем наземных. Отсюда вывод — эволюция на суше проходила значительно быстрее.

Разнообразием и богатством растительного и животного мира отличаются моря и океаны экваториальных и тропических областей, в первую очередь Тихого и Атлантического океанов. На север и юг от этих поясов качественный состав постепенно обедняется. Например, в районе Ост-Индского архипелага распространено не менее 40000 видов животных, тогда как в море Лаптевых всего 400. Основная масса организмов Мирового океана сосредоточена на относительно небольшой по площади зоне морских по-

бережий умеренного пояса и среди мангровых зарослей тропических стран.

Удельный вес рек, озер и болот, как уже было отмечено ранее, по сравнению с морями и океанами незначителен. Однако они создают необходимый для растений, животных и человека запас пресной воды.

Известно, что не только водная среда оказывает сильное влияние на ее обитателей, но и живое вещество гидросферы, воздействуя на среду обитания, перерабатывает ее и вовлекает в круговорот веществ. Установлено, что вода океанов, морей, рек и озер разлагается и восстанавливается в биотическом круговороте за 2 млн. лет, т. е. вся она прошла через живое вещество на Земле не одну тысячу раз (рис. 5.4).

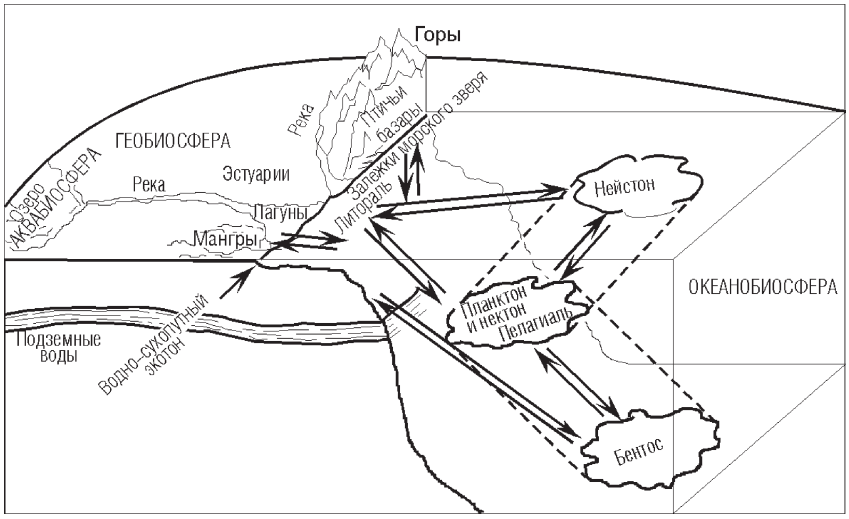



**Рисунок 5.4 — Связь океанобиосферы с аквабиосферой континентальных водоемов (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

Следовательно, современная гидросфера представляет собой продукт жизнедеятельности живого вещества не только современной, но и прошлых геологических эпох.

Характерной чертой водной среды является ее *подвижность,* особенно в проточных, быстро текущих ручьях и реках. В морях и океанах наблюдаются приливы и отливы, мощные течения, штормы. В озерах вода перемещается под действием температуры и ветра.

## 5.2. Экологические группы гидробионтов

Толща воды или *пелагиаль* (pelages — море) заселена пелагическими организмами, которые обладают способностью плавать или удерживаться в определенных слоях (рис. 5.5).

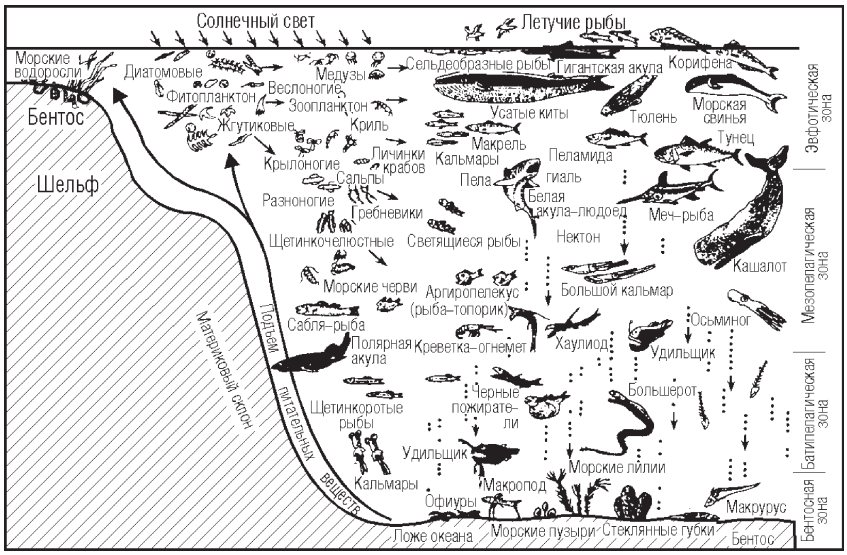



**Рисунок 5.5 — Профиль океана и его обитатели (по Н. Н.Моисееву, 1983)**

В связи с этим данные организмы подразделяются на две группы: *нектон* и *планктон.* Третью экологическую группу — *бентос* — образуют обитатели дна.

*Нектон* (nektos — плавающий) — это совокупность пелагических активно передвигающихся животных, не имеющих непосредственной связи с дном. Нектон представлен главным образом крупными животными, которые способны преодолевать большие расстояния и сильные течения воды. Они имеют обтекаемую форму тела и хорошо развитые органы движения. К типичным нектонным организмам относятся рыбы, кальмары, киты, ластоногие. К нектону в пресных водах кроме рыбы относятся земноводные и активно перемещающиеся водные насекомые. Многие морские рыбы могут передвигаться в толще воды с огромной скоростью: до 45—50 км/час — кальмары (Oegophside), 100—150 км/час — парусники (Jstiopharidae) и 130 км/ час — меч-рыба (Xiphias glabius), рис. 5.6.

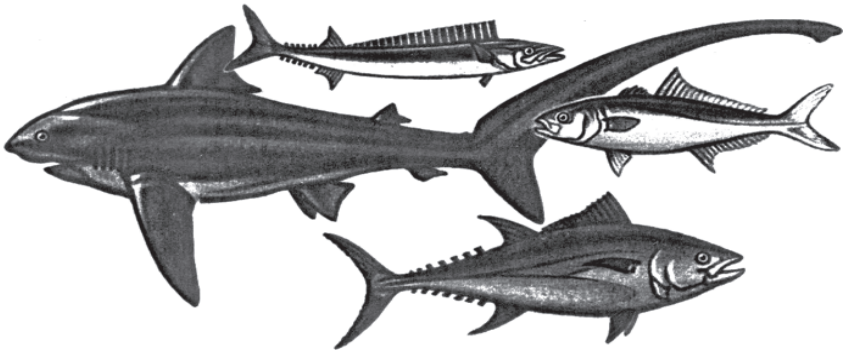


**Рисунок 5.6 — Быстро плавающие рыбы**

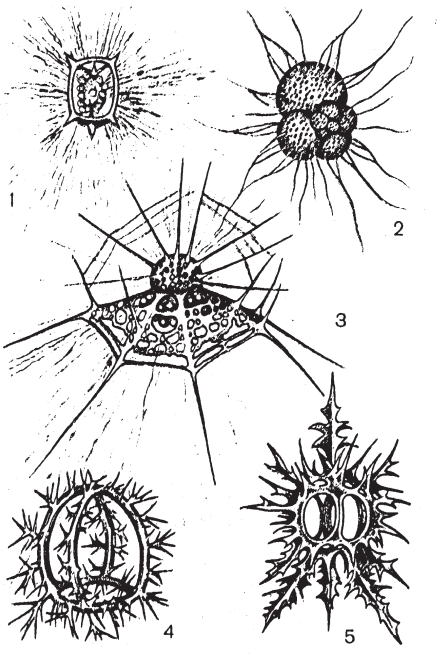



**Рисунок 5.7 — Микропланктон:**
*1 — радиолярии с симбиотическими водорослями (желтые); 2 — фораминифера; 3 — радиолярия; 4, 5 — скелеты радиолярий.*

*Планктон* (planktos — блуждающий, парящий) — это совокупность пелагических организмов, которые не обладают способностью к быстрым активным передвижениям. Как правило, это мелкие животные — *зоопланктон* и растения — *фитопланктон,* которые не могут противостоять течениям. В состав планктона включают и «парящие» в толще воды личинки многих животных. Планктонные организмы располагаются как на поверхности воды (рис. 5.7, 5.8), на глубине, так и в придонном слое.

Организмы, населяющие поверхностную пленку воды на границе с воздушной средой, составляют особую группу — *нейстон.* Состав нейстона зависит от стадии раз-

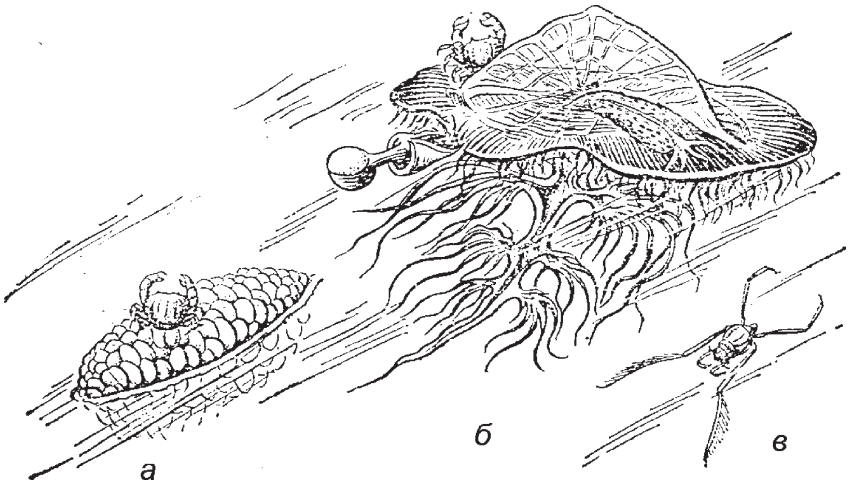



**Рисунок 5.8 — Представители океанических поверхностных слоев:**
*а — голубой крабик на брошенном поплавке янтины; б — велелла, на пневматофоре которой сверху сидят голубой крабик и эолис, снизу диска прицепились морская уточка и глаукус; в — океаническая водомерка*

вития ряда организмов. Проходя личиночную стадию, взрослея, они покидают поверхностный слой, служивший им и убежищем, перемещаются жить в нижележащие и глубинные слои или на дно. Таковыми являются личинки десятиногих, усоногих, веслоногих ракообразных, брюхоногих и двустворчатых моллюсков, иглокожих, полихет, рыб и др. (рис. 5.9, 5.10).

К *гипонейстону* относят крупных беспозвоночных, личинки и мальки рыб (рис. 5.11).

Те же организмы, часть тела которых находится над поверхностью воды, а другая — в воде, получили название *плейстон.* К ним относят ряску (Lemma), сифонофоры (Siphonophora) и др.

Фитопланктон играет важную роль в жизни водоемов, так как это основной продуцент органического вещества. К фитопланктону относятся в первую очередь диатомовые (Diatomeae) и зеленые (Chlorophyta) водоросли, растительные жгутиконосцы (Phytomastigina), перидинеи (Peridineae) и кокколитофориды (Coccolitophoridae). В пресных водах широко распространены не только зеленые, но и сине-зеленые (Cyanophyta) водоросли.

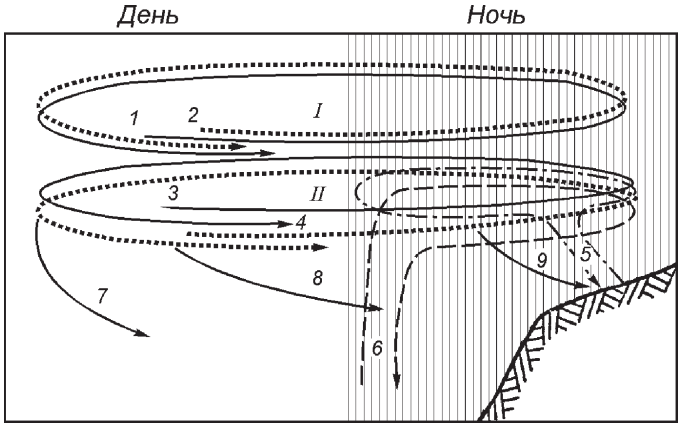



**Рисунок 5.9 — Структура нейстона (схема по Ю. П. Зайцеву):**
*I — эпинейстон: 1 — эвэпинейстон; 2 — мероэпинейстон; II — гипоней-стон: 3 — эвгипонейстон; 4 — мерогипонейстон; 5 — бентогипонейстон; 6 — батипланктогипонейстон. Переход молоди рыб и беспозвоночных в состав нектона (7), планктона (8) и бентоса (9) после завершения нейстонной фазы (4) развития*

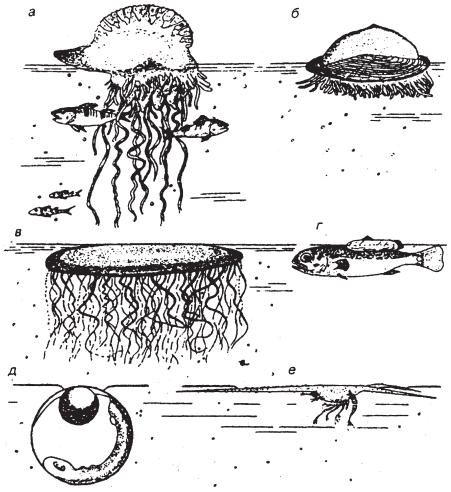



**Рисунок 5.10 — Обитатели поверхности раздела океана и атмосферы, по Ю.П. Зайцеву:**
а — *физалия, или португальский кораблик, и сопутствующие ей рыбки номеус;* б — *парусник;* в — *медуза-порпита;* г — *малек кефали;* д — *икринка кефали; е — личинка краба*

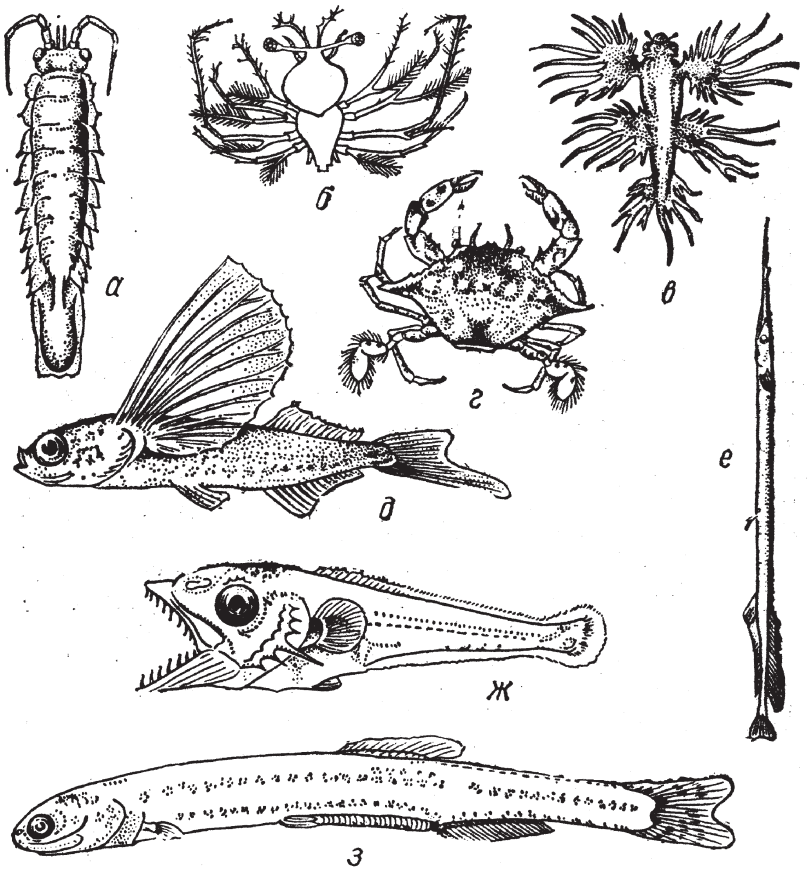



**Рисунок 5.11 — Крупные беспозвоночные, личинки и мальки рыб гипонейстона морей (по Ю.П. Зайцеву)**

*Цифры — длина тела в см:* а *—равноногий рачок идотея (3, 5);* б *— личинка лангуста-листотелка (2);* в *— моллюск глаукус (3, 5);* г *— саргассовый крабик (2, 5);* д *— малек летучей рыбы (2, 7); е — малек саргана (8);* ж *— личинка пеламиды (1, 1);* з *— личинка анчоуса (3, 5)*

Зоопланктон и бактерии можно встретить на различных глубинах. В пресных водах распространены большей частью плохо плавающие относительно крупные ракообразные (Daphnia, Cyclopoidea, Ostrocoda), рис. 5.12, много коловраток (Rotatoria) и простейших.

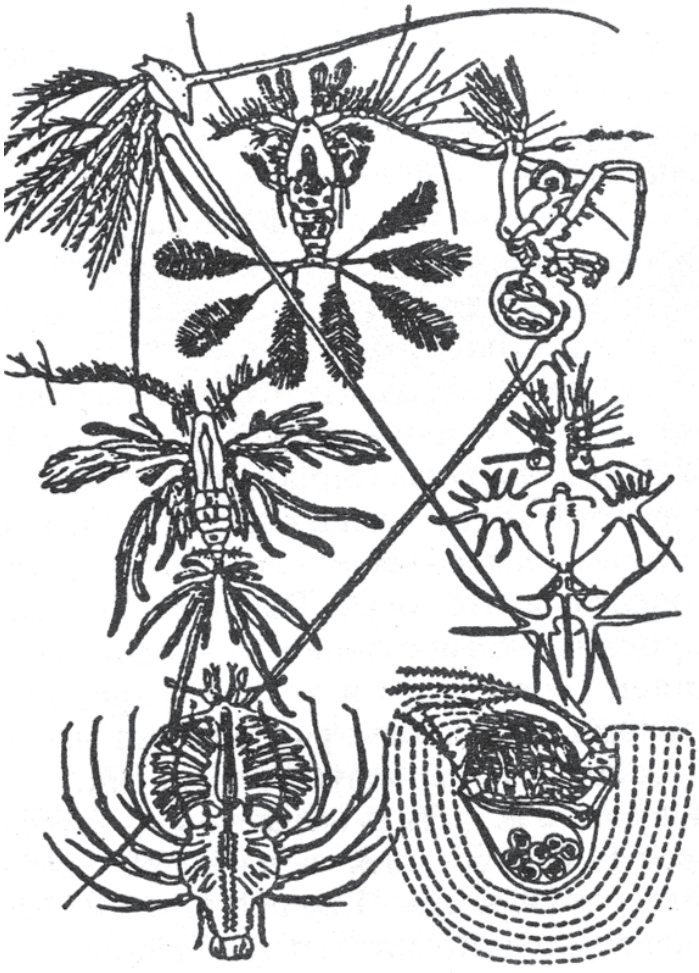


**Рисунок 5.12 — Приспособления планктонных животных к парению в воде путем увеличения поверхности тела (по И. И. Шмальгаузену, 1969)**

В морском зоопланктоне доминируют мелкие ракообразные (Copepoda, Amphipoda, Euphausiaceae), простейшие (Foraminifera, Radiolaria, Tintinoidea). Из крупных представителей — это крылоногие моллюски (Pteropoda), медузы (Scyphozoa) и плавающие гребневики (Ctenophora), сальпы (Salpae), некоторые черви (Aleiopidae, Tomopteridae).

Планктонные организмы служат важным пищевым компонентом для многих водных животных, включая и таких гигантов, как усатые киты (Mystacoceti), рис. 5.13.

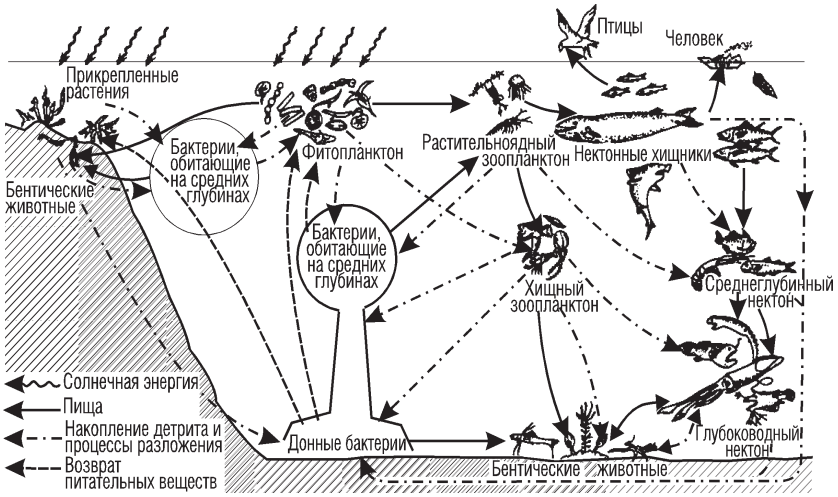



**Рисунок 5.13 — Схема основных направлений обмена энергии и вещества в океане**

*Бентос* (benthos — глубина) — это совокупность организмов, обитающих на дне (на грунте и в грунте) водоемов. Он подразделяется на *зообентос* и *фитобентос.* Большей частью представлен прикрепленными или медленно передвигающимися или роющими в грунте животными. На мелководье он состоит из организмов, синтезирующих органическое вещество (продуценты), потребляющих (консументы) и разрушающих его (редуценты). На глубинах, где нет света, фитобентос (продуценты) отсутствует. В морском зообентосе доминируют фораминифоры, губки, кишечнополостные, черви, плеченогие, моллюски, асцидии, рыбы и др. Более многочисленны бентосные формы на мелководьях. Их общая биомасса здесь может достигать десятков килограммов на 1 кв. м.

В *абиссальной* зоне рыбы нередко имеют причудливую форму (рис. 5.14): большие рты, растягивающиеся животы и т.д. — все приспособлено к глотанию пищи любого размера в полной темноте. Разнообразие же их связано со стабильностью здесь ус-

ловий в течение длительного геологического времени, что замедлило эволюцию и сохранило многие виды из далеких геологических эпох.

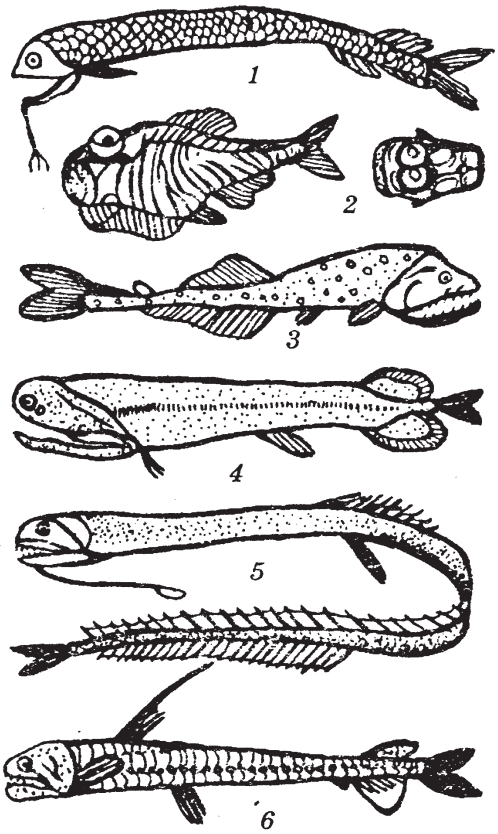



**Рисунок 5.14 — Некоторые рыбы, представители абиссали:**
*1 — Stomias; 2 — Argyropelecus; 3 — Gonostoma; 4 — Malacosteus; 5 — Idiacanthus; 6 — Chauliodus (по Р. Бертэну)*

На морском дне Тихого океана, в Атлантике открыты «черные курильщики», где температура растворов гидротерм достигает 350°С. Исследованиями установлено наличие жизни на холмах чер-

ных курильщиков. Так, в тихом океане у подножия «курильщиков» отмечено обилие микроорганизмов-бактерий хемо-лито-автотрофных, целые «заросли» червеобразных двухметровых вестиментифер (рис. 2.8), гигантские крабы (рис. 5.15), моллюски.

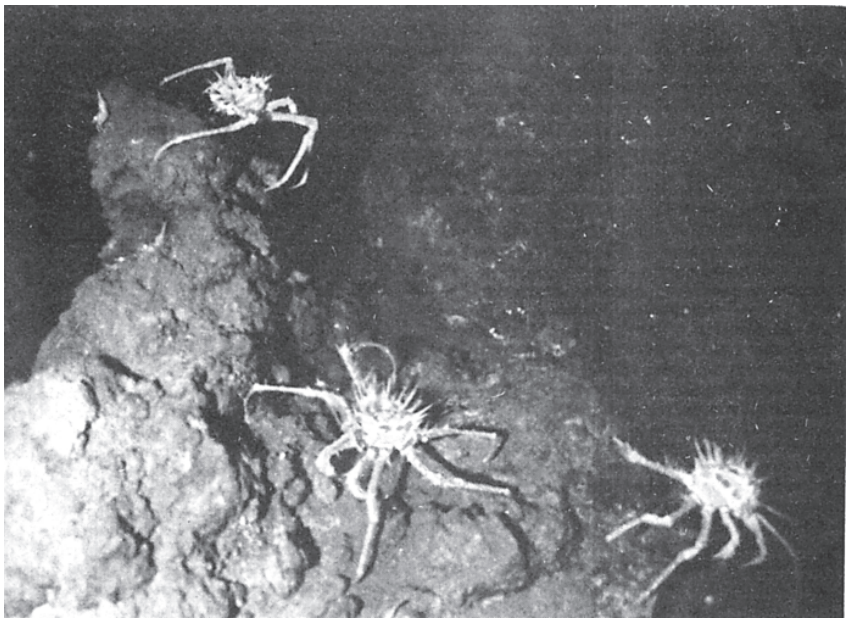


**Рисунок 5.15 — Крабы у подножия «черного курильщика» (Калифорнийский залив).**

В Атлантике вокруг «курильщиков» господствуют креветки, нет вестиментифер. Действующие рудные постройки покрыты толстым серым одеялом из сравнительно мелких ракообразных. Это связано с тем, что здесь мало сероводорода, без которого не могут существовать вестиментиферы и многие другие уникальные животные тихоокеанских гидротермалий.

Фитобентос морей в основном включает водоросли (диатомовые, зеленые, бурые, красные), рис. 5.16 и бактерии. У побережий встречаются цветковые растения — зостера (Zostera), руппия (Ruppia), филлосподикс (Phyllospadix). Наиболее богаты фитобентосом скалистые и каменистые участки дна.

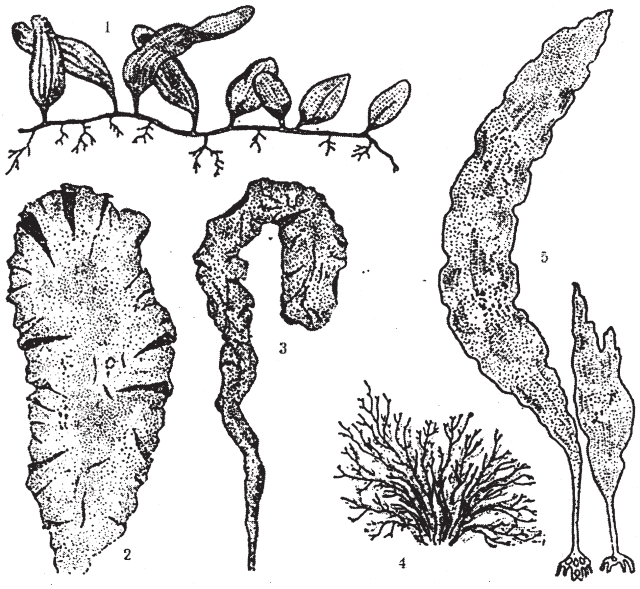



**Рисунок 5.16 — Различные морские донные водоросли (по Зенкевич, 1956):**
*1 — каулерпа, 2 — ульва, 3 — энтероморфа, 4 — анфельция, 5 — ламинария*

В озерах, как и морях, различают *планктон, нектон* и *бентос* (рис. 5.17, 5.18).

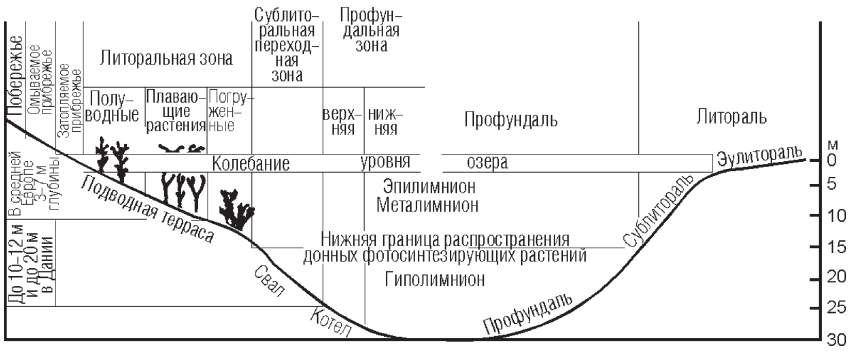



**Рисунок 5.17 — Основные экологические зоны озера (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

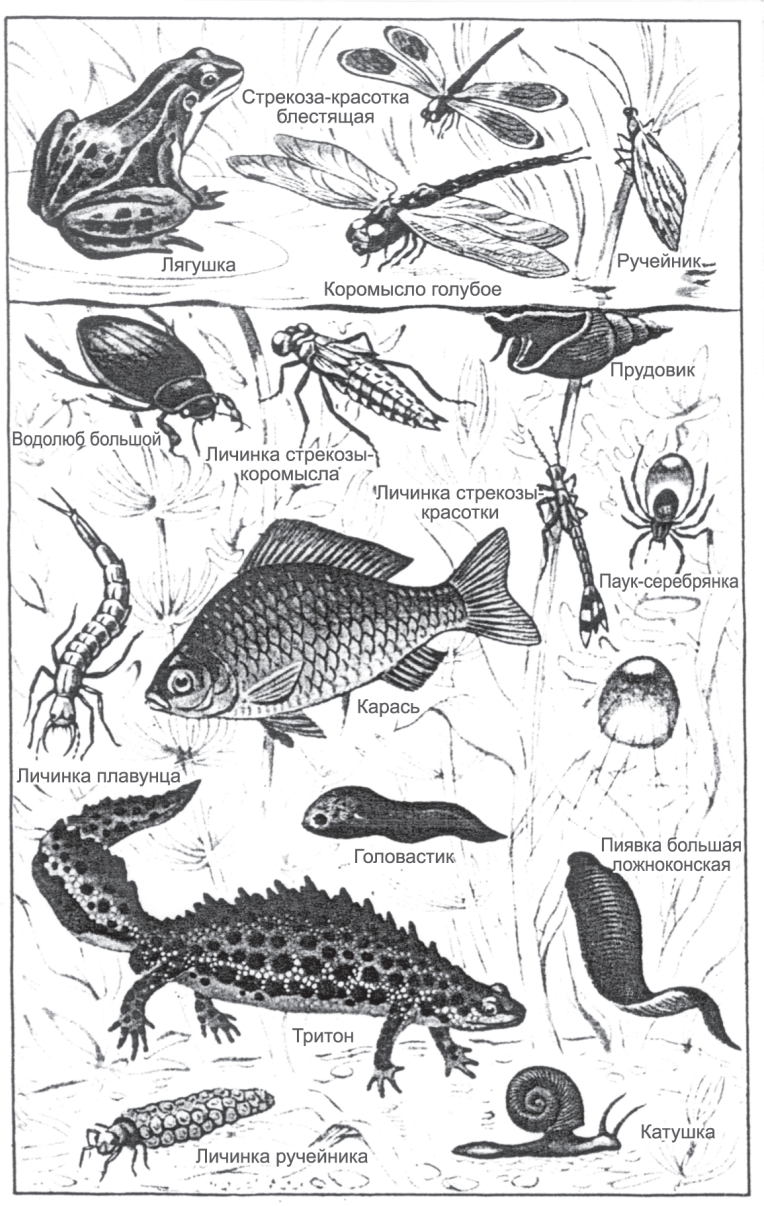



**Рисунок 5.18 — Животные водоема**

Однако в озерах и других пресных водоемах зообентоса меньше, чем в морях и океанах, а видовой их состав однообразен. Главным образом это простейшие, губки, ресничные и малощетинковые черви, пиявки, моллюски, личинки насекомых и др.

Фитобентос пресных вод представлен бактериями, диатомовыми и зелеными водорослями. Прибрежные растения располагаются от берега вглубь четко выраженными поясами. *Первый пояс* — полупогруженные растения (камыши, рогоз, осоки и тростники); *второй пояс* — погруженные растения с плавающими листьями (водокрас, кубышки, кувшинки, ряски). В *третьем поясе* преобладают растения — рдесты, элодея и др. (рис 5.19).

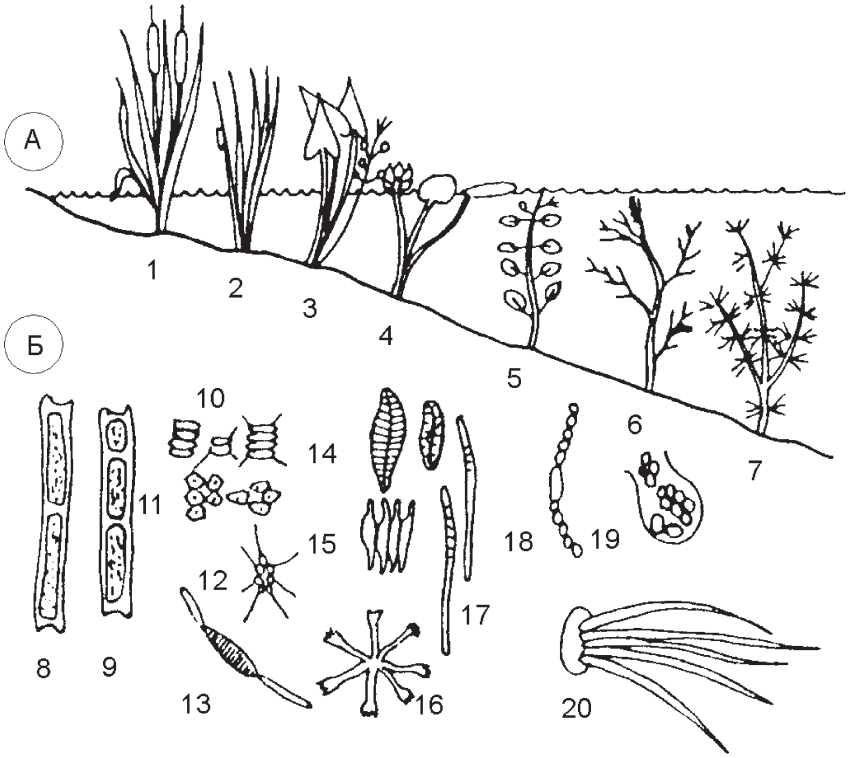



**Рисунок 5.19 — Растения, укореняющиеся на дне:**
*1 — рогоз, 2 — ситник, 3 — стрелолист, 4 — кувшинка, 5, 6 — рдесты, 7 — хара. Свободноплавающие водоросли: 8, 9 — нитчатые зеленые, 10-13 — зеленые, 14-17 — диатомеи, 18-20 — сине-зеленые*

По образу жизни водные растения подразделяют на две основные экологические группы:

•*гидрофиты* — растения, погруженные в воду только нижней частью и обычно укореняющиеся в грунте.

•*гидатофиты* — растения, которые полностью погружены в воду, а иногда и плавающие на поверхности или имеющие плавающие листья.

В жизни водных организмов большую роль играют вертикальное перемещение воды, плотность, температурный, световой, солевой, газовый (содержание кислорода и углекислого газа) режимы, концентрация водородных ионов (pH).

### 5.3. Температурный режим

Температурный режим отличается в воде, во-первых, меньшим притоком тепла, во-вторых, большей стабильностью, чем на суше. Часть тепловой энергии, поступающей на поверхность воды, отражается, часть расходуется на испарение. Испарение воды с поверхности водоемов, при котором затрачивается около 2263,8Дж/г, препятствует перегреванию нижних слоев, а образование льда, при котором выделяется теплота плавления (333,48 Дж/г), замедляет их охлаждение.

Изменение температуры в текущих водах следует за ее изменениями в окружающем воздухе, отличаясь меньшей амплитудой.

В озерах и прудах умеренных широт термический режим определяется хорошо известным физическим явлением — вода обладает максимальной плотностью при 4°С. Вода в них четко делится на три слоя: верхний—*эпилимнион,* температура которого испытывает резкие сезонные колебания; переходный, слой температурного скачка— *металимниoн,* где отмечается резкий перепад температур; глубоководный (придонный) — *гиполимниoн,* доходящий до самого дна, где температура в течение года изменяется незначительно.

Летом наиболее теплые слои воды располагаются у поверхности, а холодные — у дна. Данный вид послойного распределения температур в водоеме носит название *прямой стратификации.* Зимой, с понижением температуры, происходит *обратная стратификация.* Поверхностный слой воды имеет температуру, близкую к 0°С. На дне температура около 4°С, что соответствует

максимальной ее плотности. Таким образом, с глубиной температура повышается. Это явление, называемое *температурной дихотомией,* наблюдается в большинстве наших озер летом и зимой. В результате температурной дихотомии нарушается вертикальная циркуляция, образуется плотностная стратификация воды, наступает период временного застоя — *стагнация* (рис.5.20).

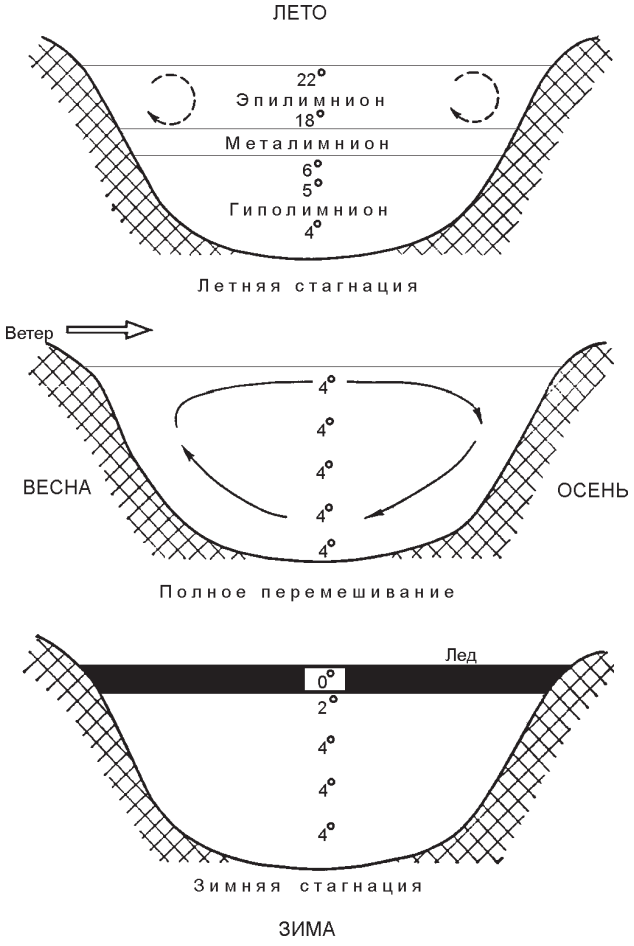



**Рисунок 5.20 — Стратификация и перемешивание воды в озере (по Э. Гюнтеру и др., 1982)**

С дальнейшим повышением температуры верхние слои воды становятся все менее плотными и уже не опускаются — наступает летняя стагнация.

Осенью поверхностные воды снова охлаждаются до 4°С и опускаются на дно, вызывая вторичное в году перемешивание масс с выравниванием температуры, т. е. наступлением осенней гомотермии.

В морской среде также существует термическая стратификация, определяемая глубиной. В океанах выделяют следующие слои: *поверхностный* — воды подвержены действию ветра и по аналогии с атмосферой, как правило, называют *тропосферой* или морской *термосферой.* Суточные колебания температуры воды наблюдаются здесь примерно до 50-метровой глубины, а сезонные отмечаются и глубже. Толщина термосферы достигает 400 м; *промежуточный* — представляет собой *постоянный термоклин.* Температура в нем в разных морях и океанах опускается до 1-3°С. Простирается примерно до глубины 1500 метров; *глубоководный*—характеризуется одинаковой температурой около 1-3°С, за исключением полярных районов, где температура близка к 0°С.

В целом же следует отметить, что амплитуда годовых колебаний температуры в верхних слоях океана не более 10-15°С, в континентальных водах —30-35°С.

Глубокие слои воды отличаются постоянством температуры. В экваториальных водах среднегодовая температура поверхностных слоев составляет 26-27°С, в полярных — около 0°С и ниже. Исключением являются термальные источники, где температура поверхностного слоя достигает 85-93°С.

В воде как среде жизни, с одной стороны, существует довольно значительное разнообразие температурных условий, а с другой — термодинамические особенности водной среды, такие, как высокая удельная теплоемкость, большая теплопроводность и расширение при замерзании (при этом лед образуется лишь сверху, а основная же толща воды не промерзает), создают благоприятные условия для живых организмов.

Так, для зимовки многолетних гидрофитов в реках и озерах большое значение имеет вертикальное распределение температур подо льдом. Наиболее плотная и наименее холодная вода с температурой 4°С располагается в придонном слое, куда опускаются зимующие почки (турионы) роголистника, пузырчатки, водокраса и др. (рис. 5.21), а также целые облиственные растения, такие, как ряска, элодея.

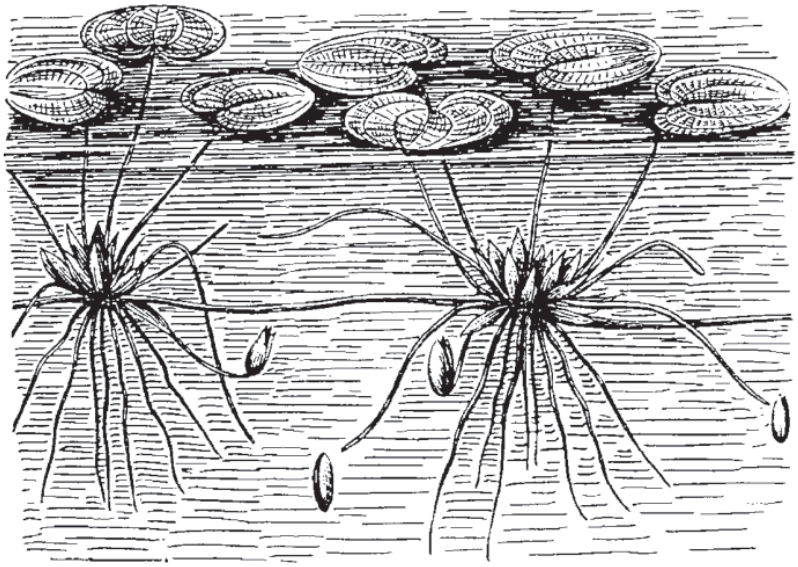


**Рисунок 5.21 — Водокрас (Hydrocharias morsus ranae) осенью. Видны зимующие почки, опускающиеся на дно (по Т. К. Горышиной, 1979)**

Утвердилось мнение, что погружение связано с накоплением крахмала и утяжелением растений. К весне крахмал превращается в растворимые сахара и жиры, что делает почки легче и обеспечивает возможность их всплытия.

Организмы в водоемах умеренных широт хорошо приспособлены к сезонным вертикальным перемещениям слоев воды, к весенней и осенней гомотермии, к летней и зимней стагнации. Поскольку температурный режим водоемов характеризуется большой стабильностью, среди гидробионтов в большей мере, чем среди организмов суши, распространена стенотермность. К стенотермным относится холодолюбивая рыба Северного Ледовитого океана сайка (рис. 5.22).

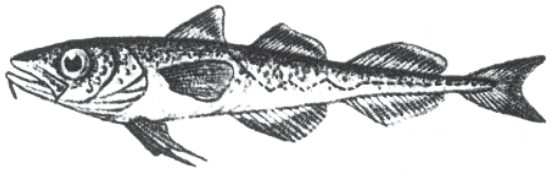


**Рисунок 5.22 — Сайка — холодолюбивая рыба Северного Ледовитого океана**

Эвритермные виды встречаются главным образом в мелких континентальных водоемах и на литорали морей высоких и умеренных широт, где значительны суточные и сезонные колебания.

### 5.4. Плотность воды

Вода отличается от воздуха большей плотностью. В этом отношении она в 800 раз превосходит воздушную среду. Плотность дистиллированной воды при температуре 4°С равна 1 г/см$^3$. Плотность же природных вод, содержащих растворенные соли, может быть больше и доходит до 1,35 г/см$^3$. В среднем в водной толще на каждые 10 м глубины давление возрастает на 1 атмосферу. Высокая плотность воды отражается на строении тела гидрофитов. Так, если у наземных растений хорошо развиты механические ткани, обеспечивающие прочность стволов и стеблей, расположение механических и проводящих тканей по периферии стебля создает конструкцию «трубы», хорошо противостоящую изломам и изгибам, то у гидрофитов механические ткани сильно редуцированы, так как растения поддерживаются самой водой. Механические элементы и проводящие пучки довольно часто сосредоточены в центре стебля или листового черешка (рис. 5.23), что придает способность изгибаться при движениях воды. Погруженные гидрофиты обладают хорошей плавучестью, создаваемой специальными приспособлениями (воздушные мешки, вздутия). Так, листья лягушатника лежат на поверхности воды и под каждым листом имеют наполненный воздухом плавучий пузырь (рис. 5.24). Как крошечный спасательный жилет, пузырь позволяет листу плавать на поверхности воды. Воздушные камеры в стебле поддерживают растение в вертикальном положении и доставляют кислород корням.

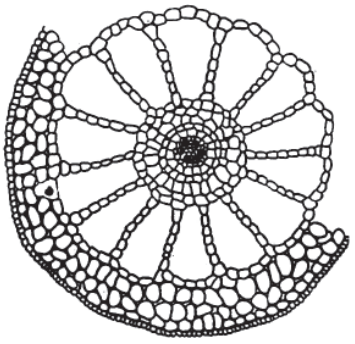


**Рисунок 5.23 — Поперечный срез стебля урути — Myriophyllum verticillatum (из Т. К. Горышиной, 1979)**

Плавучесть также повышается с увеличением поверхности тела. Это хорошо видно у микроскопических планктонных водо-

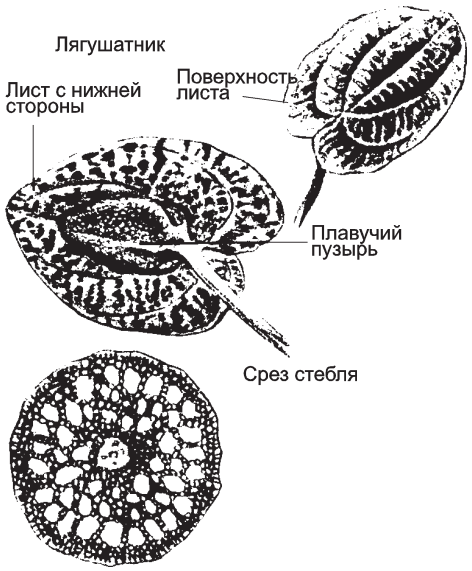



**Рисунок 5.24 — Механика плавучести лягушатника**

рослей. Различные выросты тела помогают им свободно «парить» в толще воды.

Организмы в водной среде распределены по всей ее толще. Например, в океанических впадинах животные обнаружены на глубинах свыше 10000 м, переносят давление от нескольких до сотен атмосфер. Так, пресноводные обитатели (жуки-плавунцы, туфельки, сувойки и др.) в опытах выдерживают до 600 атм. Голотурии рода Elpidia, черви Priapulus caudatus обитают от прибрежной зоны до ультраабиссали.

Вместе с тем следует отметить, что многие обитатели морей и океанов относительно стенобатны и приурочены к определенным глубинам. Это относится в первую очередь к мелководным и глубоководным видам. Только на литорали обитают кольчатый червь пескожил Arenicola, моллюски — морские блюдечки (Patella). На больших глубинах при давлении не менее 400—500 атмосфер встречаются рыбы из группы удильщиков, головоногие моллюски, ракообразные, морские звезды, погонофоры и другие.

Плотность воды обеспечивает возможность животным организмам опираться на нее, что особенно важно для бесскелетных

форм. Опорность среды служит условием парения в воде. Именно к этому образу жизни приспособлены многие гидробионты.

## 5.5. Световой режим

На водные организмы большое влияние оказывают световой режим и прозрачность воды. Интенсивность света в воде сильно ослаблена (рис. 5.25), так как часть падающей радиации отражается от поверности воды, другая поглощается ее толщей. Ослабление света связано с прозрачностью воды. В океанах, например, с большой прозрачностью на глубину 140 метров еще падает около 1% радиации, а в небольших озерах с несколько замкнутой водой уже на глубину 2 м — всего лишь десятые доли процента.

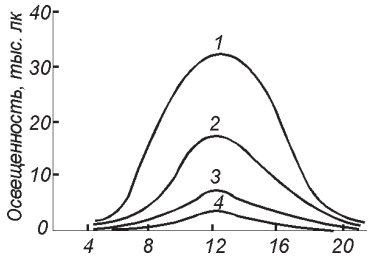



**Рисунок 5.25 — Освещенность в воде в течение дня. Цимлянское водохранилище (по А. А. Потапову, 1956)**
*Глубина: 1 — на поверхности, 2 — 0,5 м, 3 — 1,5 м, 4 — 2 м*

В связи с тем, что лучи разных участков солнечного спектра неодинаково поглощаются водой, с глубиной изменяется и спектральный состав света, ослабляются красные лучи (рис. 5.26). Сине-зеленые лучи проникают на значительные глубины. Сгущающиеся с глубиной сумерки в океане имеют вначале зеленый, затем голубой, синий, сине-фиолетовый цвета, сменяясь в дальнейшем постоянным мраком (рис. 5.27). Соответственно сменяют друг друга с глубиной и живые организмы.

Так, растения, живущие на поверхности воды, не испытывают недостатка света, то погруженные и особенно глубоководные относят к «теневой флоре». Им приходится адаптироваться не только к недостатку света, но и к изменению его состава выработкой дополнительных пигментов. Это прослеживается на известной закономерности окраски у водорослей, обитающих на разных глубинах. В мелководных зонах, где растениям еще доступны красные лучи, которые в наибольшей степени поглощаются хлорофиллом, как правило, преобладают зеленые водоросли. В более глубоких зонах встречаются бурые водоросли, имеющие кроме хлорофилла бурые пиг-

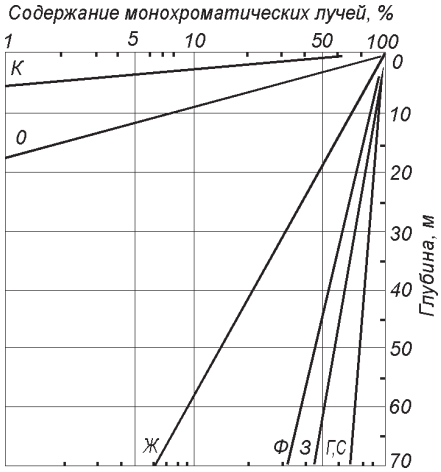



**Рисунок 5.26 — Ослабление цветных компонентов белого света в воде с увеличением глубины (по G. Clarke, 1957)**

*Лучи: к — красные, о — оранжевые, ж — желтые, з — зеленые, г — голубые, с — синие, ф — фиолетовые. Шкала по оси абсцисс логарифмическая*

менты фикофеин, фукоксантин и др. Еще глубже обитают красные водоросли, содержащие пигмент фикоэритрин. Здесь четко прослеживается способность к улавливанию солнечных лучей с разной длиной волны. Данное явление получило название *хроматической адаптации.*

Глубоководные виды имеют ряд физических черт, свойственных теневым растениям. Среди них следует отметить низкую точку компенсации фотосинтеза (30-100 лк), «теневой характер» световой кривой фотосинтеза с низким плато насыщения, у водорослей, например, крупные размеры хроматофоров. Тогда как у поверхности и плавающих форм эти кривые более «светлого» типа.

Для использования слабого света в процессе фотосинтеза требуется увеличенная площадь ассимилирующих органов. Так, стрелолист (Sagittaria sagittifolia) формирует разные по форме листья при развитии на суше и в воде (рис. 5.28).

В наследственной программе закодирована возможность развития в том и другом направлении. «Пусковым механизмом» для развития «водных» форм листьев служит затенение, а не непосредственное действие воды.

Нередко листья водных растений, погруженные в воду, сильно рассечены на узкие нитевидные доли, как, например, у роголистника, урути, пузырчаток (рис. 5.29), или имеют тонкую про-

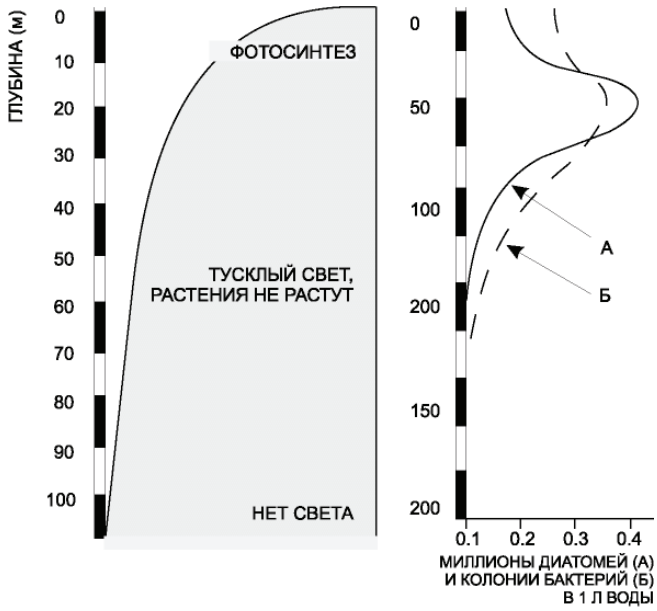



**Рисунок 5.27 — Освещенность в водной экосистеме**

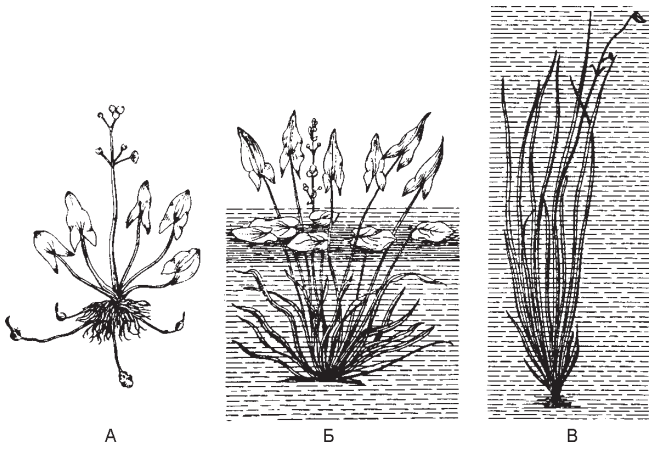



**Рисунок 5.28 — Стрелолист (Sagittaria sagittifolia) формирует разные по форме листья при развитии на суше (А) и в воде (Б, В) (по Б. Уоллес и др., 1964)**

свечивающую пластинку — подводные листья кубышек, кувшинок, листья погруженных рдестов.

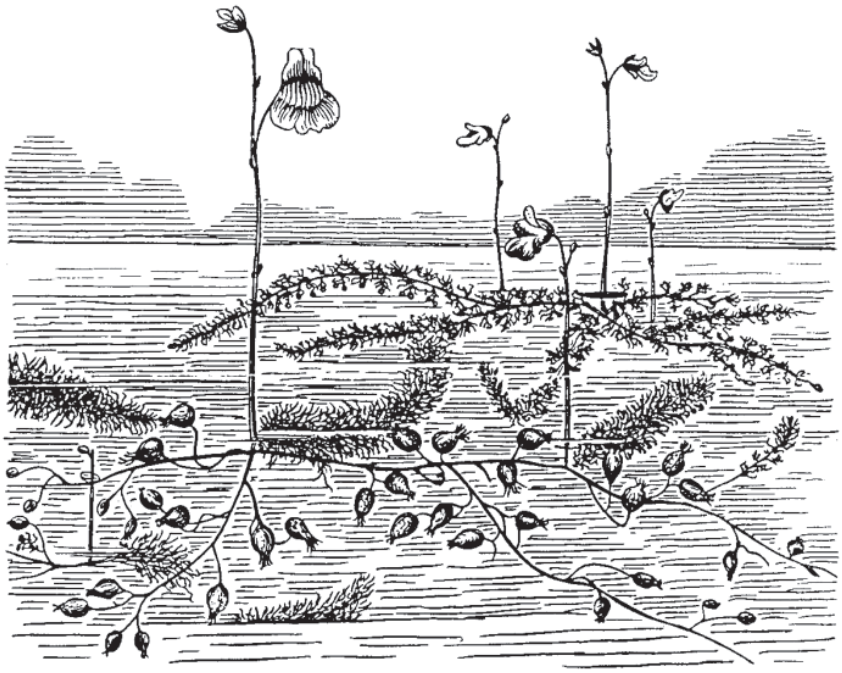


**Рисунок 5.29 — Пузырчатки: Utricularia grafiana (на переднем плане) и U. minor (по А. Кернеру, 1896)**

Данные черты характерны и для водорослей, таких, как нитчатые водоросли, рассеченные талломы харовых, тонкие прозрачные талломы многих глубоководных видов. Это дает возможность гидрофитам увеличить отношение площади тела к объему, а следовательно, развивать большую поверхность при сравнительно небольших затратах органической массы.

У частично погруженных в воду растений хорошо выражена *гетерофилия,* т. е. различие строения надводных и подводных листьев у одного итого же растения. Это хорошо просматривается у водного лютика разнолистного (рис. 5.30). Надводные имеют черты, обыч-

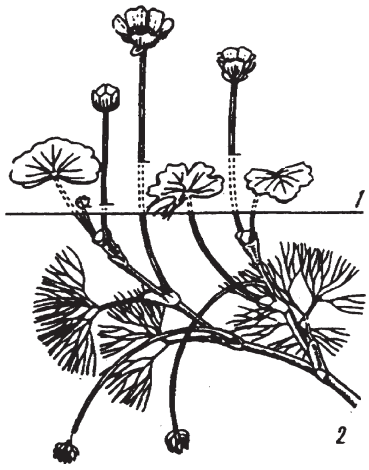



**Рисунок 5.30 — Гетерофилия у водного лютика разнолистного Ranunculus diversifolius (из Т. Г. Горышиной, 1979)**

*Листья: 1 —надводные, 2— подводные*

ные для листьев надземных растений (дорзовентральное строение, хорошо развитые покровные ткани и устьичный аппарат), подводные — очень тонкие или рассеченные листовые пластинки. Гетерофилия отмечена также у кувшинок и кубышек, стрелолиста и других видов.

Показательным примером является поручейник (Slum latifolium), на стебле которого можно видеть несколько форм листьев, отражающих все переходы от типично наземных до типично водных.

Глубина водной среды оказывает влияние и на животных, их окраску, видовой состав и т.д. Например, в озерной экосистеме основная жизнь сосредоточена в слое воды, куда проникает количество света достаточное для фотосинтеза. Нижняя граница данного слоя носит название компенсационного уровня. Выше этой глубины растения выделяют больше кислорода, чем потребляют, и избыточный кислород могут использовать другие организмы. Ниже этой глубины фотосинтез не может обеспечить дыхание, в связи с этим организмам доступен только кислород, который поступает с водой из более поверхностных слоев озера (рис. 5.31).

В светлых, поверхностных слоях воды обитают ярко и разнообразно окрашенные животные, глубоководные же виды обычно лишены пигментов. В сумеречной зоне океана обитают животные, окрашенные в цвета с красноватым оттенком, что помогает им скрываться от врагов, так как красный цвет в сине-фиолетовых лучах воспринимается как черный. Красная окраска характерна для таких животных сумеречной зоны, как морской окунь, красный коралл, различные ракообразные и др.

Поглощение света в воде тем сильнее, чем меньше ее прозрачность. Прозрачность воды в свою очередь обусловлена наличием в

**Рисунок 5.31 — Озерная экосистема в середине лета**

*Компенсационный уровень — глубина, на которой проникающего света уже недостаточно для фотосинтеза: I — планктон, 2 — щука обыкновенная, 3 — окунь обыкновенный, 4 — мотыли, 5 — ондатра, 6 — лягушка зеленая, 7 — черепаха расписная, 8 — плавунец, 9 — улитка прудовая, 10 — чирок синекрылый*

ней частиц минеральных веществ (глина, ил). Уменьшается прозрачность воды и при бурном разрастании водной растительности в летний период или при массовом размножении мелких организмов, находящихся в поверхностных слоях во взвешенном состоянии. Прозрачность характеризуется предельной глубиной, где еще виден специально опускаемый диск Секки (белый диск диаметром 20 см). В Саргассовом море (самые прозрачные воды) диск Секки виден до глубины 66,5 м, в Тихом океане — до 59, в Индийском — до 50, в мелких морях — до 5-15 м. Прозрачность рек не превышает 1-1,5 м, а в среднеазиатских реках Амударье и Сырдарье—нескольких сантиметров. Отсюда и границы зон фотосинтеза сильно колеблются в разных водоемах. В самых чистых водах зона фотосинтеза, или эуфотическая зона, достигает глубины не свыше 200 м, сумеречная (дисфотическая) простирается до 1000-1500 м, а глубже, в афотическую зону солнечный свет совсем не проникает.

Световой день в воде значительно короче (особенно в глубоких слоях), чем на суше. Количество света в верхних слоях водоемов меняется в зависимости от широты местности и от времени года. Так, длинные полярные ночи сильно ограничивают время,

пригодное для фотосинтеза в арктических и приантарктических бассейнах, а ледовый покров затрудняет доступ света зимой во все замерзающие водоемы.

## 5.6. Солевой режим

В жизни водных организмов важную роль играет соленость воды или солевой режим. Химический состав вод формируется под влиянием естественно-исторических и геологических условий, а также при антропогенном воздействии. Содержание химических соединений (солей) в воде определяет ее соленость и выражается в граммах на литр или в *промиле* ($^{\circ}/_{00}$). По общей минерализации воды можно разделить на пресные с содержанием солей до 1 г/л, солоноватые (1-25 г/л), морской солености (26-50 г/л) и рассолы (более 50 г/л). Наиболее важными из растворенных веществ в воде являются карбонаты, сульфаты и хлориды (табл. 5.1).

**Таблица 5.1 — Состав основных солей в различных водоемах (по Р. Дажо, 1975)**

| Водоемы | Карбонаты | Сульфаты | Хлориды | Соленость, г/л |
|---|---|---|---|---|
| Пресные воды | 79,90 | 13,20 | 6,90 | — |
| Открытый океан | 0,40 | 10,80 | 88,80 | 35,00 |
| Черное море | 1,59 | 9,69 | 80,71 | 19,00 |
| Каспийское море | 1,24 | 30,50 | 63,36 | 12,86 |
| Аральское море | 0,93 | 38,71 | 58,59 | 11,28 |

Среди пресных вод много почти чистых, но много и таких, которые содержат до 0,5 г растворенных веществ на литр. Катионы по их содержанию в пресной воде располагаются следующим образом: кальций — 64%, магний — 17%, натрий — 16%, калий — 3%. Это средние значения, а в каждом конкретном случае возможны колебания, иногда значительные.

Важным элементом в пресных водах является содержание кальция. Кальций может выступать в роли ограничивающего фактора. Различают воды «мягкие», бедные кальцием (менее 9 мг на 1 литр), и воды «жесткие», содержание его в большом количестве (более 25 мг на литр).

В морской воде среднее содержание растворенных солей составляет 35 г/л, в окраинных морях значительно ниже. В морской воде обнаружены ионы 13 металлоидов и не менее 40 металлов.

По степени значимости первое место занимает поваренная соль, затем хлористый барий, сернокислый магний и хлористый калий.

Большинство водных обитателей *пойкилосмотичны.* Осмотическое давление в их теле зависит от солености окружающей среды. Пресноводные животные и растения обитают в среде, где концентрация растворенных веществ ниже, чем в жидкостях тела и тканей. Из-за разницы в осмотическом давлении вне и внутри тела в организм постоянно проникает вода, вследствие чего гидробионты пресных вод вынуждены интенсивно удалять ее. У них хорошо выражены процессы осморегуляции. У простейших это достигается работой выделительных вакуолей, у многоклеточных—удалением воды через выделительную систему. Некоторые инфузории каждые 2-2,5 минуты выделяют количество воды, равное объему тела.

С повышением солености работа вакуолей замедляется, а при концентрации солей 17,5% перестает работать, так как разница осмотического давления между клетками и внешней средой исчезает.

Концентрация солей в жидкостях тела и тканей многих морских организмов изотонична концентрации растворенных солей в окружающей воде. В связи с этим осморегуляторные функции у них развиты слабее, чем у пресноводных. Осморегуляция является одной из причин того, что многие морские растения и животные не сумели заселить пресные водоемы и оказались типичными морскими жителями, такие, как кишечно-полостные (Coelenterata), иглокожие (Echinodermata), губки (Spongia), оболочники (Tunicata), погонофоры (Pogonophora). С другой стороны, в морях и океанах практически не обитают насекомые, тогда как пресноводные бассейны обильно ими заселены. Типично морские и типично пресноводные организмы не переносят значительных изменений солености и являются *стеногалинными. Эвригалинных* организмов, в частности животных, пресноводного и морского происхождения не так много. Они встречаются, нередко в больших количествах, в солоноватых водах. Это такие, как лещ (Abramis brama), пресноводный судак (Stizostedion lucioperca), щука (Ezox lucios), из морских — семейство кефалевых (Mugilidae).

Обитание растений в водной среде, помимо перечисленных выше особенностей, накладывает отпечаток и на другие стороны жизнедеятельности, особенно на водный режим у растений, в прямом смысле окруженных водой. У таких растений транспирации нет, а следовательно, и нет «верхнего двигателя», поддерживающего ток воды в растении. И вместе с тем ток, доставляющий

к тканям питательные вещества, существует (правда, значительно более слабый, чем у сухопутных растений) с ясно выраженной суточной периодичностью: днем больше, ночью отсутствует. Активная роль в его поддержании принадлежит корневому давлению (у прикрепленных видов) и деятельности специальных клеток, выделяющих воду, — водяных устьиц или гидатод.

В пресных водах распространены растения, укрепленные на дне водоема. Часто их фотосинтетическая поверхность располагается над водой. К ним относятся камыши (Scirpus), кувшинки (Nymphaea), кубышки (Nyphar), рогозы (Typha), стрелолист (Sagittaria). У других фотосинтезирующие органы погружены в воду. Это рдесты (Potamogeton), уруть (Myriophyllum), элодея (Elodea). Отдельные виды высших растений пресных вод лишены корней и свободно плавают или обрастают подводные предметы, водоросли, которые прикреплены к грунту (рис. 5.32).

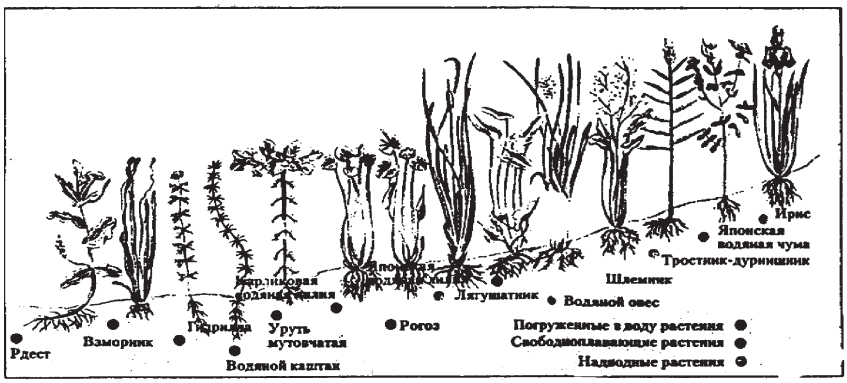



**Рисунок 5.32 — Типы водных растений**

## 5.7. Газовый режим

Основными газами в водной среде являются кислород и углекислый газ. Другие газы, такие, как сероводород или метан, имеют второстепенное значение.

*Кислород* для водной среды — важнейший экологический фактор. Он поступает в воду из воздуха и выделяется растениями

при фотосинтезе. Коэффициент диффузии кислорода в воде примерно в 320 тыс. раз ниже, чем в воздухе, а общее его содержание в верхних слоях воды составляет 6—8 мл/л или в 21 раз ниже, чем в атмосфере. Содержание кислорода в воде обратно пропорционально температуре. С повышением температуры и солености воды концентрация в ней кислорода понижается. В слоях, сильно заселенных животными и бактериями, может создаваться дефицит кислорода из-за усиленного его потребления. Так, в Мировом океане богатые жизнью глубины от 50 до 1000 м характеризуются резким ухудшением аэрации. Она в 7-10 раз ниже, чем в поверхностных водах, населенных фитопланктоном. Около дна водоемов условия могут быть близкими к анаэробным.

При застойном режиме в небольших водоемах вода также резко обедняется кислородом. Дефицит его может возникнуть и зимой подо льдом. При концентрации кислорода ниже 0,3-3,5 мл/л жизнь аэробов в воде невозможна. Содержание кислорода в воде оказывается лимитирующим фактором (табл. 5.2).

**Таблица 5.2 — Потребность в кислороде у различных видов пресноводных рыб**

| Потребность в кислороде, ($см^3$/л) | Виды рыб |
|---|---|
| 7—11 | Виды рыб холодных и быстрых вод: форель (Salmio frutta), гольян (Phoxinus phoxinus), подкаменщик (Cottus gobio) |
| 5—6 | Хариус (Thymallus thymallus), пескарь обыкновенный (Gobio gobio), голавль (Zeuciscus cephalus), налим (Lota lota) |
| 4 | Плотва (Rutilus rutilus), ерш (Acerina cerina) |
| 0,5 | Линь (Tinea tinea) |

Среди водных обитателей значительно количество видов, способных переносить широкие колебания содержания кислорода в воде, вплоть до почти полного его отсутствия, — так называемые *эвриоксибионты.* К ним относятся пресноводные олигохеты (Tubifex tubifex), брюхоногие моллюски (Viviparus viviparus). Очень слабое насыщение воды кислородом из рыб могут выдерживать сазан, линь, карась.

Однако целый ряд видов является *стеноксибионтными,* т. е. могут существовать только при достаточно высоком насыщении воды кислородом, например, радужная форель, кумжа, гольян и др. Многие виды живых организмов способны при недостатке

кислорода впадать в неактивное состояние, так называемый *анаксибиоз,* и таким образом переживать неблагоприятный период.

Дыхание гидробионтов осуществляется как через поверхность тела, так и через специализированные органы — жабры, легкие, трахеи. Нередко покровы тела могут служить дополнительным органом дыхания. У отдельных видов встречается комбинирование водного и воздушного дыхания, например, двоякодышащие рыбы, сифонофоры, дискофанты, многие легочные моллюски, ракообразные Gammarus lacustris и др. Вторичноводные животные сохраняют обычно атмосферный тип дыхания, как энергетически более выгодный, и поэтому нуждаются в контактах с воздушной средой. К ним относятся ластоногие, китообразные, водяные жуки, личинки комаров и т. д.

*Углекислый газ.* В водной среде живые организмы кроме недостатка света, кислорода могут испытывать недостаток доступной углекислоты, например, растения для фотосинтеза. Углекислота поступает в воду в результате растворения углекислого газа, содержащегося в воздухе, дыхания водных организмов, разложения органических остатков и высвобождения из карбонатов. Содержание углекислого газа в воде колеблется в пределах 0,2-0,5 мл/л или в 700 раз больше, чем в атмосфере. $CO_2$ растворяется в воде в 35 раз лучше кислорода. Морская вода является главным резервуаром углекислого газа, так как содержит от 40 до 50 $см^3$ газа на литр в свободной или связанной форме, что в 150 раз превышает его концентрацию в атмосфере.

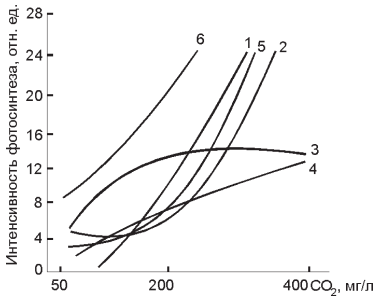



**Рисунок 5.33 — Увеличение фотосинтеза водных растений с повышением концентрации $CO_2$ в воде (по А. А. Потапову, 1956)**

*1 — Potamogeton pectinatus, 2 — Myriophullum vertieillatum, 3 — P. perfoliatus, 4 — P. lucens, 5 — Cladophora sp.,* 6 *— Utricularia vulgaris*

Углекислый газ, содержащийся в воде, принимает участие в формировании известковых скелетных образований беспозвоночных животных и обеспечивает фотосинтез водных растений. При интенсивном фотосинтезе растений идет усиленное потребление углекислого газа (0,2-0,3 мл/л в час), что приводит к ее дефициту. На увеличение содержания $CO_2$ в воде гидрофиты реагируют, повышая фотосинтез (рис. 5.33).

Дополнительным источником $CO_2$ для фотосинтеза водных растений является также углекислота, которая выделяется при разложении двууглекислых солей и их переходе в углекислые:

$$Ca(HCO_3)_2 \rightarrow CaCO_3 + CO_2 + H_2O$$

Малорастворимые карбонаты, которые при этом образуются, оседают на поверхность листьев в виде известкового налета или корочки, хорошо заметной при обсыхании многих водных растений.

## 5.7. Концентрация водородных ионов

Концентрация водородных ионов (pH) нередко сказывается на распределении водных организмов. Пресноводные бассейны с pH 3,7— 4,7 считаются кислыми, 6,95-7,3 нейтральными, с pH более 7,8 — щелочными. В пресных водоемах pH испытывает значительные колебания, нередко в течение суток. Морская вода более щелочная, и pH ее меньше изменяется, чем пресной. С глубиной pH уменьшается.

Значения pH, свойственное некоторым природным веществам, приведены в табл. 5.3.

**Таблица 5.3 — Значение pH, свойственное некоторым природным веществам**

| Раствор | pH |
|---|---|
| Желудочный сок | 1,73 |
| Винная кислота | 2,2 |
| Муравьиная кислота | 2,3 |
| Питьевой уксус | 3,1 |
| Моча | 5,3-6,0 |
| Чистая вода | 7,0 |
| Кровь | 7,32-7,35 |
| Морская вода | 8,3 |
| Бура | 9,2 |
| Известковая вода (насыщенная) | 12,3 |

Из растений при pH меньше 7,5 растут полушник (Jsoetes), ежеголовник (Sparganium). В щелочной среде (pH= 7,7-8,8) распространены многие виды рдестов, элодея, при pH=8,4-9 сильного развития достигает Typha angustifolia. Кислые воды торфяников способствуют развитию сфагновых мхов.

Большинство пресноводных рыб выдерживает pH от 5 до 9 (рис. 5.34). Если pH меньше 5, наблюдается массовая гибель рыб, а выше 10 — погибают все рыбы и другие животные.

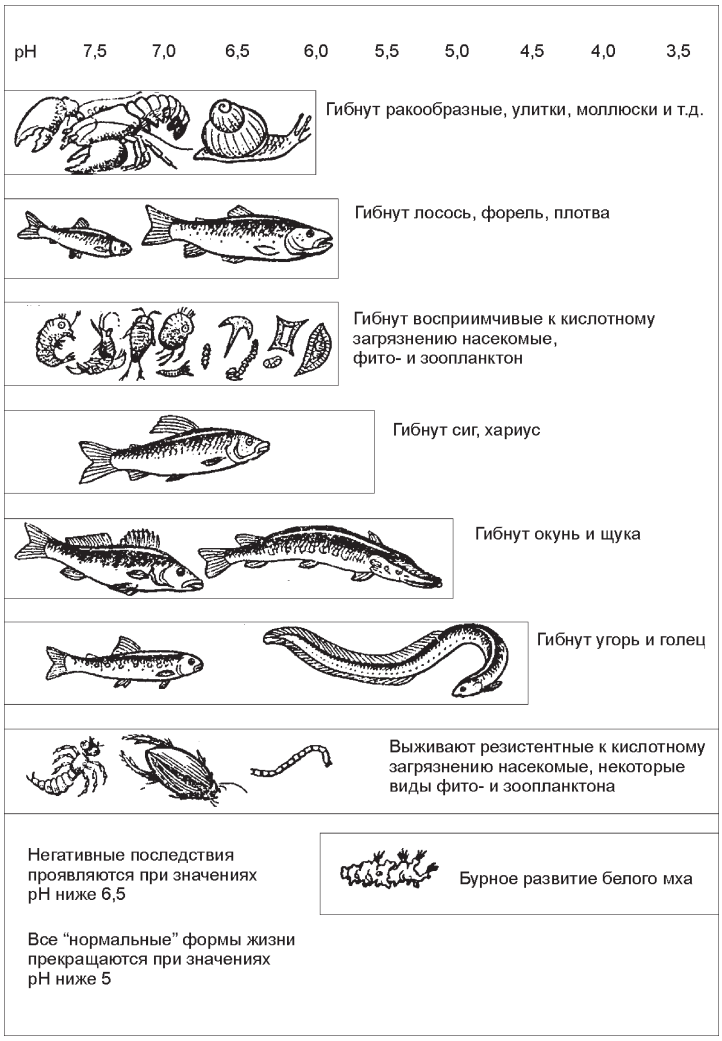



**Рисунок 5.34 — Влияние кислотности материковых вод на выживание организмов (по Г. В. Войткевич, В. А. Вронскому, 1989)**

В озерах с кислой средой часто встречаются личинки двукрылых из рода Chaoborus, а в кислых водах болот распространены раковинные корненожки (Testaceae), отсутствуют пластинчатожаберные моллюски из рода беззубок (Unio), редко встречаются другие моллюски.

## 5.8. Экологическая пластичность организмов водной среды

Вода является стабильной средой и абиотические факторы претерпевают сравнительно незначительные колебания. Поэтому водные организмы обладают по сравнению с наземными меньшей экологической пластичностью. Пресноводные растения и животные более пластичны, чем морские, так как пресная вода как среда жизни более изменчива. Оценивают широту экологической пластичности гидробионтов не только в целом к комплексу факторов (эври- и стенобионтность), но и по отдельности.

Так, установлено, что прибрежные растения и животные в отличие от обитателей открытых зон главным образом эвритермные и эвригалинные организмы, вследствие того, что температурные условия и солевой режим вблизи берега довольно изменчивы — прогреваемость солнцем и относительно интенсивное охлаждение, опреснение притоком воды из ручьев и рек, в частности, в период дождей, и т. д. В качестве примера можно привести лотос, который относится к типичным стенотермным видам, произрастает только в мелких, хорошо прогреваемых водоемах. Обитатели поверхностных слоев по сравнению с глубоководными формами по указанным причинам оказываются более эвритермными и эвригалинными.

Экологическая пластичность является важным регулятором расселения организмов. Доказано, что гидробионты с высокой экологической пластичностью распространены широко, например, элодея. Противоположный же пример — рачок артемия (Artemia solina), живущий в небольших водоемах с очень соленой водой, является типичным стеногалинным представителем с узкой экологической пластичностью. По отношению же к другим факторам он обладает значительной пластичностью и в соленых водоемах встречается довольно часто.

Экологическая пластичность зависит от возраста и фазы развития организма. Например, морской брюхоногий моллюск Littorina во взрослом состоянии при отливах ежедневно длительное время обходится без воды, и в то же время его личинки ведут планктонный образ жизни и не переносят высыхания.

## 5.9. Особенности адаптации растений к водной среде

Водные растения имеют значительные отличия от наземных растительных организмов. Так, способность водных растений поглощать влагу и минеральные соли непосредственно из окружаю-

щей среды отражается на их морфологической и физиологической организации. Характерным для водных растений является слабое развитие проводящей ткани и корневой системы. Корневая система служит, главным образом, для прикрепления к подводному субстрату и не выполняет функции минерального питания и водоснабжения, как у наземных растений. Минеральное питание водных растений осуществляется всей поверхностью их тела.

Значительная плотность воды дает возможность растениям обитать во всей ее толще. У низших растений, заселяющих различные слои и ведущих плавающий образ жизни, для этого имеются специальные придатки, которые увеличивают их плавучесть и позволяют им удерживаться во взвешенном состоянии. Высшие гидрофиты имеют слабо развитую механическую ткань. Как уже отмечалось выше, в их листьях, стеблях, корнях располагаются воздухоносные межклеточные полости, увеличивающие легкость и плавучесть взвешенных в воде и плавающих на поверхности органов, что также способствует омыванию внутренних клеток водой с растворенными в ней солями и газами. Гидрофиты отличаются большой поверхностью листьев при малом общем объеме растения, что обеспечивает им интенсивный газообмен при недостатке растворенного в воде кислорода и других газов.

**Рисунок 5.35 — Сальвиния плавающая**

У ряда водных организмов развита разнолистность, или *гетерофилия.* Так, у сальвинии (Salvinia) настоящих корней нет, их функции выполняют листья. Погруженные в воду листья обеспечивают минеральное питание, а плавающие – органическое. У основания подводных листьев располагаются пучками по 3-8 шаровидных спорокарпия, служащие для размножения (рис. 5.35).

Растения водяного ореха (чилима) имеют розетку ромбических, кожистых плавающих листьев. Стебель тонкий, длинный, ветвистый (рис. 5.36). Погруженные листья расположены супротивно, линейные и рано опада-

**Рисунок 5.36 — Водяной орех (чилим) и плод**

ющие. При их основании развиваются волосовидные зеленые придаточные корни, выполняющие функции корней и листьев. Мелкие белые самоопыляемые на коротких войлочных цветоножках расположены в пазухах плавающих листьев. Плоды (2 -2,5 см в поперечнике) бурые и рогатые осенью погружаются на дно, где и прорастают весной.

Важной особенностью адаптации растений к обитанию в водной среде является и то, что листья, погруженные в воду, как правило, очень тонкие. Часто хлорофилл в них располагается в клетках эпидермиса, что способствует усилению интенсивности фотосинтеза при слабом освещении. Такие анатомо-морфологические особенности наиболее четко выражены у водяных мхов (Riccia, Fontinalis), валлиснерии (Vallisneria spiralis), рдестов (Potamageton).

Защитой от вымывания или выщелачивания минеральных солей из клеток водных растений является выделение специальными клетками слизи и образование эндодермы из более толстостенных клеток в виде кольца.

Относительно низкая температура водной среды обусловливает отмирание вегетирующих частей у погруженных в воду растений после образования зимних почек и замену летних тонких нежных листьев более жесткими и короткими зимними. Низкая температура воды отрицательно сказывается на генеративных органах водных растений, а высокая ее плотность затрудняет перенос пыльцы. В связи с этим водные растения интенсивно размножаются вегетативным путем. Большинство плавающих на поверхности и погруженных растений выносят цветоносные стебли в воздушную среду и размножаются половым путем. Пыльца, а также образующиеся плоды и семена, распространяются поверхностными течениями. Это явление носит название *гидрохории.* К гидрохорным относятся не только водные, а также многие прибрежные растения. Их плоды имеют высо-

кую плавучесть, длительное время находятся в воде и не теряют при этом всхожесть. Например, водой переносятся плоды и семена стрелолиста (Sagittaria sagittofolia), сусака (Butomus umbellatus), частухи (Alisma plantago-aguatica), плоды многих осок (Carex), заключенные в своеобразные мешочки с воздухом. Таким же образом расселился сорняк гумай (Sorgnum halepense) вдоль реки Вахш по каналам.

### 5.10. Особенности адаптации животных к водной среде

У животных, обитающих в водной среде, по сравнению с растениями, адаптивные особенности более многообразны, к ним относятся такие, как *анатомо-морфологические, поведенческие, физиологические* и другие.

Расположение дыхательного отверстия на теменной части головы позволяет дельфину сделать выдох и вдох, не замедляя движения, проходя по касательной под поверхностью воды (рис. 5.37).

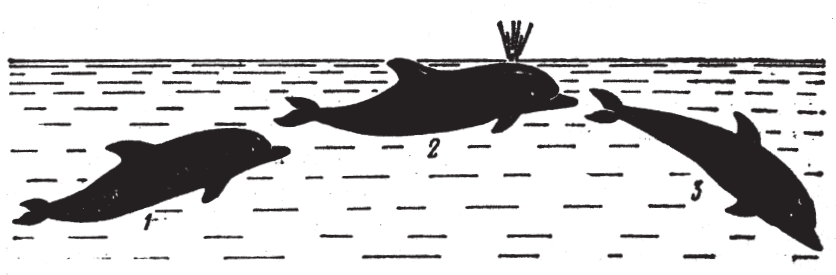



**Рисунок 5.37 — Дельфин**

*Примечание: 1 — дельфин приближается к поверхности; 2 — выдох и вдох; 3 — дельфин уходит под воду*

Животные, обитающие в толще воды, обладают в первую очередь приспособлениями, которые увеличивают их плавучесть и позволяют противостоять движению воды, течениям. Донные же организмы вырабатывают приспособления, которые препятствуют поднятию их в толщу воды или уменьшают плавучесть, что позволяет удержаться на дне, включая и быстро текущие воды.

У мелких форм, живущих в толще воды, отмечается редукция скелетных образований. Так, у простейших (Radiolaria, Rhizopoda) раковины обладают пористостью, кремневые иглы скелета внут-

ри полые (рис. 5.8). Удельная плотность гребневиков (Ctenophora), медуз (Scyphozoa) уменьшается благодаря наличию воды в тканях. Скопление капелек жира в теле (ночесветки — Noctiluca, радиолярии —Radiolaria) способствует увеличению плавучести. Крупные скопления жира наблюдаются у некоторых ракообразных (Cladocera, Copepoda), рыб и китообразных. Удельную плотность тела снижают и тем самым повышают плавучесть плавательные пузыри, наполненные газом, которые имеют многие рыбы. У сифонофор (Physalia, Velella) развиты мощные воздухоносные полости.

Для животных, пассивно плавающих в толще воды, характерно не только уменьшение массы, но и увеличение удельной поверхности тела. Это связано с тем, что чем больше вязкость среды и выше удельная поверхность тела организма, тем он медленнее погружается в воду. У животных уплощается тело, на нем образуются шипы, выросты, придатки, например, у жгутиковых (Leptodiscus, Craspeditella), радиолярий (Aulacantha, Chalengeridae) и др.

Большая группа животных, обитающих в пресной воде, при передвижении использует поверхностное натяжение воды (поверхностную пленку). По поверхности воды свободно бегают клопы водомерки (Gyronidae, Veliidae), жуки вертячки (Gerridae) и др. (рис.5.8, 5.38).

Членистоногое, касающееся воды, окончанием своих придатков, покрытых водоотталкивающими волосками, вызывает деформацию ее поверхности с образованием вогнутого мениска (рис. 5.39). Когда подъемная сила (F), направленная вверх, больше массы животного, последнее и будет удерживаться на воде благодаря поверхностному натяжению.

Таким образом, жизнь на поверхности воды возможна для сравнительно мелких животных, так как масса растет пропорционально объему, а поверхностное натяжение увеличивается, как линейная величина.

Активное плавание у животных осуществляется с помощью ресничек, жгутиков, изгибания тела, реактивным способом за счет энергии выбрасываемой струи воды. Наибольшего совершенства реактивный способ передвижения достиг у головоногих моллюсков. Так, некоторые кальмары развивают скорость при выбрасывании воды до 40-50 км/час (рис. 5.40).

У крупных животных нередко имеются специализированные конечности (плавники, ласты), тело имеет обтекаемую форму и по-

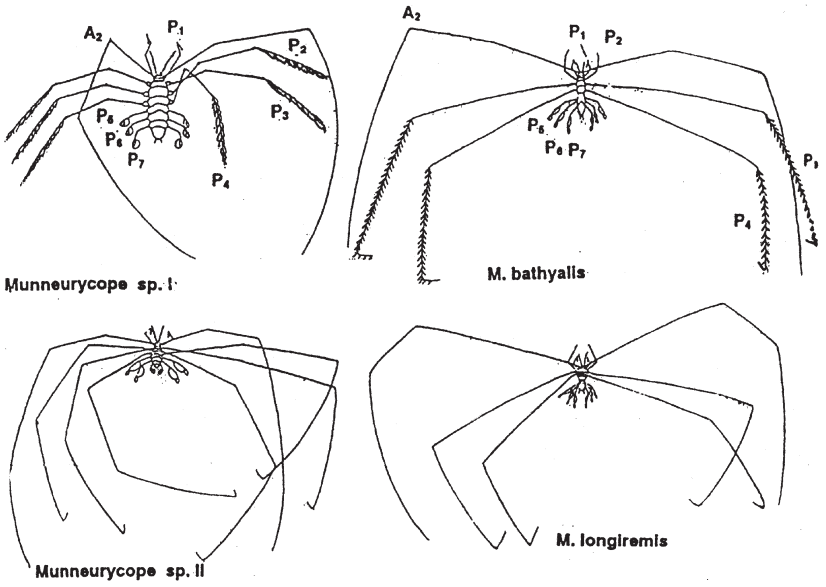



**Рисунок 5.38 — Четыре вида муннопсид**

*Примечание:* Слева — *шестиногие виды рода Munneurycope (новые, не описанные виды);* справа — *четвероногие виды рода Munnopsis. $A_2$ — антенны (усики) 2-й пары, $P_1$-$P_7$ — переоподы (ходильные и плавательные ноги) 1-7-й пар. Масштаб 35 мм.*

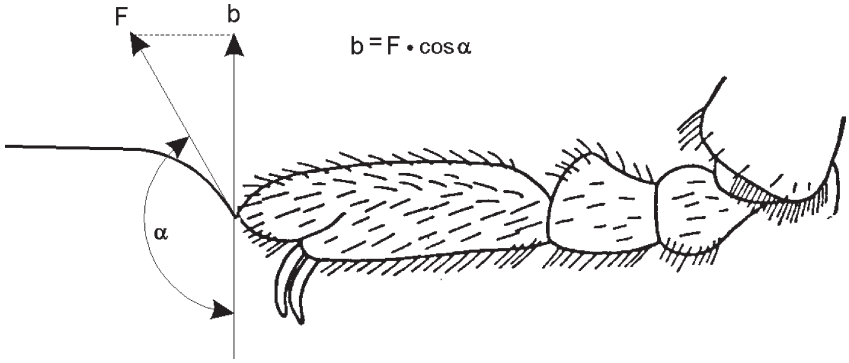



**Рисунок 5.39 — Тарзус передней ножки клопа Velia, живущего на поверхности воды (из Р. Дажо, 1975)**

*Поверхность деформирована углом а, в пределах от 90 до 180°, что создает подъемную силу F, направленную вверх*

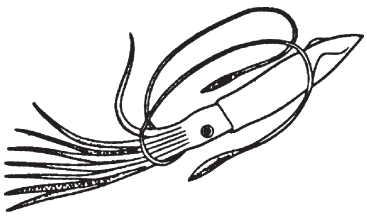


**Рис. 5.40 — Кальмар**

крыто слизью (рис. 5.6), что позволяет этим животным развивать достаточно высокую скорость передвижения, преодолевая сопротивление воды.

Встречаются рыбы, способные к полету. Меньше секунды находятся в воздухе уклейка или голавль, охотящиеся за низко летящими над рекой насекомыми, дольше — толстолобик, напуганный, например, шумом лодочного мотора и выскакивающий из воды на высоту до 2 метров. Более длительное пребывание над водой — распространенное явление у рыб в теплых водах Атлантического, Индийского и Тихого океанов (рис. 5.41).

Эти сравнительно небольшие (15-45 см) рыбы не только великолепные пловцы, но и летуны. Разогнавшись в воде до скорости 60-65 км в час, они отрываются от нее и, расставив в стороны

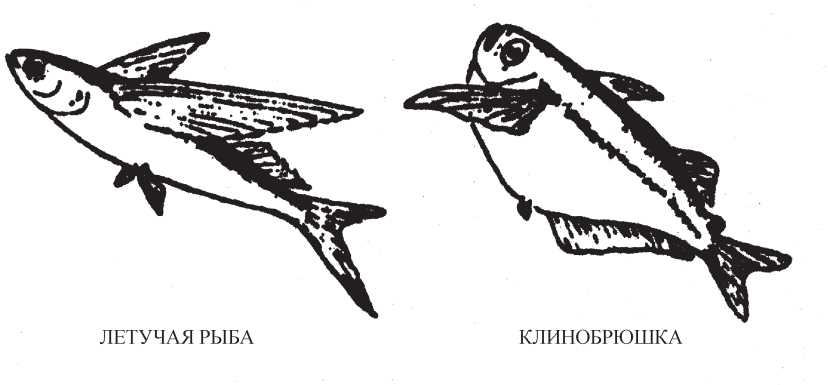



**Рис. 5.41 — Летучая рыба и клинобрюшка**

свои длинные грудные плавники, совершают планирующий полет над океаном на расстояние 100-400 метров.

В пресных водах Южной Америки представители семейства клинобрюхих способны к настоящему, машущему полету. Эти маленькие (3-9 см) рыбки имеют уплощенное с боков тело, выпяченное

брюшко, грудные плавники короче, чем у морских рыб, снабжены сильно развитыми мышцами. Спасаясь от хищников, клинобрюшки выскакивают из воды, а затем при помощи очень частых взмахов грудных плавников летят по воздуху несколько метров (рис. 5.41).

Только в водной среде встречаются неподвижные, ведущие прикрепленный образ жизни животные: гидроиды (Hydroidea), коралловые полипы (Anthozoo), морские лилии (Crinoidea), двустворчатые моллюски (Bivalvia) и др. (рис. 5.42). Для них характерны своеобразная форма тела, незначительная плавучесть (плотность тела больше плотности воды) и специальные приспособления для прикрепления к субстрату.

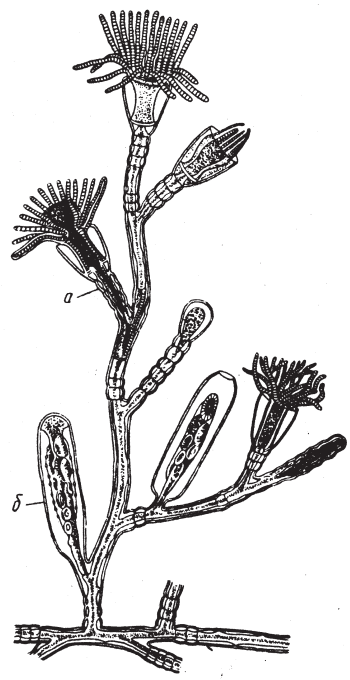



**Рис. 5.42 — Часть колонии гидроидного полипа Obelia**
*Примечание:* а — *гидрант;* б — *бластостиль с медузными почками*

Водные животные большей частью пойкилотермны. У гомойотермных животных, например, у китообразных, ластоногих образуется значительный слой подкожного жира, который выполняет теплоизоляционную функцию.

Глубоководные животные отличаются специфическими чертами организации: исчезновение или слабое развитие известкового скелета, увеличение размеров тела, нередко — редукция органов зрения, усиление развития осязательных рецепторов и т.д.

Осмотическое давление и ионное состояние растворов в теле животных обеспечивается сложными механизмами водно-солевого обмена. Наиболее распространенным способом поддержания постоянного осмотического давления является регулярное удаление поступающей в организм воды с помощью пульсирующих вакуолей и органов выделения. Так, пресноводные рыбы избыток воды удаляют усиленной работой выделительной системы, а соли поглощают через жа-

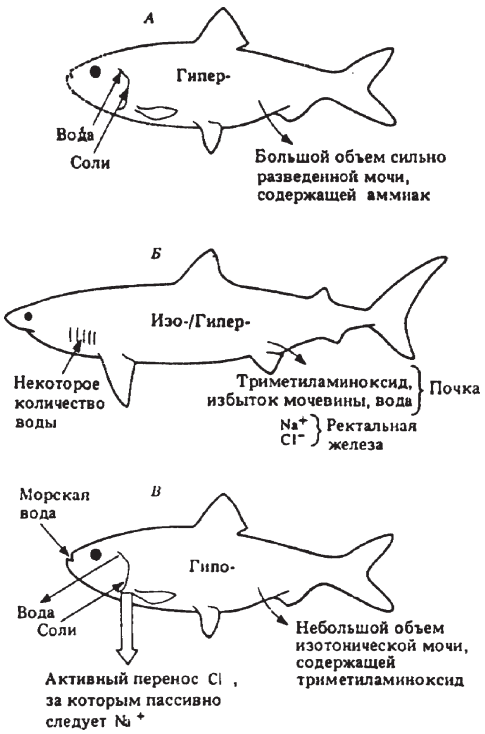



**Рисунок 5.43 — Экскреция и осморегуляция у пресноводных костистых рыб (А), пластинчатожаберных (Б) и морских костистых рыб (В) (из Н. Грина и др., 1993)**

*Примечание. Сокращения гипо-, изо- и гипер- указывают тоничность внутренней среды по отношению к внешней*

берные лепестки. Морские же рыбы вынуждены пополнять запасы воды и поэтому пьют морскую воду, а излишки поступающих с водой солей выводят из организма через жаберные лепестки (рис. 5.43). Целый ряд гидробионтов обладают особым характером питания — это отцеживание или осаждение взвешенных в воде частиц органического происхождения, многочисленных мелких организмов. Такой способ питания не требует больших затрат энергии на поиски добычи и характерен для пластинчатожаберных моллюсков, сидячих иглокожих, асцидий, планктонных рачков и др. Животные-фильтраторы выполняют важную роль в биологической очистке водоемов (рис. 5.44).

Пресноводные дафнии, циклопы, а также самый массовый в океане рачок Calanus finmarchicus отфильтровывает в сутки до 1,5 л воды на особь. Мидии, обитающие на площади в 1 м$^2$, могут прогонять через мантийную полость 150—280 м$^3$ воды за сутки, осаждая взвешенные частицы.

Кораллы привлекают множество разнообразных животных. Некоторые питаются мягкими коралловыми полипами, другие используют коралл как убежище в случае опасности или как постоянное место жительства, третьи, наконец, питаются первыми двумя категориями (рис. 5.45).

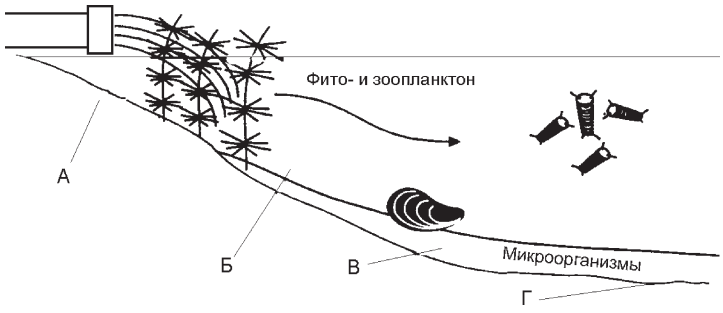



**Рисунок 5.44 — Биологическое самоочищение реки и других небольших водоемов:**

*А — соли металлов и удобрения;* Б *— взвешенные органические частицы; растворенная органика, фитопланктон, зоопланктон, микроорганизмы; В — крупные органические частицы в осадках, детрит; Г — органические осадки детрита, нефтепродукты*

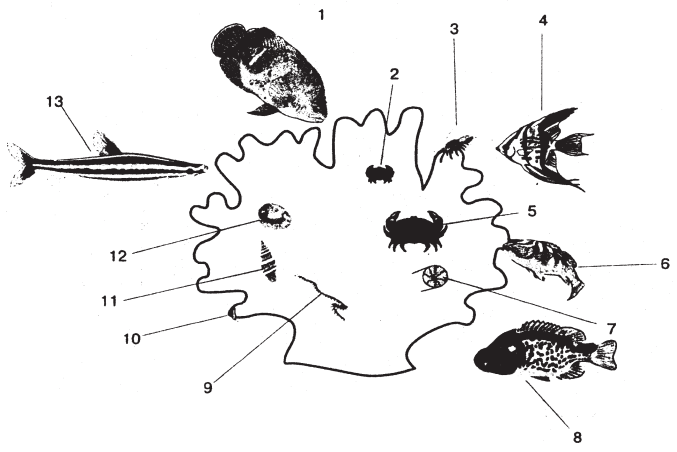



**Рисунок 5.45 — Морские обитатели колонии кораллов:**

*1 — рыба бабочка; 2 — мелкий крабик; 3 —креветка; 4 — рыба-ангел; 5 — коралловый краб; 6 — коралловый бычок; 7 — сверлящая губка; 8 — пятнистый дасциллус; 9 — многощетинковый червь; 10 — морской желудь; 11 — сверлящая улитка; 12 — сверлящий моллюск «морской финик»; 13 — рыба-попугай; 14 — трубчатый червь*

У животных, ведущих скрытный, затаивающийся образ жизни, полезными оказываются приспособления, придающие им сходство с предметами окружающей среды (рис.5.46).

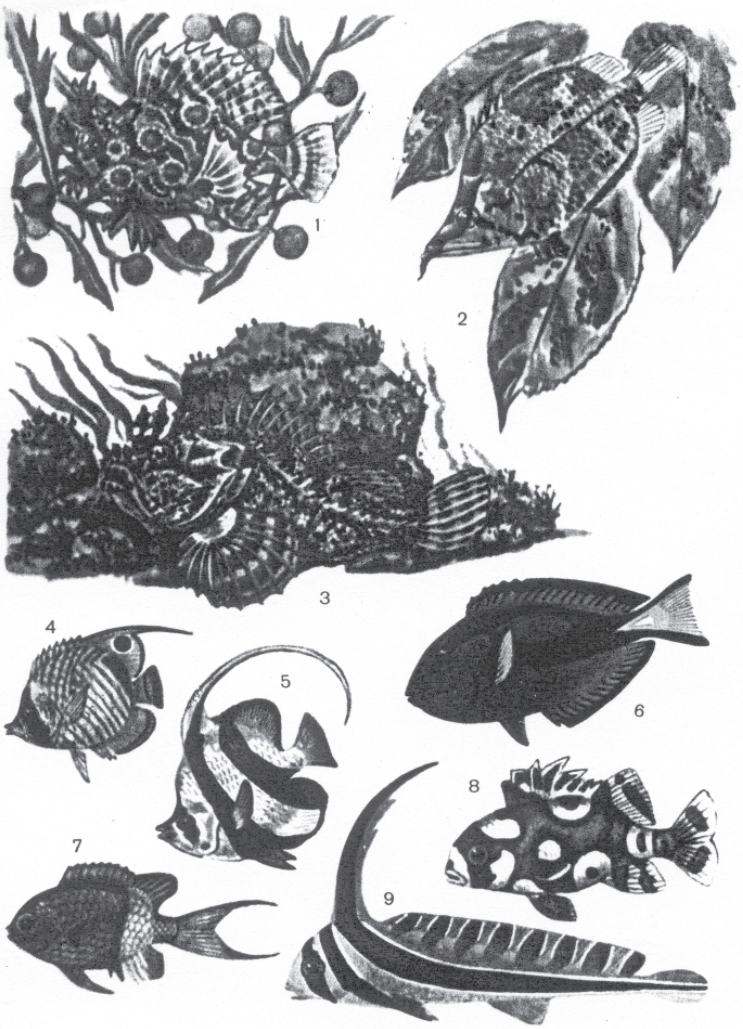



**Рисунок 5.46 — Криптическая и расчленяющая окраска у рыб:**
*1 — саргассова рыба; 2 — рыба-лист; 3 — черноморская скорпена; 4 — рыба-бабочка; 5 — возничий; 6 — хирург; 7 — хромис; 8 — плекторинхус; 9 — малый рыцарь.*

Причудливая форма тела у рыб, обитающих в зарослях водорослей (рис.5.47), помогает им успешно скрываться от врагов.

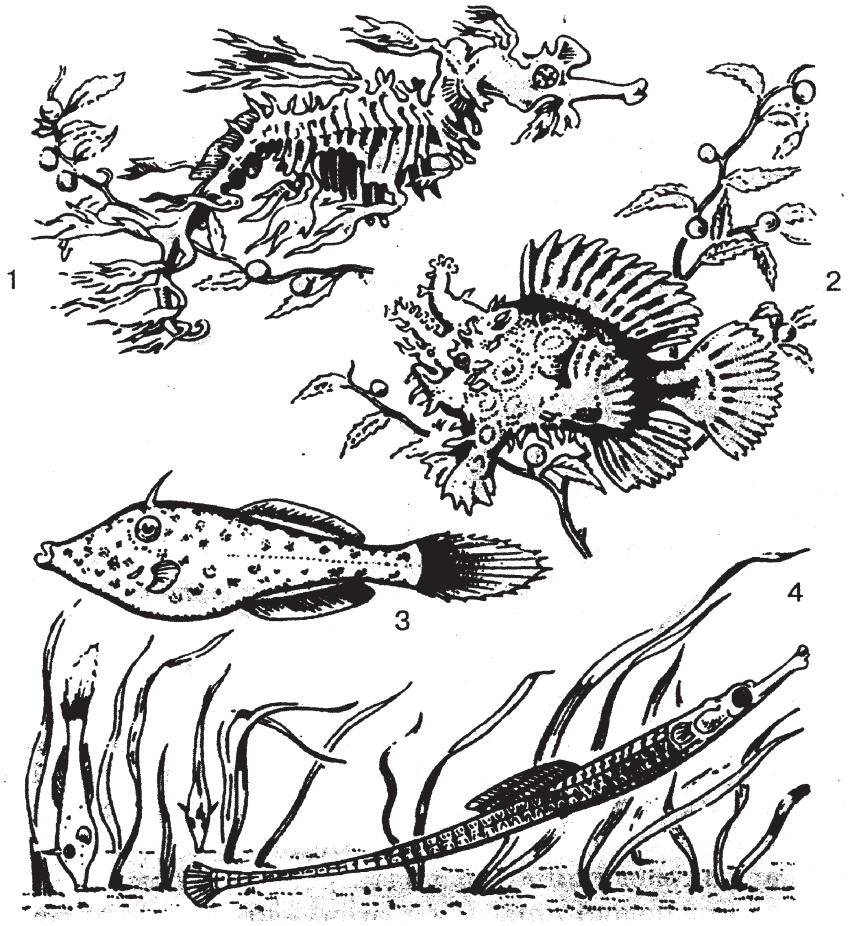



**Рисунок 5.47 — Рыбы зарослей:**
*1 — морской конек-тряпичник; 2 — рыба-клоун; 3 — алютера; 4 — морская игла*

В связи с быстрым затуханием световых лучей в воде жизнь в постоянных сумерках или во мраке сильно ограничивает возможности зрительной ориентации гидробионтов. Но среди глубоководных рыб есть виды, например семейства Malacosteidae, обладающие спо-

собностью светиться (рис. 5.48). Они могут опознавать друг друга по «фонарикам», невидимым для хищников и освещать самим добычу, оставаясь незамеченными.

**Рисунок 5.48 — Malacosteus niger.**

*Вверху – рыба с раскрытой пастью, в середине – череп; внизу – общий вид сбоку. Показаны подглазничный и заглазничный фотофоры; первый (полулунной формы) излучает красный, второй – зеленовато-синий свет. Из: Urania-Tierreich. Fische – Lurche – Kriechriere/ Leipzig, 1967; J.S. Nelson. Fishes of the World. New Work, 1976.*

Звук распространяется в воде быстрее, чем в воздухе, и ориентация на звук у гидробионтов развита лучше зрительной. Отдельные виды улавливают даже инфразвуки. Звуковая сигнализация служит чаще всего для внутривидовых взаимоотношений: ориентации в стае, привлечения особей другого пола и т.д. Китообразные, например, отыскивают пищу и ориентируются при помощи *эхолокации* — восприятия отраженных звуковых волн. Принцип локатора дельфина заключается в излучении звуковых волн, которые распространяются перед плывущим животным. Встречая препятствие, например рыбу, звуковые волны отражаются и возвращаются к дельфину, который слышит возникающее эхо и таким образом обнаруживает предмет, вызывающий отражение звука (рис. 5.49).

Известно около 300 видов рыб, которые способны генерировать электричество и использовать его для ориентации и сигнализации. Так, в Африке обнаружена новая разновидность сомов, способных не только воспринимать электрические сигналы, но и создавать слабое электрическое поле (рис. 5.50).

Особенно интересным представляется тот факт, что электрические сигналы возникают лишь при взаимном антагонизме двух

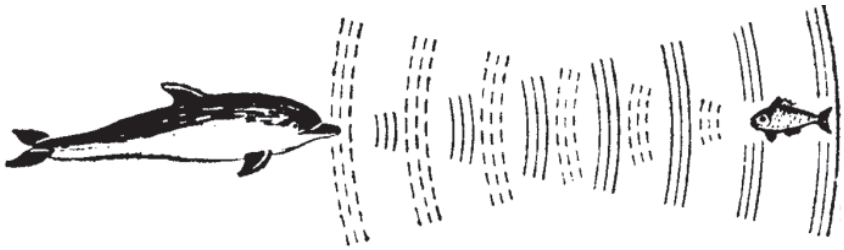


**Рисунок 5.49 — Принцип работы локатора дельфина**

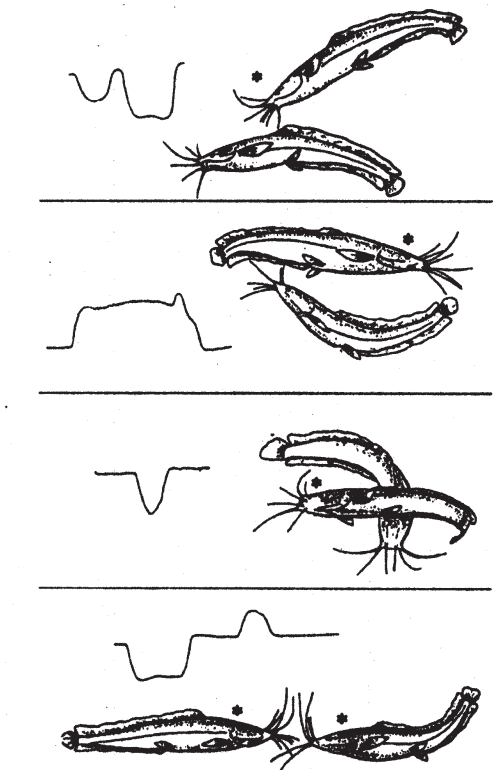


**Рисунок 5.50 — Электросвязь между сомами.**
*Примечание: Справа на каждом кадре видеозаписи – сомы в угрожающих позах. Слева – вид импульсов разряда электрических органов. Особь, генерирующая разряд, отмечена звездочкой.*

**Рисунок 5.51 — Электрические рыбы**

особей и никогда при иных обстоятельствах – даже при охоте за добычей. Ряд рыб (электрический скат, электрический угорь и др.) используют электрические поля для защиты и нападения (рис. 5.51).

Экспериментальными исследованиями установлено, что практически все рыбы, как морские, так и пресноводные, способны излучать очень слабые электрические разряды, которые можно уловить лишь с помощью специальных приборов. Эти разряды играют важную роль в поведенческих реакциях рыб, особенно постоянно держащихся большими стаями.

Всем без исключения водным организмам свойственен наиболее древний способ ориентации — восприятие химизма среды. Хеморецепторы многих гидробионтов (лососей, угрей и др.) обладают чрезвычайной чувствительностью. В тысячекилометровых миграциях они с поразительной точностью находят места нерестилищ и нагула.

Смена условий в водной среде вызывает и определенные поведенческие реакции организмов. С изменением освещенности, температуры, солености, газового режима и других факторов связаны вертикальные (опускание вглубь, поднятие к поверхности) и горизонтальные (нерестовые, зимовальные и нагульные) миграции животных. В морях и океанах в вертикальных миграциях принимают участие миллионы тонн гидробионтов, а при горизонтальных миграциях водные животные могут преодолевать сотни и тысячи километров.

Нередко среди водных организмов отмечаются способности к строительству. К ним, например, относится водяной паук серебрянка, строящий в воде из паутины воздушный колокол (рис. 5.52).

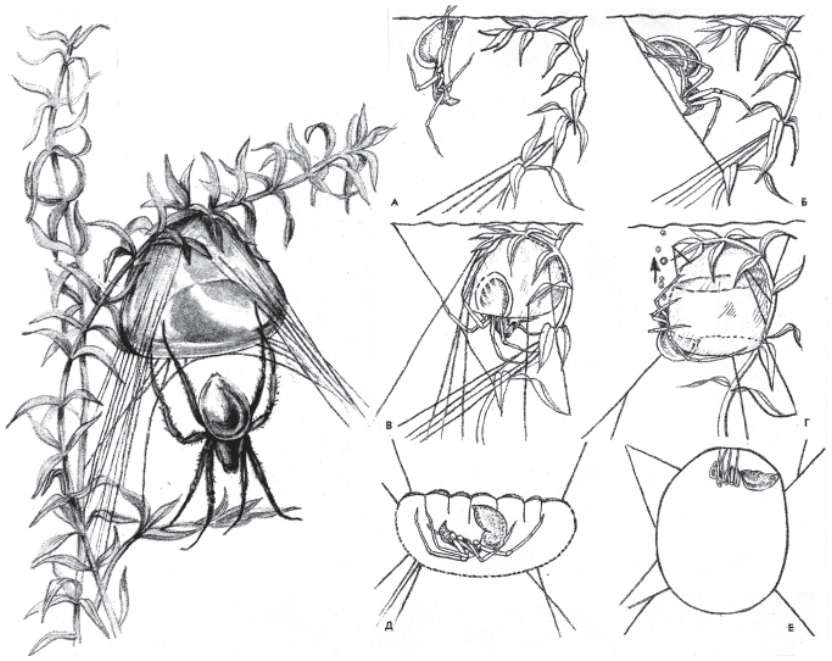



**Рисунок 5.52 — Водяной паук серебрянка и этапы строительства в воде воздушного колокола**

*Примечание: а – в – строительство воздушного колокола; г – самка удаляет из колокола отработанный воздух; д – брачный колокол с самцом внутри; е – зимовочный колокол.*

В прибрежных водах Тихого океана живут рыбы из семейства прыгунов. Они получают для дыхания кислород в основном через слизистую оболочку рта. Во время отлива и при метании икры прыгуны прячутся в глубокие щели в слоях прибрежной грязи. Прежде чем спрятаться в щель грязевого слоя, рыбы заглатывают воздух, а затем надолго исчезают в щели, соединяющиеся с камерами, имеющими водяные затворы (рис. 5.53).

Верхняя часть камер заполнена воздухом, принесенным прыгунами во рту. Иногда запасы воздуха равняются многим литрам. В воздушном пространстве этих камер развивается отложенная и прикрепленная к потолку икра.

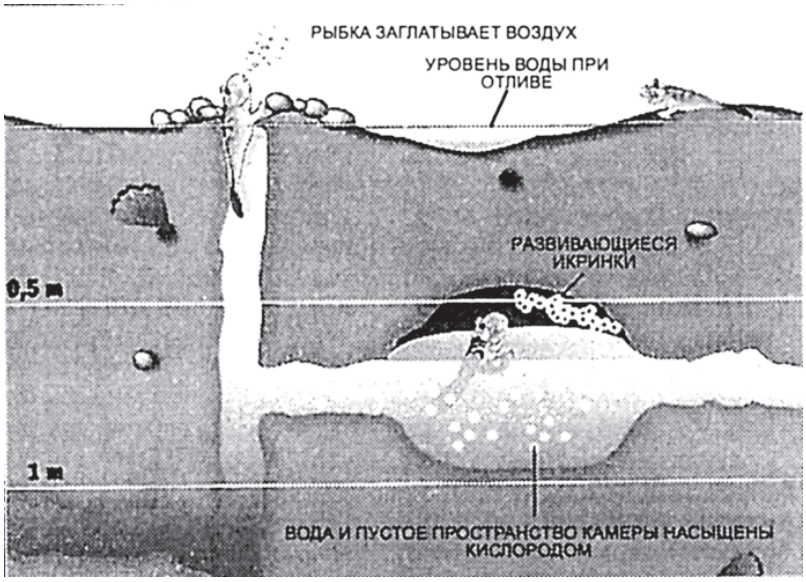



**Рисунок 5.53 — Рыбы – строители из семейства прыгунов.**

На Земле существует много временных, неглубоких водоемов, возникающих после разлива рек, сильных дождей, таяния снега и т.д. Общими особенностями обитателей пересыхающих водоемов является способность давать за короткие сроки многочисленное потомство и переносить длительные периоды без воды, переходя в состояние пониженной жизнедеятельности — *гипобиоза.*

## Задания к практическим занятиям

**Задание 5.1.** Изучить водную среду, как особое местообитание живых организмов.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды, аудио- видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания:* Пользуясь учебными наглядными пособиями, опорной схемой (рис. 5.54), студенты изучают водную среду, как особое местообитание живых организмов.

Результаты отражают в рабочей тетради.

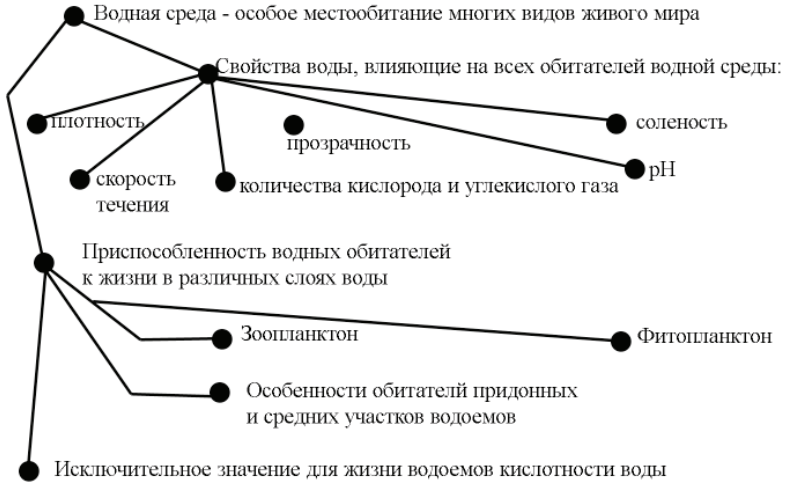



**Рисунок 5.54 — Водная среда как особое местообитание живых организмов (по Т.А. Козловой, Т.С. Суховой, В.И. Сивоглазову, 1996).**

**Задание 5.2.** Изучить взаимосвязи животных и растительных организмов, обитающих в водной среде (по И.Д. Звереву, 1998).

*Материалы и оборудование:* 1. 0,5 литровые стеклянные банки с плотными крышками; 2. вода речная или озерная; 3. улитки; 4. элодея; 5. линейки; 6. цветные карандаши; 7. аудио-видеоаппаратура; 8. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания:* Банки заполняют речной или озерной водой. В одну из банок помещают улитку, во вторую – улитку и элодею, в третью – элодею, четвертую оставляют только с водой (контроль), рисунок 5.55.

Количеством организмов, освещенностью и температурой в опыте можно варьировать. Все изменения условий отмечаются в рабочей тетради, в которую вносятся характеристики состояния улиток (активность движения и питания) и элодей, количество живых существ, соотношение между растениями и животными. Выясняется, какое значение имеет в опыте свет или температура. Определяется взаимосвязь между живыми организмами и водной средой.

**Задание 5.3.** Изучить анатомические особенности гидатофитов и гидрофитов (по Н.М. Черновой, 1986).

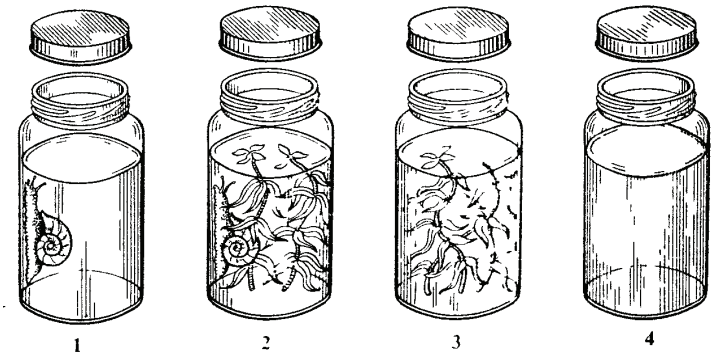



**Рисунок 5.55 — Изучение взаимосвязи животных и растительных организмов, обитающих в водной среде (по И.Д. Звереву, 1998).**

*Примечание: 1. банки с прудовиком; 2. с элодеей и прудовиком; 3. с элодеей; 4. контрольная проба.*

Материалы и оборудование: 1. урути; 2. камыш озерный; 3. рдест плавающий; 4. рдест курчавый; 5. лезвия; 6. микроскопы; 7. стекла предметные и покровные; 8. вода дистиллированная; 9. линейки; 10. цветные карандаши; 11. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания:* Приготовить поперечные срезы частей растений. Рассмотреть их под микроскопом, отметив анатомические особенности (рис. 5.56).

Результаты отразить в рабочей тетради.

**Задание 5.4.** Изучить анатомическое строение растений сфагновых болот (по Н.М. Черновой, 1986).

*Материалы и оборудование:* 1. фиксированные в спирте (с глицерином) листья брусники – Vaccinium vitis-idaea L., багульника – Ledum palustre L., ветвистые молодые корешки клюквы – Oxycoccus quadripetalus Gilib; 2. гербарные экземпляры этих растений; 3. лезвия; 4. микроскопы; 5. стекла предметные и покровные; 6. вода дистиллированная; 7. линейки; 8. цветные карандаши; 9. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания:* Приготовить поперечные срезы листьев брусники и багульника. Окрасить суданом III. Рассмотреть под микроскопом. Отметить степень развития кутикулы, волосков эпидермиса, механической ткани, губчатой ткани, межклетников (воздухоносных полостей), положение устьиц (заглублен-

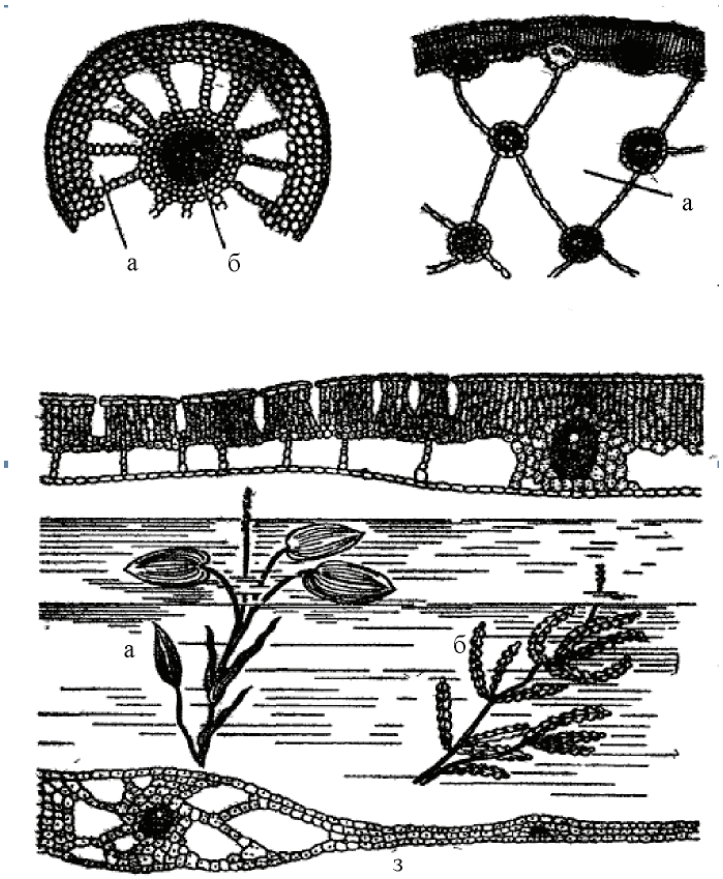



**Рисунок 5.56 — Анатомические особенности гидатофитов и гидрофитов (по И.С. Михайловской, 1977): 1 – поперечный срез стебля урути (а – межклеточник в первичной коре; б – сосуды центрального цилиндра); 2 – часть поперечного среза стебля камыша озерного: (а – крупные полости аэренхимы); 3 – части побегов рдеста плавающего (а) и рдеста курчавого (б).**

ное, приподнятое или вровень с эпидермой), их относительное количество (рис. 5.57).

Ознакомиться с эндотрофной микоризой в корнях клюквы. Для этого рассмотреть при большом увеличении участки мелких корешков. Обнаружить в покровной ткани молодых корешков уд-

**Рисунок 5.57 — Анатомическое строение растений сфагновых болот (по И.С. Михайловской, 1977): участки цветущих побегов и поперечные срезы вереска (1) и багульника (2).**

линенный, вытянутые вдоль оси пустые клетки и округлые клетки с грибницей.

Результаты отражают в рабочей тетради.

## Контрольные вопросы

1. Какова площадь и объем гидросферы, как водной среды жизни на Земле?
2. Сколько видов животных и растений обитает в водной среде?
3. Назовите экологические группы гидробионтов.
4. Отметьте особенности светового, температурного, солевого, газового режимов, плотности и концентрации водородных ионов (pH) в водной среде.
5. Каковы особенности адаптаций растений к водной среде?
6. Какова экологическая пластичность организмов водной среды?
7. Каковы особенности адаптации животных к водной среде?

# 6. НАЗЕМНО-ВОЗДУШНАЯ СРЕДА ЖИЗНИ

## 6.1. Общая характеристика

В ходе эволюции наземно-воздушная среда была освоена значительно позднее, чем водная. Жизнь на суше потребовала таких приспособлений, которые стали возможными только при сравнительно высоком уровне организации как растений, так и животных. Особенностью наземно-воздушной среды жизни является то, что организмы, которые здесь обитают, окружены газообразной средой, характеризующейся низкими влажностью, плотностью и давлением, высоким содержанием кислорода. Как правило, животные в этой среде передвигаются по почве (твердый субстрат), а растения укореняются в ней.

В наземно-воздушной среде действующие экологические факторы имеют ряд характерных особенностей: более высокая интенсивность света в сравнении с другими средами, значительные колебания температуры, изменение влажности в зависимости от географического положения, сезона и времени суток.

В процессе эволюции у живых организмов наземно-воздушной среды выработались характерные анатомо-морфологические, физиологические, поведенческие и другие адаптации. Например, появились органы, которые обеспечивают непосредственное усвоение атмосферного кислорода в процессе дыхания (легкие и трахеи животных, устьица растений). Получили сильное развитие скелетные образования (скелет животных, механические и опорные ткани растений), которые поддерживают тело в условиях незначительной плотности среды. Выработались приспособления для защиты от неблагоприятных факторов, таких, как периодичность и ритмика жизненных циклов, сложное строение покровов, механизмы терморегуляции и др. Сформировалась тесная связь с почвой (конечности животных, корни растений), выработалась подвижность животных в поисках пищи, появились переносимые воздушными течениями семена, плоды и пыльца растений, летающие животные.

Рассмотрим особенности воздействия основных экологических факторов на растения и животных в наземно-воздушной среде жизни.

## 6.2. Плотность воздуха

*Низкая плотность воздуха* определяет его малую подъемную силу и незначительную опорность. Все обитатели воздушной среды тесно связаны с поверхностью земли, служащей им для прикрепления и опоры. Плотность воздушной среды не оказывает высокого сопротивления организмам при их передвижении по поверхности земли, однако затрудняет перемещение по вертикали. Для большинства организмов пребывание в воздухе связано только с расселением или поиском добычи.

Малая подъемная сила воздуха определяет предельную массу и размеры наземных организмов. Самые крупные животные, обитающие на поверхности земли, меньше, чем гиганты водной среды. Крупные млекопитающие (размером и массой современного кита) не могли бы жить на суше, так как были бы раздавлены собственной тяжестью. Гигантские ящеры мезозоя вели полуводный образ жизни. Другой пример: высокие прямостоячие растения секвойи (Sequoja sempervirens), достигающие 100 м, обладают мощной опорной древесиной, в то время как в слоевищах гигантских бурых водорослей Macrocystis, вырастающих до 50 м, механические элементы лишь очень слабо обособлены в сердцевинной части таллома.

Малая плотность воздуха создает незначительную сопротивляемость передвижению. Экологические выгоды этого свойства воздушной среды использовали многие наземные животные в ходе эволюции, приобретя способность к полету. 75% всех видов наземных животных способны к активному полету. Это большей частью насекомые и птицы, но встречаются и млекопитающие, и рептилии. Наземные животные летают, главным образом, с помощью мускульных усилий. Некоторые животные могут и планировать за счет воздушных течений.

Вследствие подвижности воздуха, которое существует в нижних слоях атмосферы, вертикального и горизонтального передвижения воздушных масс, возможен пассивный полет отдельных видов организмов, развита *анемохория* — расселение с помощью воздушных потоков. Организмы, пассивно переносимые потоками воздуха, получили в совокупности название *аэропланктона,* по аналогии с планктонными обитателями водной среды. Для пассивного полета у организмов имеются специальные адаптации — мелкие размеры тела, увеличение его площади за

счет выростов, сильного расчленения, большой относительной поверхности крыльев, использование паутины и др. (рис. 6.1.).

Анемохорные семена и плоды растений обладают также очень мелкими размерами (например, семена кипрея) или разнообразными

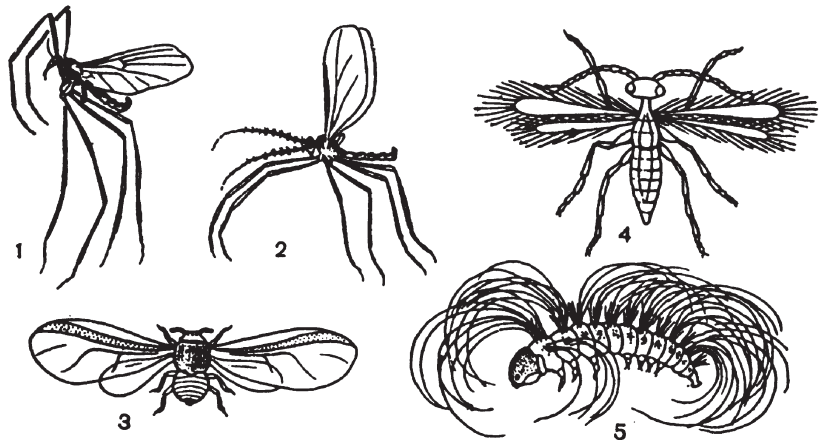



**Рисунок 6.1 — Приспособления к переносу при помощи воздушных потоков у насекомых (из Н. М. Черновой, А. М. Быловой, 1988):**
*1— комарик Cardiocrepisbrevirostris(Blepharoceridae); 2 — галлица Porrycondyia sp. (Cecydomylidae); 3 — хермес Dreyfusia nordmannianae (Chermesidae); 4 — перепончатокрылое Anargus fuscus (Myrmaridae); 5 — личинка непарного шелкопряда Lymantria monacha*

крыловидными (клен Acer pseudoplatanum) и парашютовидными (одуванчик Taraxacum officinale) придатками (рис. 6.2., 6.42.).

Ветроопыляемые растения обладают целым рядом приспособлений, которые улучшают аэродинамические свойства пыльцы. Цветочные покровы у них обычно редуцированы и пыльники ничем не защищены от ветра.

В расселении растений, животных и микроорганизмов главную роль играют вертикальные конвекционные потоки воздуха и слабые ветры. Бури, ураганы оказывают также существенное экологическое воздействие на наземные организмы. Довольно часто сильные ветры, особенно дующие в одном направлении, изгибают ветви, стволы деревьев в подветренную сторону и служат причиной образования флагообразных форм кроны (рис. 6.3.).

**Рисунок 6.2 — Соцветие одуванчика**

**Рисунок 6.3 — Флагообразные формы крон деревьев (по Г. И. Поплавской, 1948)**

В районах, где постоянно дует сильный ветер, как правило, беден видовой состав мелких летающих животных, так как они не способны сопротивляться мощным воздушным потокам. Так, медоносная пчела летит только при силе ветра до 7-8 м/сек., а тли — при очень слабом ветре, не превышающем 2,2 м/сек. У животных этих мест развиваются плотные покровы, предохраняющие тело от охлаждения и потерь влаги. На океанических островах с постоянными сильными ветрами преобладают птицы и особенно насекомые, утратившие способность к полету, у них отсутствуют крылья, так как тех, кто способен подняться

**Рисунок 6.4 — Мухи с Кергеленских островов с недоразвитыми крыльями:**
*1 – Amalopteryx maritime; 2 – Calycopteryx moseley.*

в воздух, сносит ветром в море, и они погибают. Так, мухи с Кергеленских островов имеют недоразвитые крылья (рис. 6.4.). На острове Мадейра из 550 видов жуков – 200 видов неспособны к полету.

Ветер вызывает изменение интенсивности транспирации у растений, что особенно сильно проявляется при суховеях, иссушающих воздух, и может приводить к гибели растений. Основная же экологическая роль горизонтальных воздушных передвижений (ветров) — косвенная и заключается в усилении или ослаблении воздействия на наземные организмы таких важных экологических факторов, как температура и влажность. Ветры усиливают отдачу животными и растениями влаги и тепла.

При ветре легче переносится жара и тяжелее морозы, быстрее наступает иссушение и охлаждение организмов.

Наземные организмы существуют в условиях относительно низкого давления, которое обусловлено малой плотностью воздуха. В целом наземные организмы более стенобатны, чем водные, потому что обычные колебания давления в окружающей их среде составляют доли атмосферы, и для поднимающихся на большую высоту, например, птиц, не превышают $^{1}/_{3}$ нормального.

## 6.3. Газовый состав воздуха

Газовый состав воздуха, как уже было рассмотрено ранее, в приземном слое атмосферы довольно однороден (кислород — 20,9%, азот — 78,1 %, инертные газы — 1 %, углекислый газ — 0,03% по объему) благодаря его высокой диффузионной способности и постоянному перемешиванию конвекционным и ветровым потоками. Вместе с тем различные примеси газообразных, капельно-жидких,

пылевых (твердых) частиц, попадающих в атмосферу из локальных источников, нередко имеют существенное экологическое значение.

Кислород из-за постоянно высокого его содержания в воздухе не является фактором, лимитирующим жизнь в наземной среде. Высокое содержание кислорода способствовало повышению обмена веществ у наземных организмов и на базе высокой эффективности окислительных процессов возникла гомойотермия животных. Только местами, в специфических условиях, создается временный дефицит кислорода, например, в разлагающихся растительных остатках, запасах зерна, муки и т. д. Содержание углекислого газа в атмосфере может меняться в результате сжигания ископаемого топлива, обмена с биосферой и океаном (рис. 6.5).

В отдельных участках приземного слоя воздуха содержание углекислого газа может изменяться в довольно значительных пределах. Так, при отсутствии ветра в крупных промышленных центрах, городах концентрация его может возрастать в десятки раз.

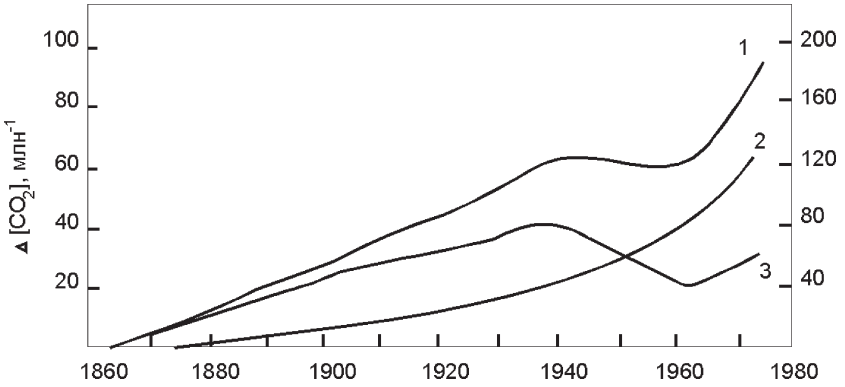



**Рисунок 6.5 — Изменение содержания углекислого газа в атмосфере:**

*1 — суммарное, 2 — за счет сжигания ископаемого топлива, 3 — в результате обмена с биосферой и океаном*

Закономерны суточные изменения содержания углекислоты в приземных слоях, обусловленные ритмом фотосинтеза растений (рис. 6.6.).

На примере суточных изменений вертикального профиля концентрации $CO_2$ в воздухе леса показано, что днем на уровне крон деревьев углекислота расходуется на фотосинтез, а при отсутствии ветра здесь образует-

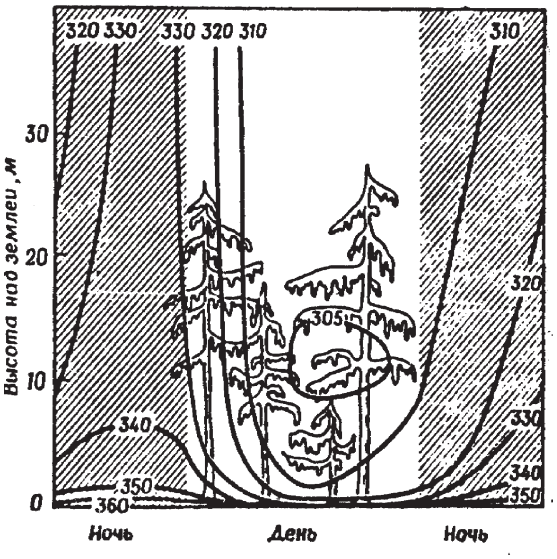



**Рисунок 6.6 — Суточные изменения вертикального профиля концентрации $CO_2$ в воздухе леса (из В. Лархера, 1978)**

ся зона бедная $CO_2$ (305 ч. на млн.), в которую поступает $CO_2$ из атмосферы и почвы (дыхание почвы). Ночью устанавливается стабильное расслоение воздуха с повышенной концентрацией $CO_2$ в припочвенном слое. Сезонные колебания концентрации углекислого газа связаны с изменениями интенсивности дыхания живых организмов, большей частью микроорганизмов почвы.

В высоких концентрациях углекислый газ токсичен, но в природе такие концентрации встречаются редко. Низкое же содержание $CO_2$ тормозит процесс фотосинтеза. Для повышения скорости фотосинтеза в практике оранжерейного и тепличного хозяйства (в условиях закрытого грунта) нередко увеличивают искусственным путем концентрацию углекислого газа. Несмотря на высокое процентное содержание для большинства обитателей наземной среды азот воздуха является инертным газом, но такие микроорганизмы, как клубеньковые бактерии, азотобактерии, клостридии, обладают способностью связывать его и вовлекать в биологический круговорот.

## 6.4. Световой режим

Количество достигающей поверхности Земли радиации обусловлено географической широтой местности, продолжительностью дня, прозрачностью атмосферы и углом падения солнечных лучей. При разных погодных условиях к поверхности Земли доходит 42-70% солнечной постоянной (рис. 4.1). Проходя через ат-

мосферу, солнечная радиация претерпевает ряд изменений не только в количественном отношении, но и по составу. Коротковолновая радиация поглощается озоновым экраном и кислородом воздуха. Инфракрасные лучи поглощаются в атмосфере водяными парами и диоксидом углерода. Остальная часть в виде прямой или рассеянной радиации достигает поверхности Земли (рис. 6.7.).

Совокупность прямой и рассеянной солнечной радиации составляет от $^1/_3$ до $^1/_8$ суммарной радиации, тогда как в облачные дни рассеянная радиация составляет 100%. В высоких широтах преобладает рассеянная радиация, в тропиках — прямая. Рассеянная радиация содержит в полдень желто-красных лучей до 80%, прямая — 30-40%. В ясные солнечные дни солнечная радиация, достигающая поверхности Земли, на 45% состоит из видимого света (380-

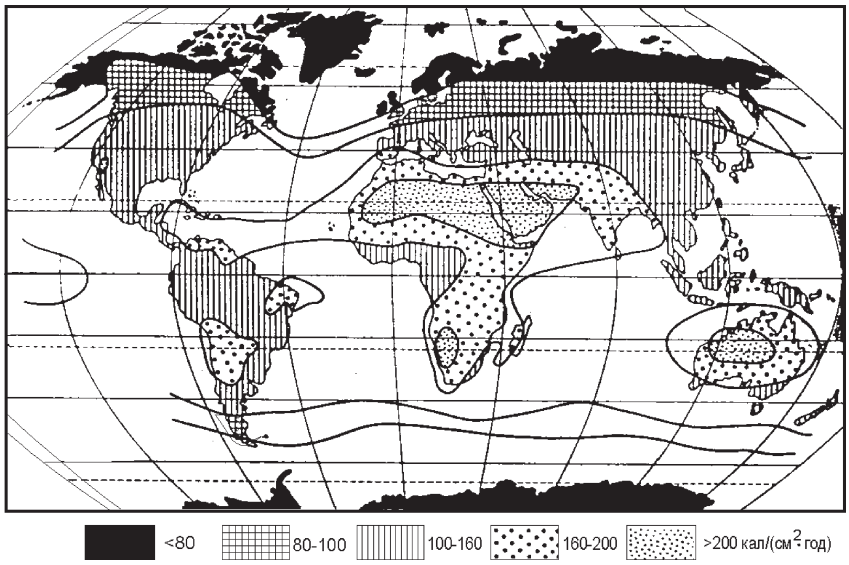



**Рисунок 6.7 — Интенсивность солнечной радиации, падающей на поверхность Земли (по В. Лархеру, 1978)**

720 нм) и на 45% из инфракрасного излучения. Только 10% приходится на ультрафиолетовое излучение. На радиационный режим значительное влияние оказывает запыленность атмосферы. Вследствие ее загрязненности в некоторых городах освещенность может составлять 15% и менее освещенности за городом.

Освещенность на поверхности Земли варьирует в широких пределах. Все зависит от высоты стояния Солнца над горизонтом или угла падения солнечных лучей, длины дня и условий погоды, прозрачности атмосферы (рис. 6.8, 6.9).

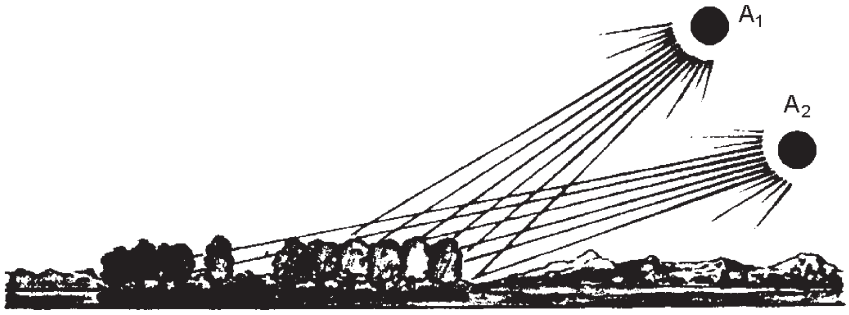



**Рисунок 6.8 — Распределение солнечной радиации в зависимости от высоты Солнца над горизонтом ($A_1$ — высокое, $A_2$ — низкое)**

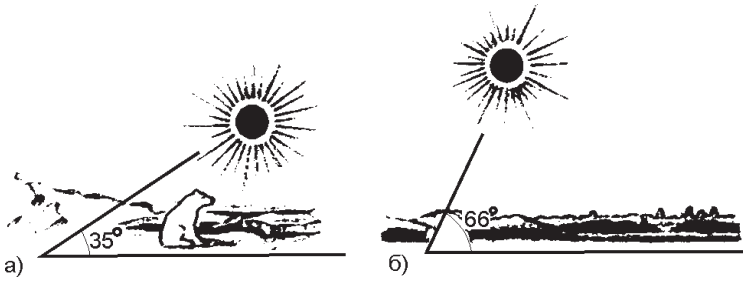



**Рисунок 6.9 — Высота Солнца над горизонтом в день летнего солнцестояния:**
*а — мыс Челюскин, б — г. Краснодар*

Интенсивность света также колеблется в зависимости от времени года и времени суток. В отдельных районах Земли неравноценно и качество света, например, соотношение длинноволновых (красных) и коротковолновых (синих и ультрафиолетовых) лучей. Коротковолновые лучи, как известно, больше, чем длинноволновые, поглощаются и рассеиваются атмосферой. В горных местностях поэтому всегда больше коротковолновой солнечной радиации.

Деревья, кустарники, посевы растений затеняют местность, создают особый микроклимат, ослабляя радиацию (рис. 6.10.).

Таким образом, в разных местообитаниях различаются не только интенсивность радиации, но и ее спектральный состав, продолжительность освещения растений, пространственное и временное

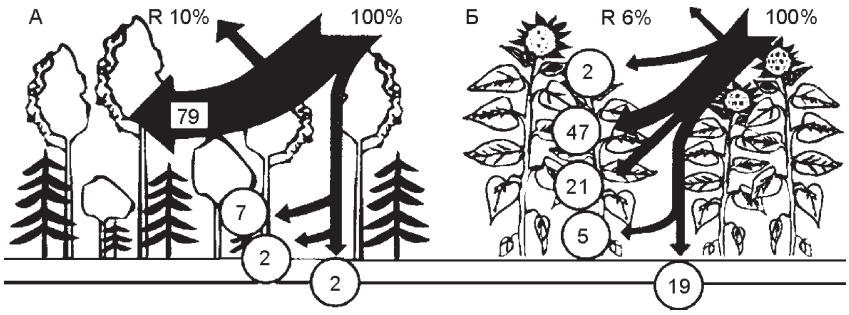



**Рисунок 6.10 — Ослабление радиации:**
*А — в редком сосновом лесу, Б — в посевах кукурузы. Из поступающей фотосинтетически активной радиации 6-12% отражается (R) от поверхности насаждения*

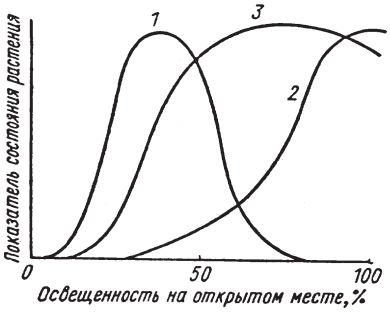



**Рисунок 6.11 — Экологические оптимумы по отношению к свету у тенелюбивого (1), светолюбивого (2) и теневыносливого (3) видов (по Т. К. Горышиной, 1979)**

распределение света разной интенсивности и т. д. Соответственно разнообразны и приспособления организмов к жизни в наземной среде при том или ином световом режиме. Как уже нами было отмечено ранее, по отношению к свету выделяют три основных группы растений: *светолюбивые* (гелиофиты), *тенелюбивые* (сциофиты) и *теневыносливые*. Светолюбивые и тенелюбивые растения различаются положением экологического оптимума (рис. 6.11).

У светолюбивых растений он находится в области полного солнечного освещения. Сильное затенение действует на них угнетающе. Это растения открытых участков суши или хорошо освещен-

ных степных и луговых трав (верхний ярус травостоя), наскальные лишайники, ранневесенние травянистые растения листопадных лесов, большинство культурных растений открытого грунта и сорняков и т. д. Тенелюбивые растения имеют оптимум в области слабой освещенности и не выносят сильного света. Это главным образом нижние затененные яруса сложных растительных сообществ, где затенение результат «перехвата» света более высокорослыми растениями-сообитателями. Сюда относят и многие комнатные и оранжерейные растения. Большей частью это выходцы из травянистого покрова или флоры эпифитов тропических лесов.

Экологическая кривая отношения к свету и у теневыносливых растений несколько асимметрична, так как они лучше растут и развиваются при полной освещенности, но хорошо адаптируются и к слабому свету. Это распространенная и очень пластичная группа растений в наземной среде.

У растений наземно-воздушной среды выработались анатомо-морфологические, физиологические и др. приспособления к различным условиям светового режима. Наглядным примером анатомо-морфологических приспособлений является изменение внешнего облика растений в разных световых условиях (рис. 6.12).

Отмечается неодинаковая величина листовых пластинок у растений, родственных по систематическому положению, но живущих при разном освещении (луговой колокольчик — Campanula patula и лесной

**Рисунок 6. 12 — Влияние света на внешний облик деревьев:**
*слева – дерево, выросшее в лесу, справа – дерево, выросшее на открытом грунте*

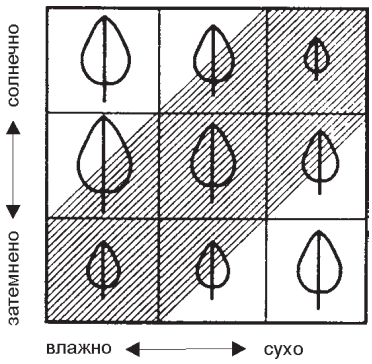



**Рисунок 6.13 — Распределение размеров листьев в зависимости от условий обитания растений: от влажных к сухим и от затененных к солнечным**

*Примечание. Заштрихованный участок соответствует условиям, преобладающим в природе*

— C. trachelium, фиалка полевая — Viola arvensis, растущая на полях, лугах, опушках, и лесные фиалки — V. mirabilis), рис. 6.13.

В условиях избытка и недостатка света расположение листовых пластинок у растений в пространстве значительно варьирует. У растений-гелиофитов листья ориентированы на уменьшение прихода радиации в самые «опасные» дневные часы. Листовые пластинки расположены вертикально или под большим углом к горизонтальной плоскости, поэтому днем листья получают большей частью скользящие лучи (рис. 6.14.).

Особенно ярко это выражено у многих степных растений. Интересна адаптация к ослаблению полученной радиации у так называемых «компасных» растений (дикий латук — Lactuca serriola и др.). Листья у дикого латука располо-

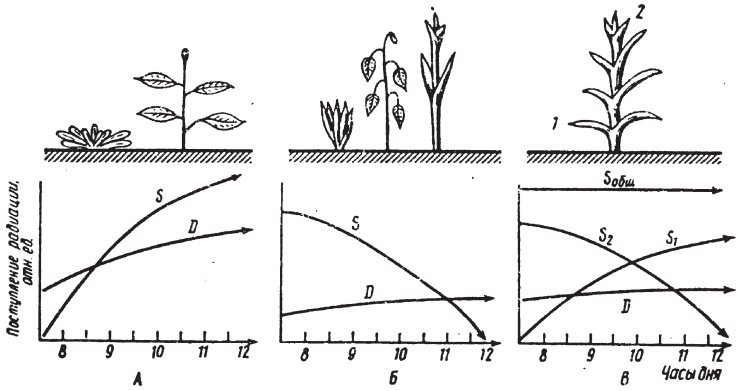



**Рисунок 6.14 — Поступление прямой (S) и рассеянной (Д) солнечной радиации к растениям с горизонтальными (А), вертикальными (Б) и различно ориентированными (В) листьями (по И. А. Шульгину, 1967)**

*1, 2 — листья с разными углами наклона; $S_1$, $S_2$ — поступление к ним прямой радиации, $S_{общ}$ — ее суммарное поступление к растению.*

жены в одной плоскости, ориентированной с севера на юг, и в полдень приход радиации к листовой поверхности минимальный.

У теневыносливых же растений листья расположены так, чтобы получить максимальное количество падающей радиации. Нередко теневыносливые растения способны к защитным движениям: изменению положения листовых пластинок при попадании на них сильного света. Участки травяного покрова со сложенными листьями кислицы сравнительно точно совпадают с расположением крупных солнечных бликов. Ряд адаптивных черт можно отметить в строении листа как основного приемника солнечной радиации. Например, у многих гелиофитов поверхность листа способствует отражению солнечных лучей (блестящая — у лавра, покрытая светлым волосковым налетом — у кактуса, молочаев) или ослаблению их действия (толстая кутикула, густое опушение). Для внутреннего строения листа характерно мощное развитие палисадной ткани, наличие большого количества мелких и светлых хлоропластов (рис. 6.15.).

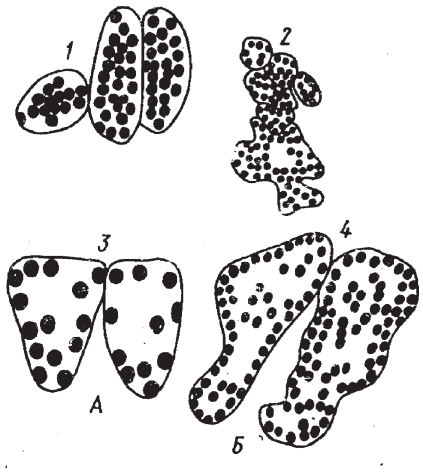



**Рисунок 6.15 — Различные величины хлоропластов у теневыносливых (А) и светолюбивых (Б) растений: (По Т. К. Горышиной, Е. Г. Пружиной, 1978)**

*1 — тисс, 2— лиственница, 3 — копытень, 4 — чистяк весенний.*

Одной из защитных реакций хлоропластов на избыточный свет является их способность к изменению ориентировки и к перемещению в клетке, ярко выраженная у световых растений. На ярком свету хлоропласты занимают в клетке постенное положение и становятся «ребром» к направлению лучей. При слабом освещении они распределяются в клетке диффузно или скапливаются в ее нижней части.

## 6.5. Физиологические адаптации растений

Физиологические адаптации растений к световым условиям наземно-воздушной среды охватывают различные жизненные функции. Установлено, что у светолюбивых растений ростовые процессы более чутко реагируют на недостаток света по сравнению с теневыми. В результате наблюдается усиленное вытягивание стеблей, которое помогает растениям пробиться к свету, в верхние ярусы растительных сообществ.

Основные физиологические адаптации к свету лежат в сфере фотосинтеза. В общей форме изменение фотосинтеза в зависимости от интенсивности света выражается «световой кривой фотосинтеза». Экологическое значение имеют следующие ее параметры (рис. 6.16).

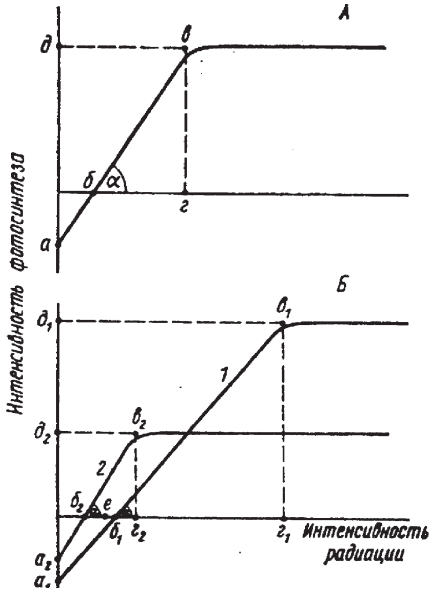



**Рисунок 6.16 — Световые кривые фотосинтеза:**
*А — общая схема, Б — кривые для светолюбивых (1) и теневыносливых (2) растений.*

1. Точке пересечения кривой с осью ординат (рис. 6.16,а) соответствует величина и направление газообмена растений в полной темноте: фотосинтез отсутствует, имеет место дыхание (не поглощение, а выделение $CO_2$), поэтому точка *а* лежит ниже оси абсцисс.

2. Точка пересечения световой кривой с осью абсцисс (точки $b_1$, $b_2$ на рис. 6.16 б) характеризует «компенсационный пункт», т. е. интенсивность света, при которой фотосинтез (поглощение $CO_2$) уравновешивает дыхание (выделение $CO_2$).

3. Интенсивность фотосинтеза с увеличением света возрастает только до определенного предела, в дальнейшем остается постоянной — световая кривая фотосинтеза выходит на «плато насыщения». На рис. 6.16 область перегиба условно

обозначена плавной кривой, перелому которой соответствует точка *c*. Проекция точки *c* на ось абсцисс (точка *d)* характеризует «насыщенную» интенсивность света, т. е. такую величину, выше которой свет уже не повышает интенсивность фотосинтеза. Проекция на ось ординат (точка *e)* соответствует наибольшей интенсивности фотосинтеза для данного вида в данной наземно-воздушной среде.

4. Важная характеристика световой кривой — угол наклона (*a*) к оси абсцисс, которая отражает степень увеличения фотосинтеза при возрастании радиации (в области сравнительно низкой интенсивности света).

У растений отмечается сезонная динамика реакции на свет. Так, у осоки волосистой (Carex pilosa) ранней весной в лесу только что появившиеся листья имеют плато светового насыщения фотосинтеза за 20-25 тыс. лк, при летнем затенении у этих же видов кривые зависимости фотосинтеза от света становятся соответственными параметрам «теневым», т. е. листья приобретают способность более эффективно использовать слабый свет. Эти же листья после перезимовки под пологом безлистного весеннего леса снова обнаруживают «световые» черты фотосинтеза.

Своеобразной формой физиологической адаптации при резком недостатке света служит потеря растением способности к фотосинтезу, переход к гетеротрофному питанию готовыми органическими веществами. Иногда такой переход становился безвозвратным из-за потери растениями хлорофилла, например, орхидеи тенистых еловых лесов (Goodyera repens, Weottia nidus avis), вертляница (Monotropa hypopitys). Они живут за счет мертвых органических остатков, получаемых от древесных пород и других растений. Данный способ питания получил название сапрофитного, а растения называют *сапрофитами.*

### 6.6. Физиологические адаптации животных

Для подавляющего большинства наземных животных с дневной и ночной активностью зрение представляет один из способов ориентации, имеет важное значение для поисков добычи. Многие виды животных обладают и цветным видением. В связи с этим у животных, особенно жертв, возникли приспособительные особенности. К ним относятся защитная, маскирующая и предупреждающая окраска, покровительственное сходство, мимикрия (рис. 6.17) и т. п. Возникновение ярко окрашенных цветков выс-

ших растений также связано с особенностями зрительного аппарата опылителей и в конечном счете со световым режимом среды.

### 6.7. Водный режим

Дефицит влаги — одна из наиболее существенных особенностей наземно-воздушной среды жизни. Эволюция наземных организмов проходила путем приспособления к добыванию и сохранению влаги. Режимы влажности среды на суше разнообразны — от полного и постоянного насыщения воздуха водяными парами, где в год выпадает несколько тысяч миллиметров осадков (области экваториального и муссонно-тропического климата) до практически полного их отсутствия в сухом воздухе пустынь. Так, в тропических пустынях среднегодовое количество осадков меньше 100 мм в год, и при этом дожди выпадают не каждый год.

Годовое количество осадков не всегда дает возможность оценить водообеспеченность организмов, так как одно и то же их количество может характеризовать пустынный климат (в субтропиках) и очень влажный (в Арктике). Большую роль играет соотношение осадков и испаряемости (суммарного годового испарения со свободной водной поверхности), также неодинаковое в разных районах земного шара. Области, где эта величина превышает годовую сумму осадков, называют *аридными* (сухими, засушливыми). В аридных областях растения испытывают недостаток влаги в течение большей части вегетационного периода. Области, в которых растения обеспечены влагой, называют *гумидными,* или влажными. Нередко выделяют и переходные зоны — *полуаридные* (семиаридные).

Зависимость растительности от среднегодового количества осадков и температуры показана на рис. 6.18.

Водообеспечение наземных организмов зависит от режима выпадения осадков, наличия водоемов, запасов почвенной влаги, близости грунтовых вод и т. д. Это способствовало развитию у наземных организмов множества адаптации к различным режимам водообеспечения (рис. 6.19.).

На рисунке 6.19 слева направо показан переход от обитающих в воде низших водорослей с клетками без вакуолей к первичным пойкилогидрическим наземным водорослям; образование вакуолей у водных зеленых и харовых водорослей; переход от имеющих вакуоли таллофитов к гомойогидрическим кормофитам

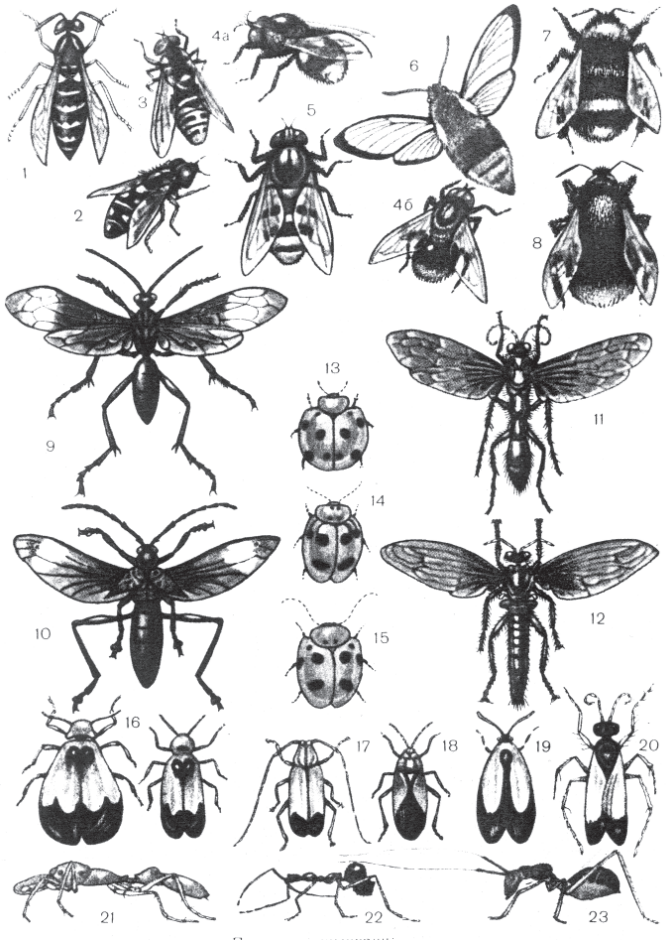



**Рисунок 6.17 — Примеры мимикрии:**

*1 – лесная оса (модель);*
*2 – пчеловидка;*
*3 – осовидка;*
*5 – мохнатка поперечнополосатая;*
*(мухи-подражатели)*
*7 – шмель земляной (модель);*
*4а – муха шмелевидка;*
*6 – бабочка-шмелевидка;*
*(подражатели)*
*8 – шмель каменный (модель);*
*4б – муха-шмелевидка (подражатель);*
*9 – оса-мигнимия (модель);*
*10 – жук-колоборомбус (подражатель);*
*11 – оса-пепсис (модель);*
*12 – муха-ктырь мидас (подражатель)*
*13 – божья коровка леис (модель);*
*14, 15 – тараканы-прозолекта (подражатели)*
*16 – жук-зукис (модель)*
*17 – жук-дровосек,*
*18 – клоп лигеус,*
*19 – бабочка,*
*20 – оса дорожная;*
*(подражатели);*
*21 – паук; 22 – клоп; 23 – личинка кузнечика, подражающие муравьям*

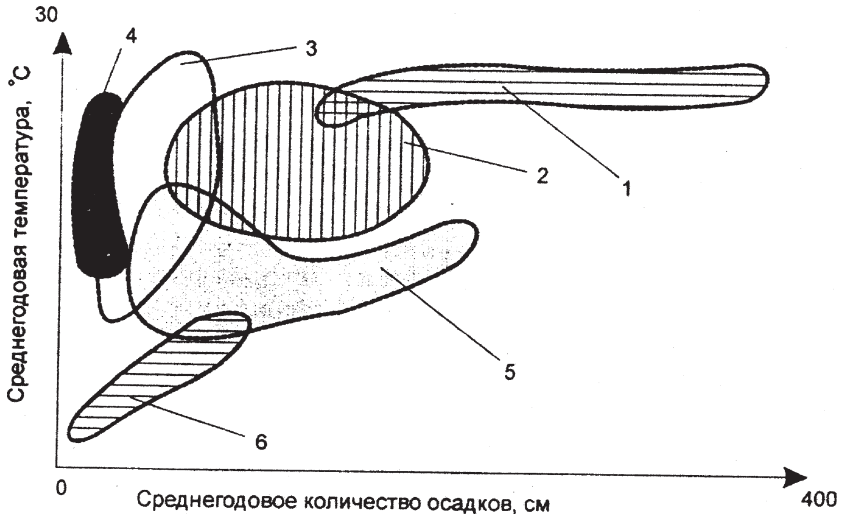



**Рисунок 6.18 — Зависимость растительности от среднегодового количества осадков и температуры:**

*1 — тропический лес; 2 — листопадный лес; 3 — степь; 4 — пустыня; 5 — хвойный лес; 6 — арктическая и горная тундра*

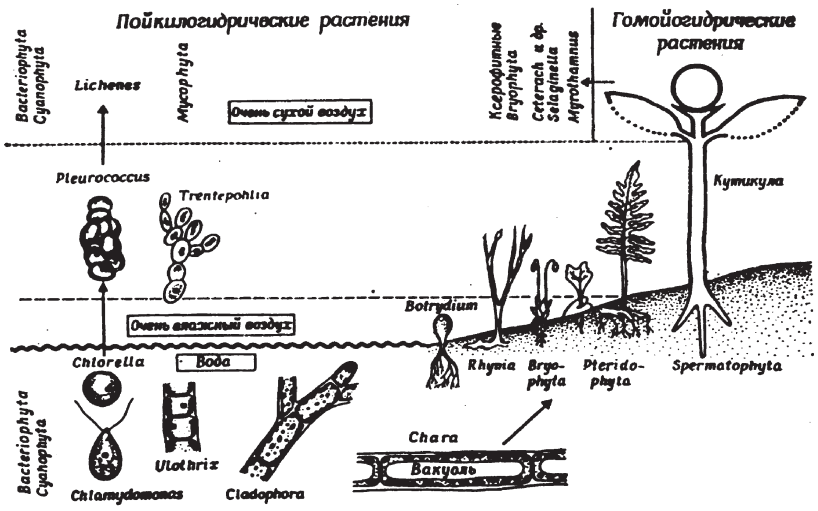



**Рисунок 6.19 — Приспособление водного обмена растений к наземному образу жизни (из В. Лархера, 1978)**

(распространение мхов — гидрофитов еще ограничено местообитаниями с высокой влажностью воздуха, в сухих местообитаниях мхи становятся вторично пойкилогидрическими); среди папоротников и покрытосеменных (но не среди голосеменных) также имеются вторично пойкилогидрические формы. Большинство листостебельных растений гомойогидричны благодаря наличию у них кутикулярной защиты от транспирации и сильной вакуолизации их клеток. Следует отметить, что ксерофильность животных и растений свойственна только наземно-воздушной среде.

Осадки (дождь, град, снег) кроме водообеспечения и создания запасов влаги, часто играют и другую экологическую роль. Например, при ливневых дождях почва не успевает впитывать влагу, вода сильными потоками быстро стекает и зачастую сносит в озера и реки слабо укоренившиеся растения, мелких животных и плодородный слой почвы. В поймах рек дожди могут вызывать паводки и оказывать таким образом неблагоприятное воздействие на обитающих здесь растения и животных. В затопляемых периодически местах образуется своеобразная пойменная фауна и флора.

Отрицательное действие на растения и животных оказывает и град. Посевы сельскохозяйственных культур на отдельных полях иногда бывают полностью уничтожены этим стихийным бедствием.

Многообразна экологическая роль снежного покрова. Для растений, почки возобновления которых находятся в почве или у ее поверхности, многих мелких животных снег играет роль теплоизолирующего покрова, защищая от низких зимних температур. При морозах выше -14°С под слоем снега в 20 см температура почвы не опускается ниже 0,2°С. Глубокий снежный покров предохраняет от вымерзания зеленые части растений. Такие растения, как вероника лекарственная, копытень и др., уходят под снег, не сбрасывая листвы. Мелкие наземные животные ведут зимой активный образ жизни, прокладывая под снегом и в его толще многочисленные галереи ходов. В снежные зимы при наличии витаминизированного корма могут размножаться грызуны (лесная и желтогорлая мыши, ряд полевок, водяная крыса и др.). Под снегом в сильные морозы прячутся рябчики, куропатки, тетерева.

Крупным животным зимний снежный покров нередко мешает добывать корм, передвигаться, особенно при образовании на поверхности ледяной корки. Так, лоси (Alces alces) свободно преодолевают слой снега глубиной до 50 см, более мелким животным это

**Рисунок 6.20 — Глубокие снега сделали непроходимыми звериные тропы**

недоступно. Часто при многоснежных зимах наблюдается гибель косуль, диких кабанов (рис. 6.20).

Выпадение большого количества снега оказывает отрицательное влияние и на растения. Помимо механических повреждений в виде снеголомов или снеговалов, мощный слой снега может приводить к выпреванию растений, а во время таяния снега, особенно в затяжную весну, к вымоканию растений.

От низких температур при сильных ветрах в малоснежные зимы страдают растения и животные. Так, в годы, когда снега выпадает мало, гибнут мышевидные грызуны, кроты и другие мелкие животные. Вместе с тем в широтах, где зимой выпадают осадки в виде снега, растения и животные исторически приспособились к жизни в снегу или на его поверхности, выработав различные анатомо-морфологические, физиологические, поведенческие и другие приспособления. Например, у некоторых животных увеличивается к зиме опорная поверхность ног путем обрастания их жесткими волосами (рис. 6.21), перьями, роговыми щитками. Другие мигрируют или впадают в неактивное состояние — сон, спячку, диапаузу (рис.4.31). Ряд животных переходит на питание определенными видами кормов.

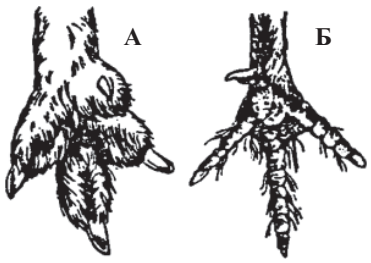



**Рисунок 6.21 — Опорная поверхность конечностей белой куропатки зимой (А) и летом (Б)**

Белизна снежного покрова демаскирует темно окрашенных животных. Сезонная смена окраски у белой и тундряной куропаток, горностая (рис. 6.22), зайца-беляка, ласки, песца, несомненно, связана с отбором на маскировку под цвет фона.

Осадки помимо непосредственного воздействия на организмы обусловливают ту или иную влажность воздуха, которая, как

уже отмечалось, играет важную роль в жизни растений и животных, так как влияет на интенсивность их водного обмена. Испарение с поверхности тела животных и транспирация у растений идут тем интенсивнее, чем меньше воздух насыщен парами воды.

**Рисунок 6.22 — Сезонная окраска горностая**

Поглощение надземными частями капельно-жидкой влаги, выпадающей в виде дождя, а также парообразной влаги из воздуха среди высших растений встречается у эпифитов тропических лесов, которые поглощают влагу всей поверхностью листьев и воздушных корней. Парообразную влагу из воздуха могут впитывать ветви некоторых кустарников и деревьев, например, саксаулов — Halaxylon persicum, H. aphyllum. У высших споровых и особенно низших растений поглощение влаги надземными частями является обычным способом водного питания (мхи, лишайники и др.). При недостатке влаги мхи, лишайники способны переживать длительное время в состоянии близком к воздушно-сухому, впадая в анабиоз. Но стоит пройти дождю, как эти растения быстро впитывают влагу всеми наземными частями, приобретают мягкость, восстанавливают тургор, возобновляют процессы фотосинтеза и роста.

Кактусы идеально приспособлены к дефициту влаги (рис. 4.39). Большинство видов кактусов покрыты пучками колючек, а воду запасают в стеблях (рис. 6.23). Так, в засушливые времена стебель у кактуса сагуаро имеет глубокие складки, как меха у баяна (рис. 6.24).

После проливных дождей кактус наполняется водой и разбухает. Кожица, покрывающая его стебель, растягивается и складки практически исчезают. Благодаря запасу воды и восковому налету на кожице сагуаро может пережить несколько лет засухи.

Другие суккуленты, например, молочай, запасают воду в листьях, а колючки у них одиночные.

На листьях степных и горных камнеломок и горечавок имеются пробочки из извести, закрывающие специальные отверстия.

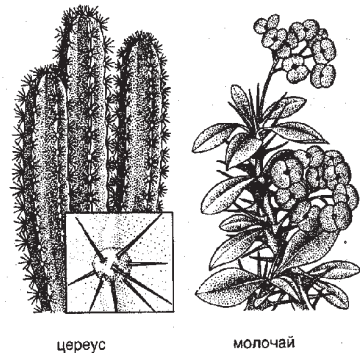



**Рисунок 6.23 — Суккуленты**
*Примечание: Слева – кактус цереус, справа – молочай*

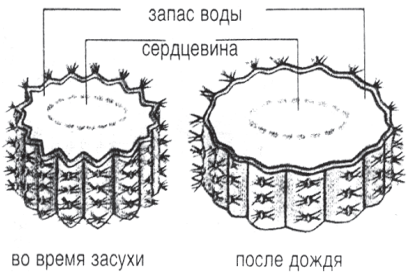



**Рисунок 6.24 — Запасание и расходование воды кактуса сагуаро**

Во время дождя пробочки приподнимаются от затекающей на лист воды, а при высыхании опускаются на место, тем самым предотвращая испарение (рис. 6.25).

У звездчатки средней (мокрицы) высасывать воду могут приспособленные для этого волоски, расположенные на узлах, где задерживается роса и дождевая вода.

**Рисунок 6.25 — Камнеломка**

Сильфиум пронзеннолистный имеет листья, сросшиеся у основания стебля, которые образуют глубокую чашу, где скапливается вода, а в дальнейшем используется растением.

Растения солончаков (солеросы) покрыты блестящей соляной корочкой. В жару от поверхности листьев отражаются солнечные лучи, предотвращая перегрев тканей. Ночью соль на листьях поглощает атмосферную влагу, нередко столь активно, что образуется концентрированный рассол, и листья становятся влажными.

У растений сильно увлажненных наземных сред обитания нередко возникает необходимость удаления избытка влаги. Как правило, это бывает, когда почва хорошо прогрета и корни активно всасывают воду, а транспирация отсутствует (утром или при тумане, когда влажность воздуха близка к 100%).

Избыточная влага удаляется путем *гуттации* — выделения воды через специальные выделительные клетки, расположенные по краю или на острие листа (рис. 6.26). К гуттации способны не только гигрофиты, но и многие мезофиты. Например, в украинских степях гуттация обнаружена более чем у половины всех видов растений. Многие луговые травы гуттируют так сильно, что увлажняют поверхность почвы. Так животные и растения приспосабливаются к сезонному распределению осадков, к их количеству и характеру. Этим определяется состав растений и животных, сроки протекания тех или иных фаз в цикле их развития.

**Рисунок 6.26 — Типы гуттации у разных растений (по А. М. Гродзинскому, 1965):**

*1 —у злаков, 2 — у земляники, 3 — у тюльпана, 4—у молочая, 5— у беллевалии сарматской, 6—у клевера.*

На влажность оказывает влияние и конденсация водяных паров, часто происходящая в приземном слое воздуха при смене температуры. Выпадение росы происходит при снижении температуры в вечерние часы (рис. 6.27). Нередко роса выпадает в таком количестве, что обильно смачивает растения, стекает в почву, увеличивает влажность воздуха и

создает благоприятные условия для живых организмов, особенно когда других осадков выпадает мало. Осаждению росы способствуют растения. Охлаждаясь ночью, они конденсируют на себе водяные пары. На режим влажности значительно влияют туманы, густая облачность и другие природные явления.

При количественной характеристике среды обитания растений по водному фактору используют показатели, отражающие содержание, распределение влаги не только в воздухе, но и почве. *Почвенная вода* или влажность почвы, является одним из

**Рисунок 6.27 — Капли росы на листьях манжетки**

основных источников влаги для растений. Вода в почве находится в раздробленном состоянии, вкраплена в поры разных размеров и форм, имеет большую поверхность раздела с почвой, содержит ряд катионов и анионов. Поэтому почвенная влага неоднородна по физическим и химическим свойствам. Не вся вода, содержащаяся в почве, может быть использована растениями. По физическому состоянию, подвижности, доступности и значению для растений почвенная вода подразделяется на гравитационную, гигроскопическую и капиллярную (рис. 7.11).

В почве содержится и парообразная влага, занимающая все свободные от воды поры. Это почти всегда (кроме пустынных

почв) насыщенный водяной пар. При понижении температуры ниже 0°С почвенная влага переходит в лед (вначале свободная вода, а при дальнейшем охлаждении — и часть связанной).

Общее количество воды, которое может быть удержано почвой (его определяют, добавляя избыток воды и затем ожидая, пока она не перестанет выходить каплями), называется *полевой влагоемкостью.*

Содержание влаги в почве, при котором растение не удовлетворяет свою потребность в воде, называется *коэффициентом завядания.* Для одного и того же вида растения на разных почвах коэффициент завядания неодинаков и составляет, например, для тяжелой глины 16,3%, а для крупного песка — 0,9%.

Следовательно, общее количество воды в почве не может характеризовать степень обеспеченности растений влагой. Для ее определения из общего количества воды необходимо вычесть коэффициент завядания. Однако физически доступная вода почвы физиологически не всегда доступна растениям из-за низкой температуры почвы, недостатка кислорода в почвенной воде и почвенном воздухе, кислотности почвы, высокой концентрации растворенных в почвенной воде минеральных солей. Несоответствие между всасыванием воды корнями и отдачей ее листьями приводит к завяданию растений. От количества физиологически доступной воды зависит развитие не только надземных частей, но и корневой системы растений. У растений, произрастающих на сухих почвах, корневая система, как правило, более разветвлена, более мощная, чем у растений влажных мест обитания (рис. 6.28).

Одним из источников почвенной влаги являются грунтовые воды. При низком их уровне капиллярная вода не достигает почвы и не влияет на ее водный режим. Увлажнение почвы за счет только атмосферных осадков вызывает сильные колебания ее влажности, что часто отрицательно влияет на растения. Вредно сказывается и слишком высокий уровень грунтовых вод, потому что это приводит к переувлажнению почвы, к обеднению кислородом и обогащению минеральными солями. Постоянное увлажнение почвы независимо от капризов погоды обеспечивает оптимальный уровень грунтовых вод.

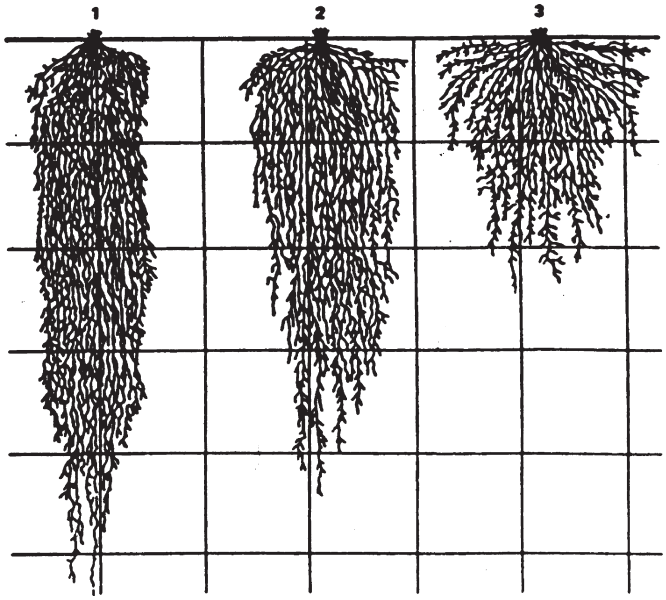



**Рисунок 6.28 — Корневая система озимой пшеницы (по В. Г. Хржановскому и др., 1994)**

*1 — при большом количестве осадков; 2 — при среднем; 3 — при малом.*

## 6.8. Температурный режим

Отличительной чертой наземно-воздушной среды является большой размах температурных колебаний. В большинстве районов суши суточные и годовые амплитуды температур составляют десятки градусов. Особенно значительны изменения температуры воздуха в пустынях и приполярных континентальных районах. Например, сезонный размах температуры в пустынях Средней Азии 68-77°С, а суточный — 25-38°С. В окрестностях Якутска среднеянварская температура воздуха - 43°С, среднеиюльская — +19°С, а годовой размах — от - 64 до +35°С. В Зауралье годовой ход температуры воздуха резкий и сочетается с большой изменчивостью температур зимних и весенних месяцев в разные годы. Самым холодным является январь, средняя температура воздуха составляет -16 -19°С, в отдельные годы понижается до -50°С, самый теплый месяц июль с температурой от 17,2 до 19,5°С. Максимальные плюсовые температуры 38- 41°С.

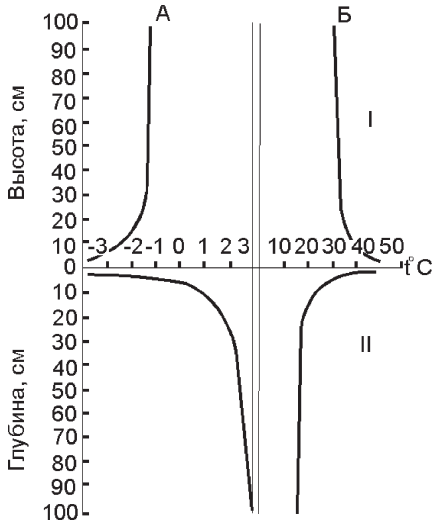



**Рисунок 6.29 — Распределение температур близ поверхности почвы (по H. Walter, 1951)**

*А — ночью, Б — днем (шкала температур для А в 10 раз крупнее, чем для Б). I — приземный слой воздуха, II — почва*

Еще более значительны колебания температуры на поверхности почвы (рис. 6.29).

Наземные растения занимают зону, прилежащую к поверхности почвы, т. е. к «поверхности раздела», на которой совершается переход падающих лучей из одной среды в другую, — из прозрачной в непрозрачную. На этой поверхности создается особый тепловой режим: днем происходит сильное нагревание благодаря поглощению тепловых лучей, ночью — сильное охлаждение вследствие лучеиспускания. Поэтому приземный слой воздуха испытывает наиболее резкие суточные колебания температур, которые в наибольшей степени выражены над оголенной почвой.

Тепловой режим местообитания, например растений, характеризуется на основе измерений температуры непосредственно в растительном покрове. В травянистых сообществах измерения делают внутри и на поверхности травостоя, а в лесах, где существует определенный вертикальный градиент температуры, — в ряде точек на разных высотах.

Устойчивость к температурным изменениям среды у наземных организмов различна и зависит от конкретного местообитания, где протекает их жизнь. Так, наземные листостебельные растения в большинстве своем растут в широком температурном диапазоне, т. е. являются эвритермными. Их жизненный интервал в активном состоянии простирается, как правило, от 5 до +55°С, при этом между +5 и +40°С эти растения продуктивны. Растения континентальных областей, для которых характерен четкий суточный ход температуры, развиваются лучше всего, когда

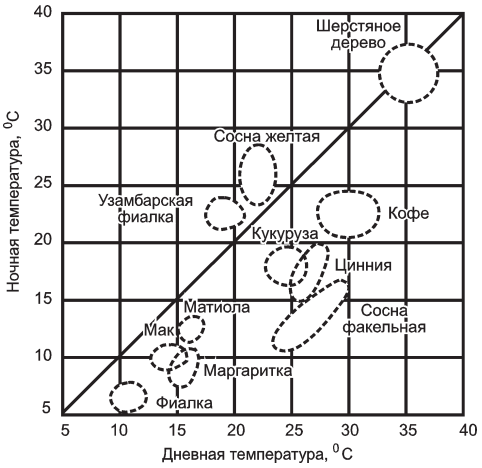



**Рисунок 6.30 — Области оптимальных температур для роста и развития различных растений (по Went, 1957)**

ночь на 10-15°С холоднее, чем день. Это относится к большинству растений умеренной зоны — при разнице температур 5-10°С, а тропические растения при еще меньшей амплитуде, около 3°С (рис. 6.30).

У пойкилотермных организмов с повышением температуры (*T*) продолжительность развития (*t*) уменьшается все быстрее. Скорость развития $V_t$ может быть выражена формулой $V_t = 100/t$. Скорость развития, как величина, обратная его продолжительности, выражается прямой, пересекающейся с осью температур в «нулевом пункте развития» (рис. 6.31).

Для достижения определенной стадии развития, например у насекомых, — от яйца до имагинальной стадии всегда требуется определенная сумма температур. Произведение эффективной температуры (температуры выше нулевого пункта развития, т. е. $T\text{-}T_0$) на длительность развития *(i)* дает специфическую для данного вида *термальную постоянную* развития $C=t(T\text{-}T_0)$.

Используя данное уравнение, можно рассчитать время наступления определенной стадии развития, например вредителя растения, на которой эффективна с ним борьба.

Растения как пойкилотермные организмы не имеют собственной стабильной температуры тела. Их температура определяется тепловым балансом, т. е. соотношением поглощения и отдачи энергии. Эти величины зависят от многих свойств как окружающей среды (количества поступающей солнечной радиации, температуры окружающего воздуха и его движения),

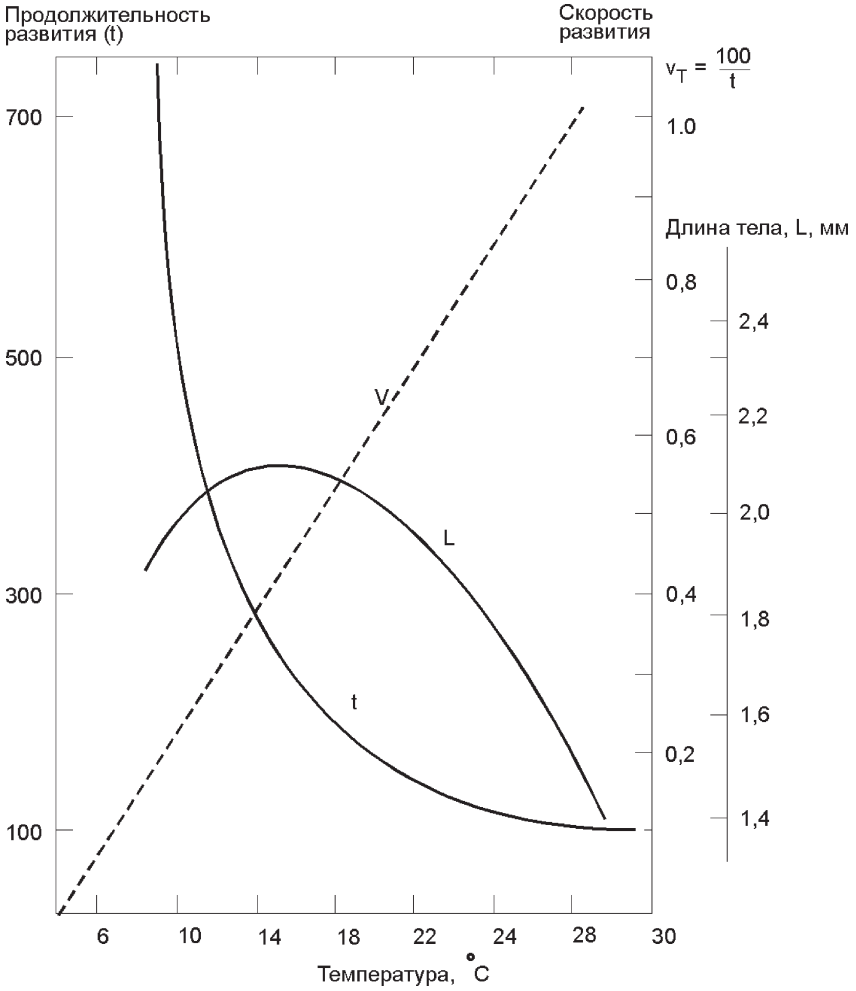



**Рисунок 6.31 — Влияние температуры на развитие свекловичной тли Aphisfabae (из Е. Гюнтер и др., 1982)**

*Продолжительность развития* (t), *скорость развития* (V), *результат (длина тела,* L)

так и самих растений (окраски, величины и расположения листьев и т.д.). Первостепенную роль играет охлаждающее действие транспирации, которая препятствует сильным перегре-

вам растений в жарких местообитаниях. Как результат действия вышеуказанных причин, температура растений обычно отличается (нередко довольно значительно) от температуры окружающего воздуха. Здесь возможны три ситуации: температура растения выше температуры окружающего воздуха, ниже ее, равна или очень близка к ней. Превышение температуры растений над температурой воздуха встречается не только в сильно прогреваемых, но и в более холодных местообитаниях. Этому способствуют темная окраска или иные оптические свойства растений, которые увеличивают поглощение солнечной радиации, а также анатомо-морфологические особенности, способствующие снижению транспирации. Довольно заметно могут нагреваться, арктические растения (рис. 6.32).

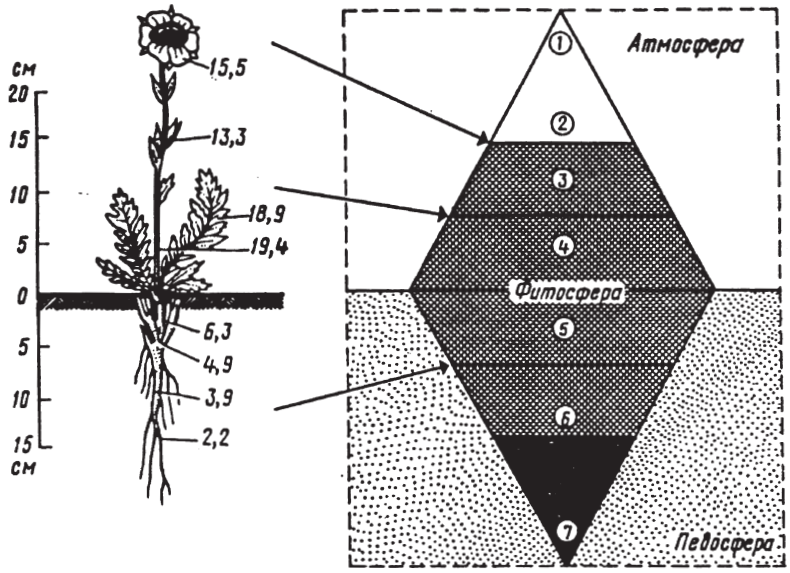



**Рисунок 6.32 — Распределение температур в розеточном растении арктической тундры (Novosieversia glacialis) в солнечное июньское утро при температуре воздуха 11,7°С (по Б. А. Тихомирову, 1963)**

*Справа — интенсивность процессов жизнедеятельности в биосфере: 1 — самый холодный слой воздуха, 2 — верхняя граница прироста побегов, 3, 4, 5 — зона наибольшей активности жизненных процессов и максимального накопления органического вещества, 6 — уровень вечной мерзлоты и нижняя граница укоренения, 7 — область наиболее низких температур почвы.*

Другим примером является карликовая ива — Salix arctica на Аляске, у которой днем листья теплее воздуха на 2-11°С и даже в ночные часы полярного «круглосуточного дня» — на 1-3°С.

Ранневесенним эфемероидам, так называемым «подснежникам», нагревание листьев обеспечивает возможность достаточно интенсивного фотосинтеза в солнечные, но еще холодные весенние дни. Для холодных местообитаний или местообитаний, связанных с сезонными колебаниями температур, повышение температуры растений экологически очень важно, так как физиологические процессы при этом получают в известных пределах независимость от окружающего теплового фона.

Снижение температуры растений по сравнению с окружающим воздухом чаще всего отмечается в сильно освещенных и прогреваемых участках наземной среды (пустыня, степь), где листовая поверхность растений сильно редуцирована, а усиленная транспирация способствует удалению избытка тепла и предотвращает перегрев. В общих чертах можно сказать, что в жарких местообитаниях температура надземных частей растений ниже, а в холодных — выше температуры воздуха. Совпадение температуры растений с температурой окружающего воздуха встречается реже — в условиях, исключающих сильный приток радиации и интенсивную транспирацию, например, у травянистых растений под пологом лесов, а на открытых участках — в пасмурную погоду или при дожде.

В целом же наземные организмы по сравнению с водными отличаются большей эвритермностью.

В наземно-воздушной среде осложняются условия жизни существованием *погодных изменений.*

Погода — это непрерывно меняющееся состояние атмосферы у земной поверхности, примерно до высоты 20 км (граница тропосферы). Изменчивость погоды проявляется в постоянном варьировании сочетания таких факторов среды, как температура и влажность воздуха, облачность, осадки, сила и направление ветра и т.д. (рис. 6.33, 6.34).

Для погодных изменений наряду с закономерным чередованием их в годовом цикле характерны непериодические колебания, существенно усложняющие условия существования наземных орга-

низмов. На рисунке 6.35 на примере гусеницы яблоневой плодожорки Carpocapsa pomonella показана зависимость смертности от температуры и относительной влажности. Из нее следует, что кри-

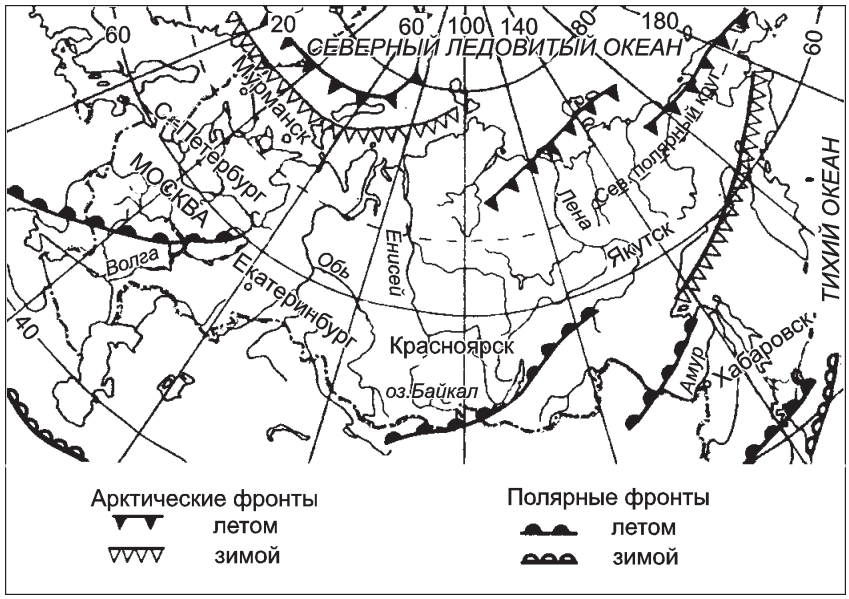



**Рисунок 6.33 — Атмосферные фронты над территорией России**

**Рисунок 6.34 — Движение воздуха в теплом (а) и холодном (б) фронтах**

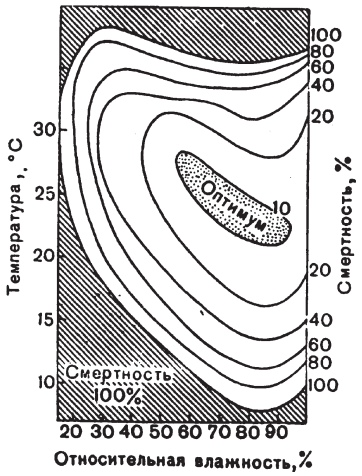



**Рисунок 6.35 — Смертность гусениц яблоневой плодожорки Carpocapsa pomonella в зависимости от температуры и влажности (по Р. Дажо, 1975)**

вые равной смертности имеют концентрическую форму и что оптимальная зона ограничена относительной влажностью 55 и 95% и температурой 21 и 28°С.

Свет, температура и влажность воздуха обусловливают у растений обычно не максимальную, а среднюю степень открытия устьиц, так как совпадение всех условий, способствующих их открытию, случается редко (рис. 6.36).

Многолетний режим погоды характеризует *климат местности.* В понятие климата входят не только средние значения метеорологических явлений, но и их годовой, и суточный ходы, отклонения от них, их повторяемость. Климат определяется географическими условиями района.

Основные климатические факторы — это температура и влаж-

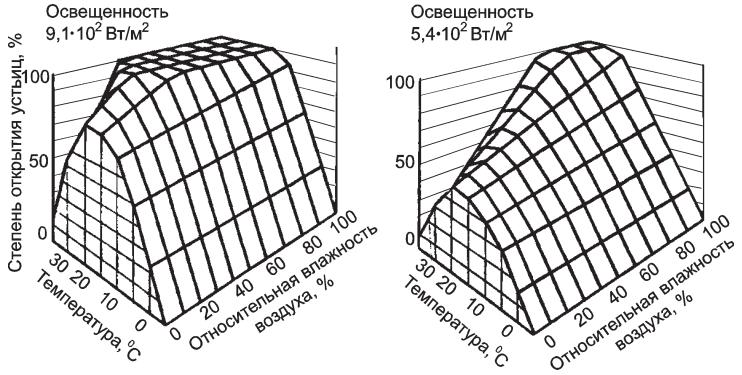



**Рисунок 6.36 — Влияние света, температуры и влажности воздуха на степень открытия устьиц листьев Ligustrum japanicum (из В. Лархера, 1978)**

ность, измеряемая количеством осадков и насыщенностью воздуха водяными парами. Так, в удаленных от моря странах наблюдается постепенный переход от гумидного климата через семиаридную промежуточную зону со случайными или периодическими засушливыми периодами к аридной территории, для которой характерны продолжительная засуха, засоление почвы и воды (рис. 6.37).

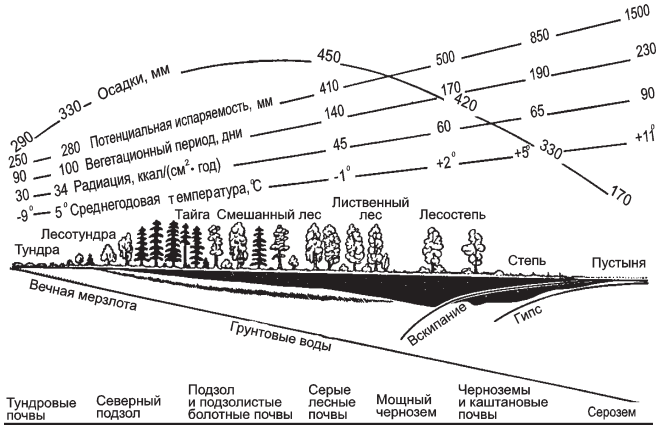



**Рисунок 6.37 — Схема изменения климата, растительности и почв вдоль профиля через основные ландшафты Европейской части России с северо-запада на юго-восток до Прикаспийской низменности (по В. Н. Сукачеву, 1934)**

*Примечание: там, где кривая осадков пересекает восходящую линию испаряемости, расположена граница между гумидным (слева) и аридным (справа) климатом. Черным показан гумусовый горизонт, штриховкой — иллювиальный горизонт.*

Каждое местообитание характеризуется определенным экологическим климатом, т. е. климатом приземного слоя воздуха или *экоклиматом*.

Большое влияние на климатические факторы оказывает растительность. Так, под пологом леса влажность воздуха всегда выше, а колебания температуры меньше, чем на полянах. Отличается и световой режим этих мест. В разных растительных ассоциациях формируется свой режим света, температуры, влажности, т. е. своеобразный *фитоклимат*.

Для полной характеристики климатических условий того или иного местообитания не всегда достаточно данных экоклимата или фитоклимата. Местные элементы среды (рельеф, экспозиция, расти-

тельность и т. п.) очень часто так изменяют в конкретном участке режим света, температуры, влажности, движение воздуха, что он значительно может отличаться от климатических условий местности. Локальные модификации климата, складывающиеся в приземном слое воздуха, называют *микроклиматом.* Например, условия жизни, окружающие личинок насекомых, живущих под корой дерева, иные, чем в лесу, где это дерево растет. Температура южной стороны ствола может быть на 10-15°С выше температуры ее северной стороны. Устойчивым микроклиматом обладают заселенные животными норы, дупла деревьев, пещеры. Четких же различий между экоклиматом и микроклиматом не существует. Считается, что экоклимат — это климат больших территорий, а микроклимат — климат отдельных небольших участков. Микроклимат оказывает влияние на живые организмы той или иной территории, местности (рис. 6.38).

Наличие в одной местности многих микроклиматов обеспечивает сосуществование видов, обладающих неодинаковыми требованиями к внешней среде.

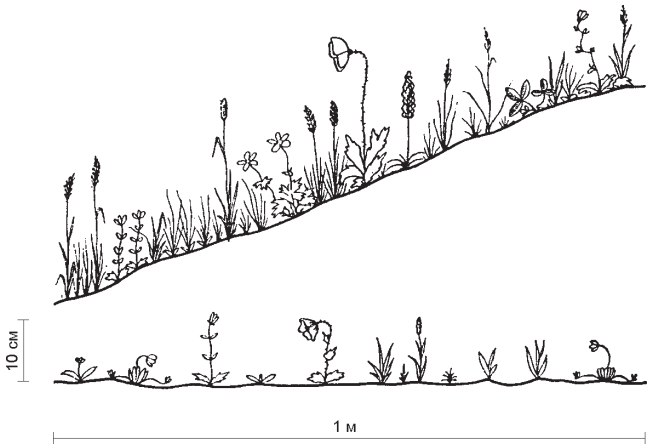



**Рисунок 6.38 — Влияние микроклимата на растительность в тундре (по Ю. И. Чернову, 1979):**

*вверху — хорошо прогреваемый склон южной экспозиции, внизу — горизонтальный участок плакора. Флористический состав на обоих участках одинаков.*

## 6.9. Географическая поясность и зональность

Распространение живых организмов на Земле тесно связано с географическими поясами и зонами. Пояса имеют широтное простирание, что, естественно, обусловлено в первую очередь радиационными рубежами и характером атмосферной циркуляции. На поверхности земного шара выделяют 13 географических поясов, закономерно сменяющихся от экватора к полюсам и от океанов в глубь континентов (рис. 6.39): арктический, антарктический,субарктический, субантарктический, северный и южный умеренные, северный и южный субарктические, северный и южный тропические, северный и южный субэкваториальные и экваториальный.

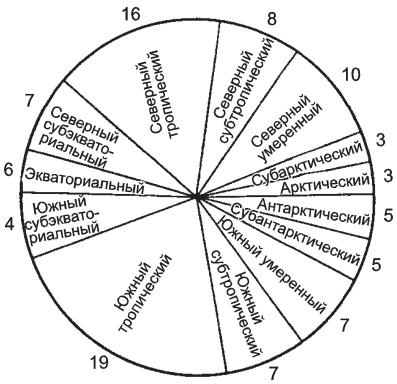



**Рисунок 6.39 — Соотношение площадей суши, занятых различными физико-географическими поясами, в % (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

Внутри поясов выделяют *географические зоны,* где наравне с радиационными условиями принимаются во внимание увлажнение земной поверхности и соотношение тепла и влаги, свойственные данной зоне. В отличие от океана, где обеспеченность влагой равна 100%, на материках соотношение тепла и влаги может иметь значительное отличие. Отсюда географические пояса распространяются на материки и океаны, а географические зоны только на материки. Различают *широтные* и *меридиальные* или *долготные природные зоны.* Первые тянутся с запада на восток, вторые — с севера на юг. В долготном направлении широтные зоны подразделяются на *подзоны,* а в широтном — на *провинции.*

Основоположником учения о природной зональности является В.В. Докучаев (1846-1903), который обосновал зональность как всеобщий закон природы. Этому закону подчинены все явления в пределах биосферы. Основные причины зональности — форма Земли и ее положение относительно Солнца. На распределение тепла на Земле помимо широтности влияют характер рель-

ефа и высота местности над уровнем моря, соотношение суши и моря, морские течения и др.

В дальнейшем радиационные основы формирования зональности земного шара были разработаны А.А. Григорьевым и М.И. Будыко. Для установления количественной характеристики соотношения тепла и влаги для различных географических зон ими были определены некоторые коэффициенты. Соотношение тепла и влаги выражено отношением радиационного баланса поверхности к скрытой теплоте испарения и сумме осадков (радиационный индекс сухости). Был установлен закон, получивший название закона периодической географической зональности (А. А. Григорьева — М.И. Будыко), который гласит, *что со сменой географических поясов аналогичные географические* (ландшафтные, природные) *зоны и их некоторые общие свойства периодически повторяются.*

Каждая зона приурочена к определенному интервалу значений-показателей: особый характер геоморфологических процессов, особый тип климата, растительности, почв и животного мира. На территории бывшего СССР выделяли следующие географические зоны: ледяную, тундры, лесотундры, тайги, смешанных лесов Русской равнины, муссонных смешанных лесов Дальнего Востока, лесостепей, степей, полупустынь, пустынь умеренного пояса, пустынь субтропического пояса, средиземноморского и влажных субтропиков.

Одним из важных условий изменчивости организмов и их зонального размещения на земле служит изменчивость химического состава среды. В этом отношении большое значение имеет учение А. П. Виноградова о *биогеохимических провинциях,* которые определяются зональностью химического состава почв, а также климатической, фитогеографической и геохимической зональностью биосферы.

***Биогеохимические провинции*** *— это области на поверхности Земли, различающиеся по содержанию (в почвах, водах и т.д.) химических соединений, с которыми связаны определенные биологические реакции со стороны местной флоры и фауны.*

Наряду с горизонтальной зональностью в наземной среде четко проявляется *высотная* или *вертикальная* поясность (рис. 4.48, 6.40).

Растительность горных стран более богата, чем на прилегающих равнинах, и характеризуется повышенным распространением эндемических форм. Так, по данным О. Е. Агаханянца (1986), фло-

ра Кавказа насчитывает 6350 видов, из которых 25% эндемичны. Флора гор Средней Азии оценивается в 5500 видов, из них 25-30%

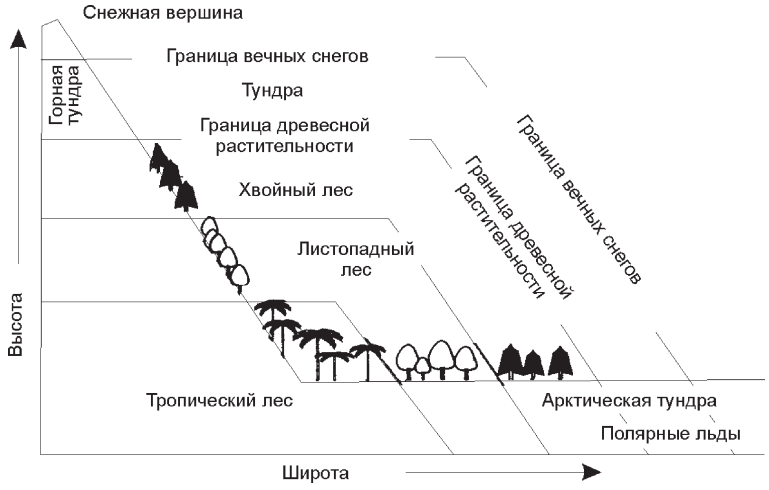



**Рисунок 6.40 — Изменение растительности по мере изменения широты и высоты местности**

эндемики, в то время как на прилегающих равнинах южных пустынь насчитывается всего 200 видов растений.

При подъеме в горы повторяется та же смена зон, что и от экватора к полюсам. У подножия обычно располагаются пустыни, затем степи, широколиственные леса, хвойные леса, тундра и, наконец, льды. Однако полной аналогии все же нет. При подъеме в горы понижается температура воздуха (средний градиент температуры воздуха — 0,6°С на 100 м), снижается испаряемость, усиливаются ультрафиолетовая радиация, освещенность и т. д. Все это заставляет растения приспосабливаться к сухой или влажной среде. Среди растений доминируют подушкообразные жизненные формы, многолетники, у которых выработана адаптация к сильной ультрафиолетовой радиации и снижению транспирации (рис. 6.41).

Своеобразен и животный мир высокогорных районов. Пониженное давление воздуха, значительная солнечная радиация, резкие колебания дневных и ночных температур, изменение влажности воздуха с высотой способствовали выработке специ-

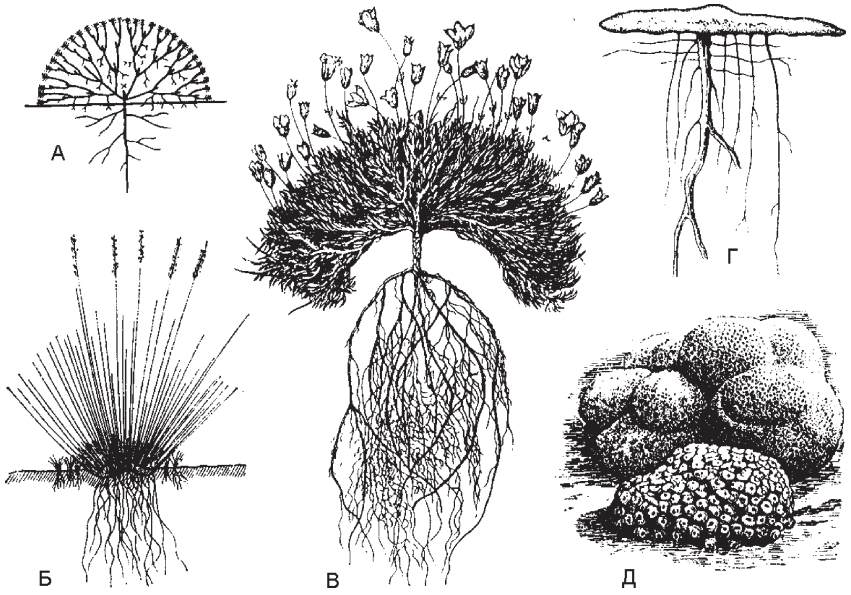



**Рисунок 6.41 — Растения-подушки (по А. Кернеру, 1896; О. В. Заленскому, 1948; Б. А. Тихомирову, 1963; Strasburger E. et al., 1962; Hedberg O., 1964)**

*А — схема ветвления растения-подушки; Б — высокогорный африканский злак — Festuca pilgeri с подушкообразной дерниной; В — арктическое растение-подушка —Minuartia arctica; Г— высокогорное памирское растение-подушка—Acantholimon diapensioides; Д — гигантские подушки («растения-овцы») в горах Австралии*

фических физиологических адаптаций у горных животных. Например, у животных увеличивается относительный объем сердца, возрастает содержание гемоглобина в крови, что позволяет более интенсивно поглощать кислород из воздуха. Каменистый грунт осложняет или почти исключает норовую деятельность животных. Многие мелкие животные (мелкие грызуны, пищухи, ящерицы и др.) находят убежища в расщелинах скал, в пещерах. Из птиц для горных районов характерны горные индейки (улары), горные вьюрки, жаворонки, из крупных птиц — бородачи, грифы, кондоры. В горах из крупных млекопитающих

обитают бараны, козлы (в том числе и снежные козлы), серны, яки и др. Хищники представлены такими видами, как волки, лисицы, медведи, рыси, снежный барс (ирбис) и т. д.

## Задания к практическим занятиям

**Задание 6.1.** Изучить условия обитания организмов наземно-воздушной и водной среды.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды, аудио-видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, таблицей 6.1, студенты изучают условия обитания организмов наземно-воздушной и водной среды.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Таблица 6.1 — Условия обитания организмов воздушной и водной среды (по Д. Ф. Мордухай-Болтовскому, 1974)**

| Условия обитания | Значение условий для организмов | |
|---|---|---|
| | воздушной среды | водной среды |
| Влажность | Очень важное (часто в дефиците) | Не имеет (всегда в избытке) |
| Плотность среды | Незначительная (за исключением почвы) | Большое по сравнению с ее ролью для обитателей воздушной среды |
| Давление | Почти не имеет | Большое (может достигать 1000 атмосфер) |
| Температура | Существенное (колеблется в очень больших пределах (от -80 до +100°С и более) | Меньшее по сравнению со значением для обитателей воздушной среды (колеблется гораздо меньше, обычно от -2 до +40°С) |
| Кислород | Несущественное (большей частью в избытке) | Существенное (часто в дефиците) |
| Взвешенные вещества | Неважное; не используются в пищу (главным образом минеральные) | Важное (источник пищи, особенно органические вещества) |
| Растворенные вещества в окружающей среде | В некоторой степени (имеют значение только в почвенных растворах) | Важное (в определенном количестве необходимы) |

**Задание 6.2.** Изучить приспособления к переносу ветром у плодов и семян растений.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные пособия (таблицы, слайды, аудио-видеоаппаратура и др.); 2. семена и плоды липы, клена, березы, пушицы, одуванчика, рогозы; 3. линейки; 4. цветные карандаши; 5. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями, семенами и плодами липы, клена, березы, пушицы, одуванчика, рогозы, рисунком 6.42, студенты изучают приспособления к переносу ветром у плодов и семян растений.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Рисунок 6.42 — Приспособления к переносу ветром у плодов и семян растений (по А. Кернеру, 1903):**
*1 — липа, 2 — клен, 3 — береза, 4 — пушица, 5 — одуванчик, б — рогоз*

**Задание 6.3.** Изучить анатомические особенности растений из разных мест обитания (по Н.М. Черновой, 1986).

*Материалы и оборудование:* 1. рдест курчавый – Potamogeton crispus L. (подводный стебель и листья); 2. клевер луговой – Trifolium pratense; 3. ковыль – Stipa capillata L.; 4. алоэ – Aloe (листья); 5. лезвия; 6. микроскоп; 7. предметные и покровные стекла; 8. дистиллированная вода; 9. линейки; 10. цветные карандаши; 11. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Приготовить поперечные срезы частей растений. Для рдеста выбрать участки в центральной части листа. У листа алоэ срезать краевую часть с участком прилегающих мягких тканей. Для занятия можно использовать также набор готовых препаратов. Последовательно рассмотреть поперечные срезы, обращая внимание на анатомические особенности разных растений (рис. 6.43).

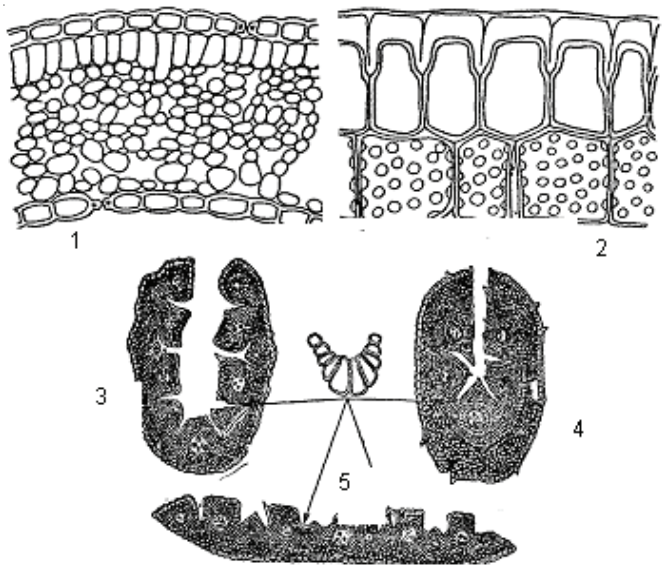



**Рисунок 6.43 — Анатомические особенности растений из разных мест обитания (по И.С. Михайловской, 1977).**

*Примечания.* ***1. Анатомия листа клевера лугового. 2 Эпидермис листа алоэ. 3. Поперечный срез листа ковыля. 4 Поперечный срез листа типчака. 5. Строение листа ковыля в развернутом виде (стрелками показаны сочлененные клетки).***

В рабочей тетради анатомические особенности растений зарисовать и заполнить таблицу 6.2.

**Таблица 6.2 — Анатомические особенности растений из разных мест обитания**

| Характеристика растений | Рдест | Клевер | Ковыль | Алоэ |
|---|---|---|---|---|
| Толщина эпидермиса с кутикулой | | | | |
| Развитие механической ткани | | | | |
| Палисадная ткань | | | | |
| (число слоев, величина и форма клеток) | | | | |
| Губчатая паренхима (степень развития) | | | | |
| Аэренхима | | | | |
| Положение устьиц | | | | |
| Наличие волосков на поверхности листа | | | | |
| Условия обитания растения | | | | |
| Морфоэкологическая группа растений | | | | |

**Задание 6.4.** Изучить структуру листьев гелиофитов и сциофитов (по Н.М. Черновой, 1986).

*Материалы и оборудование:* 1. зафиксированные в спирте листья кислицы – Oxalis acetosella L., майника – Maianthenum bifolium L.; мать-и-мачехи – Tussilago farfara L.; пижмы – Tanacetum vulgare L.; 2. лезвия; 3. микроскоп; 4. предметные и покровные стекла; 5. дистиллированная вода; 6. линейки; 7. цветные карандаши; 8. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Приготовить поперечные срезы из листьев растений и рассмотреть под микроскопом. По анатомическому строению листа выделить гелиофиты и сциофиты (рис. 6.44).

Связать строение листьев с условиями мест обитания растений. Найти сходные черты у растений одной экологической группы и черты различий у этих же представителей. Сравнить детали строения эпидермы у листьев пижмы и мать-и-мачехи. Объяснить, в чем их адаптивность.

Какие еще особенности строения эпидермиса могут быть у растений-гелиофитов? Какую экологическую роль они выполняют? Составить и заполнить в рабочей тетради таблицу, внеся в нее названия исследованных растений и характеристики отдельных признаков строения листьев: толщины листа, строения эпи-

**Рисунок 6.44 — Структура листьев гелиофитов и сциофитов (по И.С. Михайловской, 1977): 1 – участок поперечного среза листа олеандра: (а – двухслойный эпидермис с кутикулой, б – гиподерма, в – изопалисадный мезофилл; углубления нижней стороны листа с устьицами и волосками); 2 – поперечные срезы частей листа кислички (а) и майника двулистного**

дермы, губчатой, палисадной, механической ткани, межклетников, развития жилок и других деталей строения листьев.

**Задание 6.5.** Построить график географической зональности суши северного полушария (по М.И. Будыко, А.А. Григорьеву, 1977).

*Материалы и оборудование:* 1. данные по радиационному балансу, радиационному индексу сухости; 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* На основании радиационного баланса, радиационного индекса сухости с учетом годового стока, показывающего степень увлажнения поверхности Земли в рабочей тетради построить график географической зональности северного полушария (рис. 6.45). Отразить, что со сменой географических поясов аналогичные географические (ландшафтные, природные) зоны и их некоторые общие свойства периодически повторяются.

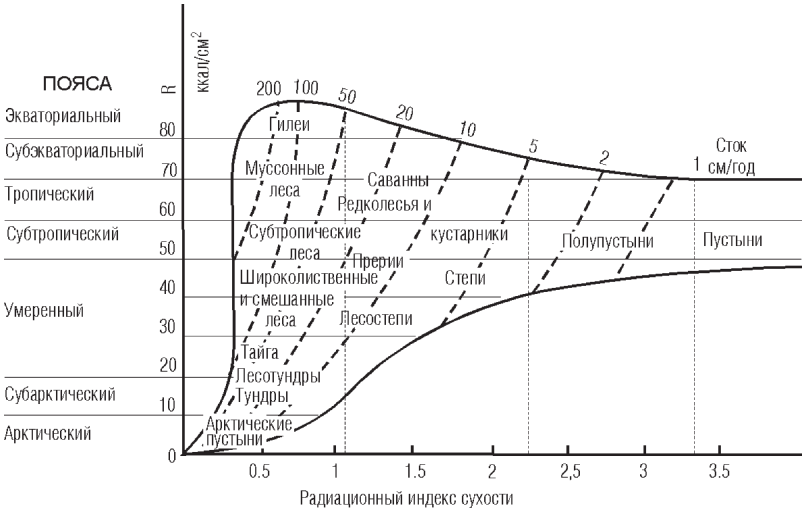



**Рисунок 6.45 — График географической зональности суши северного полушария (по М. И. Будыко, А. А. Григорьеву, 1977)**

## Контрольные вопросы

1.Назовите основные особенности обитания организмов наземно-воздушной среды от водной.

2.Сколько видов животных и растений обитает в наземно-воздушной среде?

3.Каковы физиологические адаптации растений к наземно-воздушной среде?

4.Каковы физиологические адаптации животных к наземно-воздушной среде?

5.Какова роль светового, температурного, газового режимов и плотности воздуха для живых организмов наземно-воздушной среды?

6.Какова роль погодных изменений в жизни живых организмов наземно-воздушной среды?

7.Что такое географическая поясность и зональность?

8. В чем заключается учение А.П. Виноградова о *биогеохимических провинциях*?

9. Назовите особенности изменения растительности с изменением широты и высоты местности?

# 7. ПОЧВА КАК СРЕДА ЖИЗНИ

## 7.1. Общая характеристика

Почва — основа природы суши. Можно до бесконечности поражаться самому факту, что наша планета Земля единственная из известных планет, которая имеет удивительную плодородную пленку — почву. Как произошла почва? На этот вопрос впервые ответил великий русский ученый-энциклопедист М. В. Ломоносов в 1763 году в своем знаменитом трактате «О слоях земных». Почва, писал он, не первозданная материя, а произошла она «от согнития животных и растительных тел... долготою времени». В. В. Докучаев (1846—1903) в классических работах о почвах России впервые стал рассматривать почву как динамическую, а не инертную среду. Он доказал, что почва — не мертвый организм, а живой, населенный многочисленными организмами, она сложна по своему составу. Им было выявлено пять главных почвообразующих факторов, к которым относятся климат, материнская порода (геологическая основа), топография (рельеф), живые организмы и время.

Очень сложные химические, физические, физико-химические и биологические процессы протекают в поверхностном слое горных пород на пути их превращения в почву. Н. А. Качинский в своей книге «Почва, ее свойства и жизнь» (1975) дает следующее определение почвы: «Под почвой надо понимать все поверхностные слои горных пород, переработанные и измененные совместным воздействием климата (свет, тепло, воздух, вода), растительных и животных организмов, а на окультуренных территориях и деятельностью человека, способные давать урожай. Та минеральная порода, на которой почва образовалась и которая как бы родила почву, называется материнской породой».

По Г. Добровольскому (1979), «почвой следует называть поверхностный слой земного шара, обладающий плодородием, характеризующийся органо-минеральным составом и особым, только ему присущим профильным типом строения. Почва возникла и развивается в результате совокупного воздействия на горные породы воды, воздуха, солнечной энергии, растительных и животных организмов. Свойства почвы отражают местные особенности природных условий». Таким образом, свойства почвы в своей совокупности создают определенный экологический режим

ее, основными показателями которого служат гидротермические факторы и аэрация.

В состав почвы входят четыре важных структурных компонента: минеральная основа (обычно 50-60% общего состава почвы), органическое вещество (до 10%), воздух (15-25%) и вода (25-35%).

**Минеральная основа** (минеральный скелет) почвы — это неорганический компонент, образовавшийся из материнской породы в результате ее выветривания. Минеральные фрагменты, образующие вещество почвенного скелета, различны — от валунов и камней до песчаных крупинок и мельчайших частиц глины. Скелетный материал обычно произвольно разделяют на мелкий грунт (частицы менее 2 мм) и более крупные фрагменты. Частицы меньше 1 мкм в диаметре называют коллоидными. Механические и химические свойства почвы в основном определяются теми веществами, которые относятся к мелкому грунту.

**Структура почвы** определяется относительным содержанием в ней песка и глины. На рисунке 7.1 изображен стандартный «треугольник почвенной структуры» и указаны границы одиннадцати структурных классов.

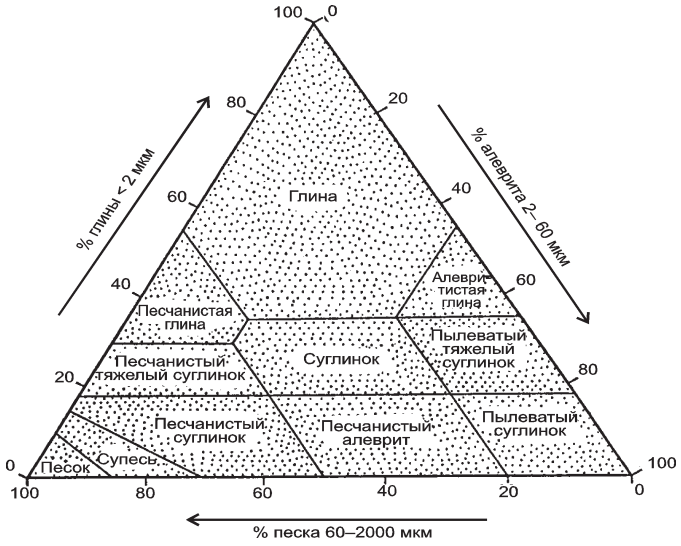



**Рисунок 7.1 — Треугольная диаграмма классов почв (по Б. Небелу, 1993)**

Идеальная почва должна содержать приблизительно равные количества глины и песка с частицами промежуточных размеров. В этом случае образуется пористая, крупитчатая структура, и почва называется *суглинками.* Они обладают достоинствми двух крайних типов почв и не имеют их недостатков. Средне- и мелкоструктурные почвы (глины, суглинки, алевриты) обычно более пригодны для роста растений благодаря содержанию в достаточном количестве питательных веществ и способности удерживать воду.

В почве, как правило, выделяют три основных горизонта, различающиеся по морфологическим и химическим свойствам:

1. *Верхний перегнойно-аккумулятивный горизонт (А),* в котором накапливается и преобразуется органическое вещество и из которого промывными водами часть соединений выносится вниз.

2. *Горизонт вымывания,* или *иллювиальный (В),* где оседают и преобразуются вымытые сверху вещества.

3. *Материнскую породу,* или *горизонт* (С), материал которой преобразуется в почву. В пределах каждого горизонта выделяют более дробные слои, также сильно различающиеся по свойствам (рис. 7.2).

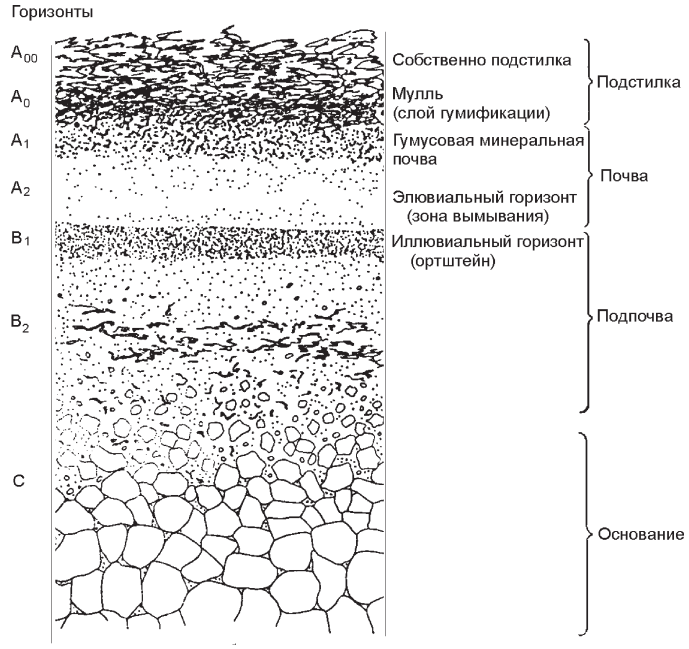



**Рисунок 7.2 — Обобщенная схема почвенного профиля**

**Основные типы почв.** К основным типам почв на территории России относятся черноземы (рис. 7.3), подзолистые, дерново-подзолистые, подзолисто-болотные, болотные, серые лесостепные, пойменные, солончаки, солонцы, солоди и др.

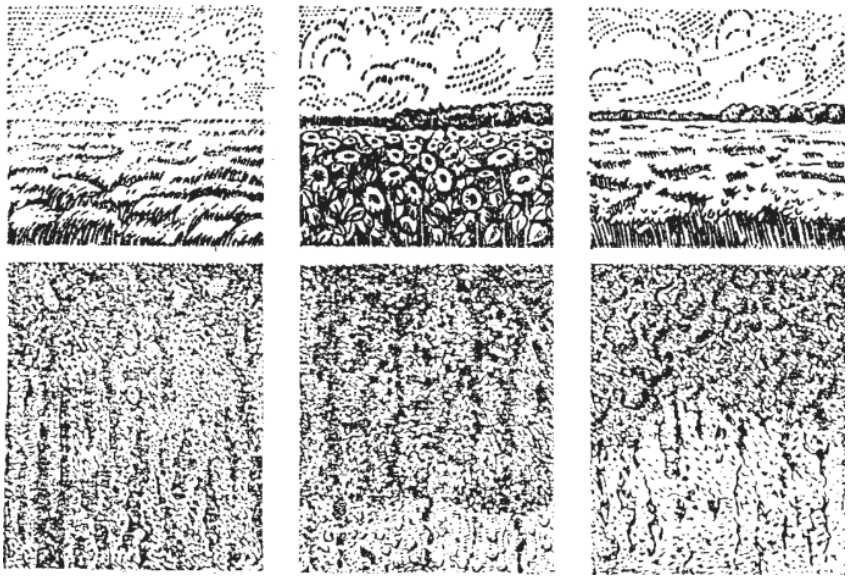


**Рисунок 7.3 — Черноземы обыкновенные: чернозем обыкновенный тучный глинистый; чернозем обыкновенный среднегумусовый на тяжелом лессовидном суглинке и чернозем обыкновенный среднегумусовый среднемощный**

**Химизм почв** частично определяется минеральным скелетом, частично органическим веществом, о котором речь пойдет несколько ниже. Большая часть минеральных компонентов представлена в почве кристаллическими структурами — устойчивыми продуктами выветривания материнской породы. Песок и алеврит состоят главным образом из кварца ($SiO_2$), называемого также кремнеземом. Кремнезем служит источником силикат-ионов ($SiO_4^{4-}$), которые обычно соединяются с катионами, особенно с катионами алюминия ($A1^{3+}$) и железа ($Fe^{3+}$, $Fe^{2+}$) и образуют электронейтральные кристаллы. Силикаты являются преобладающими почвенными минералами.

Большую роль в удержании воды и питательных веществ играет особенномногочисленная и важная группа илистых минералов. Большинство их встречается в виде мельчайших плоских кристаллов, часто шестиугольной формы, образующих в воде коллоидную суспензию. В связи с очень малыми размерами частиц почвенные коллоиды имеют огромную суммарную поверхность — на 1 см$^3$ почвы около 6 тыс. м$^2$, или более половины гектара. Этим объясняется их большая способность к физической адсорбции — поглощению и удержанию воды, растворенных в ней питательных веществ на своей поверхности. Физическая адсорбция определяет *поглотительную способность почвы.* Данная часть почвы (коллоиды и тончайшие частицы ила) получила название *почвенного поглощающего комплекса.*

Для почвы характерна биогенная аккумуляция химических элементов под влиянием растительности, которая отсутствует в коре выветривания. Подвижность ряда элементов фосфора, калия, кремния и др. в процессах выветривания и биогенной аккумуляции различна (рис. 7.4).

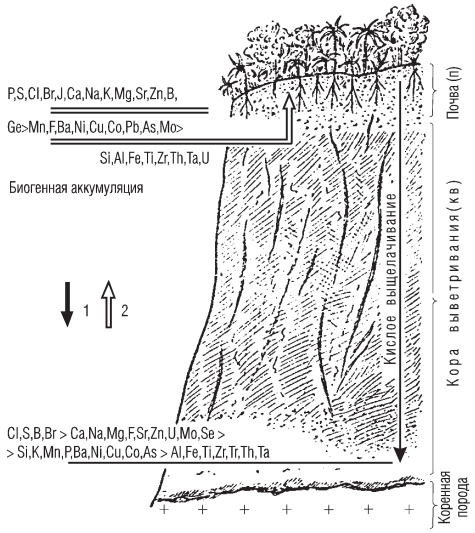



**Рисунок 7.4 — Миграция химических элементов в элювиальной почве (II) и залегающей под ней коре выветривания (КВ) (по А. И. Перельману, 1977)**

*Примечание: на горизонталях помещены обобщенные ряды элементов по убыванию интенсивности миграции. 1 — выветривание минералов, выщелачивание растворимых соединений; 2 — биогенная аккумуляция химических элементов под влиянием растительности.*

**Химизм почвенного раствора** является для почвенных организмов экологическим фактором первостепенной важности. Так, на рост растений оказывает значительное влияние реакция почвенного раствора (pH), связанная с содержанием в почве кислот (угольной кислоты, фульвокислот в глеево-подзолистых почвах) или щелочей (сода в солонцах), которая сильно зависит и от состава ионов, входящих в почвенный поглощающий комплекс. Обилие ионов водорода или алюминия вызывает кислую реакцию, ионов натрия — щелочную. Высокой кислотностью отличаются подзолистые и болотные почвы, щелочностью — солонцы. Черноземы имеют реакцию близкую к нейтральной.

Для почвенного питания растений исключительно важен солевой режим почвы, характеризующийся содержанием и доступностью в почвенном растворе солей элементов, необходимых для жизнедеятельности растений (азота, калия, фосфора, кальция, серы, железа и др.). Такие элементы, как железо, алюминий, обычно содержатся в почве в достаточных количествах для питания растений, другие — азот, фосфор, калий — потребляются растениями в небольших дозах, часто оказываются в недостатке. Для нормального течения многих физиологических процессов растений существенное значение имеет обеспеченность почвы микроэлементами — медью, бором, марганцем, цинком и другими. 25% всех почв нашей планеты в той или иной мере засолено. Избыток солей в почвенном растворе токсичен для большинства растений. Наиболее вредны легкорастворимые соли, без труда проникающие в цитоплазму: NaCl, MgCl , $CaCl_2$. Менее токсичны труднорастворимые соли: $CaSO_4$, $MgS0_4$, $CaCO_3$.

Среди разных типов засоленных почв основные — солончаки и солонцы, имеющие неодинаковый солевой и водный режимы.

*Солончаки* — это почвы, постоянно и сильно увлажненные солеными водами вплоть до поверхности, например, вокруг горькосоленых озер. Концентрация солей в почвенном растворе достигает нескольких десятков процентов. Ионы натрия находятся не только в растворе, но и насыщают коллоиды почвенного поглощающего комплекса. Летом с поверхности солончаки высыхают, покрываясь корочкой солей. *Солонцы* с поверхности не засолены, верхний слой выщелоченный, бесструктурный. Нижние горизонты уплотнены и насыщены ионами натрия, при высыхании растрескиваются на столбы, глыбы и т. д. Водный режим характеризуется резки-

ми изменениями: весной из-за водонепроницаемости часто наблюдается поверхностное застаивание влаги, летом — сильное пересыхание. Есть ряд промежуточных типов почв: солончаковатые солонцы, солонцеватые, солончаковатые и т. д.

**Органическое вещество почвы.** Животные и растения, обитающие на почве и в почве, постоянно воздействуют на субстрат, забирая у него питательные вещества. Поэтому каждый раз нарушается только что установившееся химическое равновесие в почве, происходит дальнейшее углубление процессов разложения и выветривания. Круговорот органического вещества в почве схематически изображен на рис. 7.5.

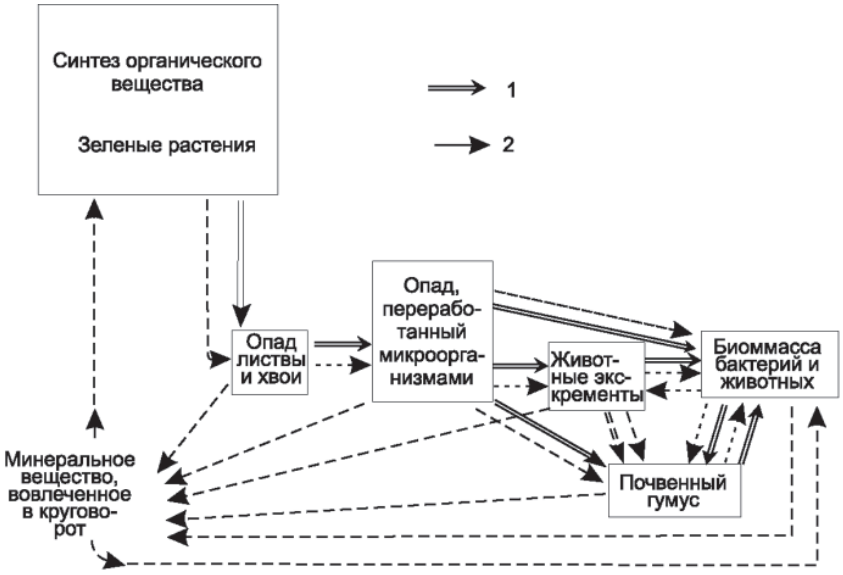



**Рисунок 7.5 — Круговорот органического вещества в почве (по W. Laatsch, 1957)**

*1 — преобразование органического вещества, 2 — круговорот минерального вещества*

Из отмерших растений образовавшаяся органическая субстанция попадает в виде опада листвы и хвои в почву, перерабатывается микроорганизмами и превращается непосредственно или через животные организмы в почвенный гумус (рис. 7.6).

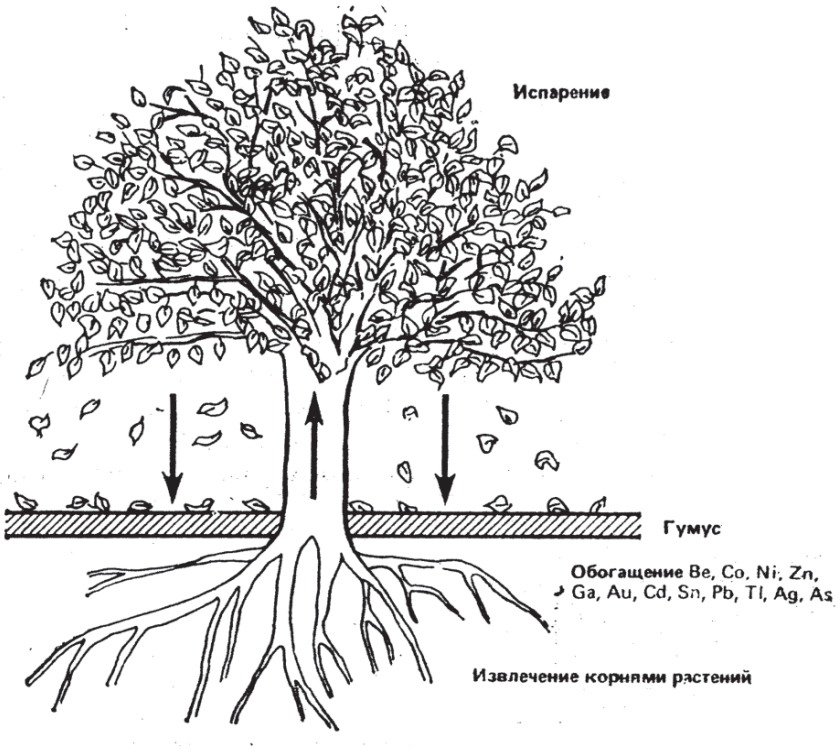



**Рисунок 7.6 — Гумусовый горизонт как геохимический барьер в листопадном лесу (по Гольдшмиту, 1937)**

Таким путем она вновь вовлекается в минеральный или пищевой круговорот и может быть в обновленном виде усвоена растениями.

Каждому типу почв соответствует определенный животный мир и определенная растительность. Отмирающие или уже отмершие организмы, или их части накапливаются на поверхности и внутри почвы, образуя органическое вещество. Совокупность живущих в почве организмов называют *эдафоном* (рис. 7.7).

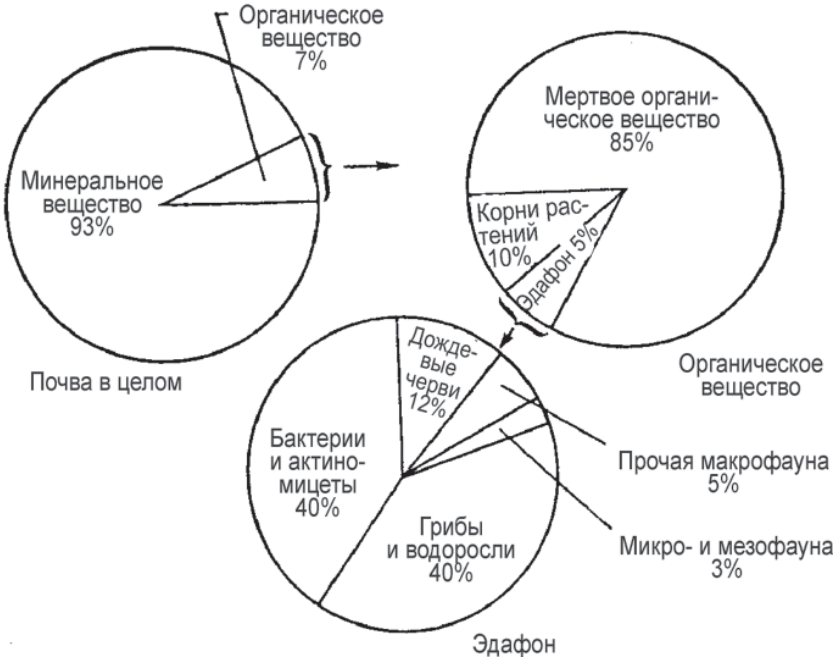



**Рисунок 7.7 — Общий состав верхнего слоя почвы и его эдафона (по В. Тишлеру, 1955)**

Несмотря на то, что число микроорганизмов в 1 дм$^3$ почвы измеряется миллионами, в общей массе они составляют только 5% суммарного количества органических соединений. Минеральная субстанция почвы занимает 93%. Органическое вещество почвы, состоящее из отмерших остатков растений и животных, называют *гумусом.* Таким образом, процесс гумусообразования начинается разрушением и измельчением растительной массы и мертвого животного вещества. Этот процесс осуществляется позвоночными животными при обязательном участии грибов и бактерий (рис. 7.8).

К таким животным относятся *фитофаги,* питающиеся тканями живых растений; *сапрофаги,* потребляющие мертвые вещества растений, *некрофаги,* питающиеся трупами животных; *хищники,* поедающие живых животных; *копрофаги,* уничтожающие экскременты животных. Все они составляют сложную систему, получившую название *сапрофильного комплекса* животных (рис. 7.9).

**Рисунок 7.8 — Бактерии (слева) и грибы из родов мицена и негниючник, разлагающие растительные остатки**

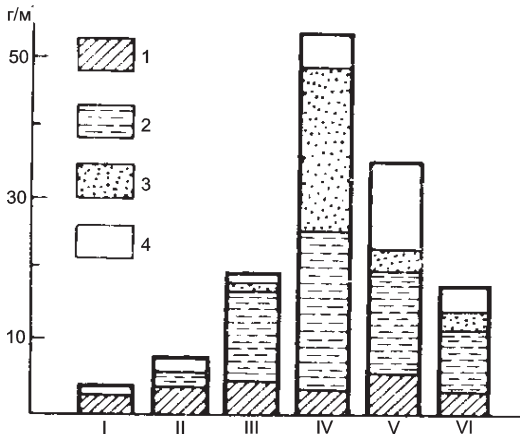



**Рисунок 7.9 — Биомасса разных трофических группировок сапрофильного комплекса почвенных беспозвоночных в типичных зональных ландшафтах (по Б. Р. Стригановой, 1980):**

*I — полярная пустыня; II — тундра; III — тайга; IV — широколиственные леса; V — луговая степь; VI — сухая степь; 1 — микрофитофаги; 2—детритофаги; 3—фитосапрофаги; 4 — хищники и фитофаги*

*В круговороте веществ в почве* растения синтезируют органическое вещество (рис. 7.10). Большую роль в разрыхлении почвы, механическом перемещении органического и минерального вещества играют подвижные почвенные животные (дождевые черви, грызуны и др.).

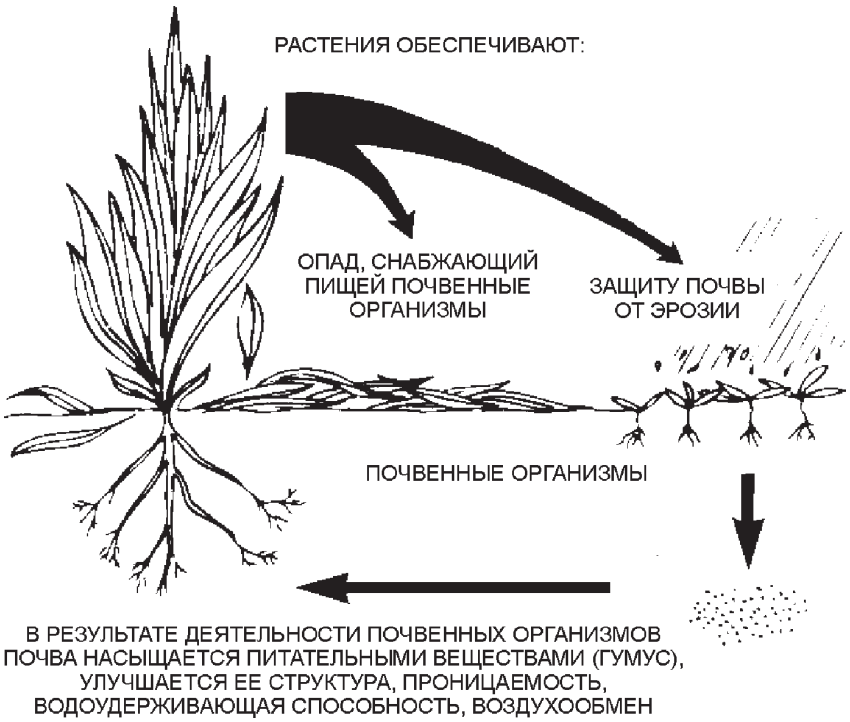



**Рисунок 7.10 — Взаимодействие растений и почвенной среды**

Животные производят механическое и биохимическое разрушение его и тем самым подготавливают его для гумусообразования. Микроорганизмы синтезируют почвенный гумус и затем разлагают его.

Гумус различают по виду, форме и характеру составляющих его элементов (табл. 7.1).

Эти элементы могут принадлежать к группе *гуминовых* или *негуминовых* веществ. Негуминовые вещества образуются из соединений, входящих в состав живых растений и животных, на-

**Таблица 7.1 — Важнейшие формы гумуса (по Г. Францу, 1960)**

| Форма гумуса | pH | C/N | Минерализация или гумификация |
|---|---|---|---|
| Грубый гумус | 3,5-4,5 | 30-40 | Медленная |
| Модер | 4 - 5 | 20-25 | Средняя |
| Муль | 5,5-7 | 10-20 | Быстрая |

пример, белков и углеводов. При разложении данных веществ выделяются двуокись углерода, вода и аммиак. Энергия, образующаяся при этом, используется почвенными организмами. Распад негуминовых веществ сопровождается полной минерализацией элементов питания, что препятствует дальнейшему накоплению в почве устойчивого органического вещества. Напротив, гуминовые вещества в результате жизнедеятельности микроорганизмов перерабатываются в новые, обычно высокомолекулярные соединения — гуминовые кислоты или фульвокислоты.

В качестве разновидностей гумуса различают гумус *питательный* и *устойчивый.* Питательный гумус легко перерабатывается и служит микроорганизмам источником питания, а устойчивый гумус с трудом поддается переработке и выполняет прежде всего физические и химические функции, контролируя баланс питательного вещества, количество воды и воздуха в почве. Таким образом, гумус служит основным поставщиком и резервом элементов питания растений. Темный цвет гумуса способствует лучшему прогреванию почвы, а его высокая влагоемкость — удержанию воды почвой. Гумус прочно склеивает минеральные частицы, образуя комочки, улучшающие структуру почвы. Данные свойства благоприятствуют условиям роста растений на почвах богатых гумусом.

Важнейшим свойством почвы является ее *плодородие* — способность обеспечивать растения водой, элементами питания и воздухом. Мощность гумусового слоя и содержание гумуса в почве являются одним из важнейших показателей уровня плодородия почв. В подзолистых почвах северных районов России содержится 1-3% гумуса, в более плодородных почвах лесостепной зоны — 4-6%. Наиболее богаты гумусом черноземы (обыкновенные — 7-8%, тучные — 8-12%).

Так, *чернозем обыкновенный тучный глинистый* содержит до 70% физической глины, богат карбонатами (рис. 7.3, слева). Формирующиеся на глине обыкновенные черноземы имеют гумусовый горизонт глубиной 60-70 см, содержание гумуса нередко пре-

вышает 10%. Количество гумуса в метровом слое достигает 600-700 т/га, иногда до 800 т/га. Эти черноземы имеют хорошо выраженную водопрочную комковато-зернистую структуру.

*Чернозем обыкновенный среднегумусовый на тяжелом лессовидном суглинке* широко распространен в правобережной части Саратовской области (рис. 7.3, в середине). Мощность гумусового горизонта не превышает 50-55 см. Содержание гумуса в горизонте около 7-8%, запасы в метровом слое 400-450 т/га. *Чернозем обыкновенный среднегумусовый среднемощный* приурочен к предбалочным понижениям и малозаметным впадинам на плато и склонах (рис. 7.3, справа).

В Курганской области из 3,0 млн. га пашни черноземы (обыкновенные, солонцеватые, карбонатные, осолоделые, выщелоченные) занимают 65,3%, в комплексе с солонцами — 8,7, серые лесные — 5,0, черноземно-луговые и лугово-черноземные — 4,2, солоди — 0,4, солонцы — 14,9, солончаки — 0,3, пойменные и прочие — 1,2%. Содержание гумуса в почвах колеблется от 4-6 (черноземы обыкновенные) до 1% (солоди). По механическому составу 63,8% всех почв пашни относятся к тяжелосуглинистым, глинистым и тяжелоглинистым, 35,1 — к средне-легкосуглинистым, 1,1% — к песчаным и супесчаным.

Зная скорость накопления гумуса и мощность гумусового горизонта, можно рассчитать возраст различных типов почв (табл. 7.2).

**Таблица 7.2 — Скорость формирования гумусового горизонта почв Русской равнины (по А.Н. Геннадиеву и др., 1987)**

| Группа почв | Скорость, мм/год |
|---|---|
| Горно-луговые, горные лесо-луговые | 0,80 – 1,00 |
| Торфяно-глеевые, болотно-подзолистые | 0,50 – 0,80 |
| Дерново-карбонатные, оподзоленные | 0,45 – 0,50 |
| Черноземы оподзоленные, типичные | 0,40 – 0,45 |
| Серые лесные, черноземы обыкновенные | 0,35 – 0,40 |
| Черноземы южные темно-каштановые, дерново-подзолистые | 0,20 – 0,30 |
| Подзолы и типичные подзолистые | 0,10 – 0,20 |
| Солонцы, светло-каштановые | Менее 0,10 |

На Русской равнине черноземы образовались за 2500-3000 лет, серые и бурые лесные почвы — за 800-1000 лет, подзолистые почвы примерно за 1500 лет.

Для того, чтобы формировался гумус того или иного типа, необходим достаточный дренаж почвы. В условиях переувлажнения разложение идет очень медленно, так как нехватка кислорода ограничивает рост аэробных редуцентов. В таких условиях растительные и животные остатки сохраняют свою структуру и, постепенно спрессовываясь, образуют торф, который может накапливаться вплоть до больших глубин.

**Влажность и аэрация.** Как нами было отмечено ранее, при изучении наземно-воздушной среды жизни по физическому состоянию, подвижности, доступности и значению для растений почвенная вода подразделяется на гравитационную, гигроскопическую и капиллярную (рис. 7.11).

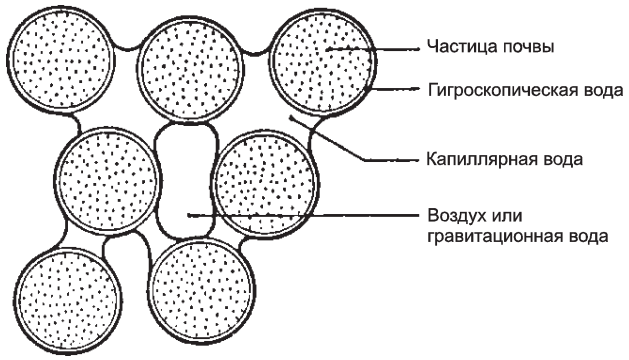



**Рисунок 7.11 — Три типа почвенной воды**

*Гравитационная вода* — подвижная вода, является основной разновидностью свободной воды, которая заполняет широкие промежутки между частицами почвы и просачивается вниз сквозь почву под действием силы тяжести пока не достигнет грунтовых вод. Растения легко усваивают гравитационную воду, когда она находится в зоне корневой системы. С этой точки зрения для растений весьма важен полив почвы, смачивание ее водой.

Вода в почве удерживается также вокруг отдельных коллоидных частиц в виде тонкой прочной связанной пленки. Такую воду называют *гигроскопической.* Она адсорбируется за счет водородных связей на поверхности глины и кварца или на катионах, связанных с глинистыми минералами и гумусом. Гигроскопическая вода высвобождается только при температуре 105-110°С и физиологически прак-

тически недоступна растениям. Количество гигроскопической воды зависит от содержания в почве коллоидных частиц. В глинистых почвах ее содержится около 15%, в песчаных около 5% массы почвы. Она образует так называемый мертвый запас воды в почве.

По мере того, как накапливаются слои воды вокруг почвенных частиц, она начинает заполнять сначала узкие поры между этими частицами, а затем — все более широкие поры. Гигроскопическая вода постепенно переходит в *капиллярную,* удерживающуюся вокруг почвенных частиц силами поверхностного натяжения. Капиллярная вода может подниматься по узким порам и канальцам от уровня грунтовых вод благодаря высокому поверхностному натяжению. Растения легко поглощают капиллярную воду, играющую наибольшую роль в регулярном снабжении их водой. Капиллярная вода в отличие от гигроскопической легко испаряется. Тонкоструктурные почвы, например, глины, удерживают больше капиллярной воды, чем грубоструктурные, такие, как пески.

Помимо перечисленных форм воды в почве содержится *парообразная влага,* занимающая все свободные от воды поры.

Проследим путь, который совершает вода, достигнув поверхности земли, рассмотрим значение влажности и аэрации почвы как среды жизни.

Вода, просачивающаяся в почву, достигает зеркала грунтовых вод или заполняет трещины и щели в плотных кристалличесских и сланцевых породах (рис 7.12).

Однако часть осадков, проникающая в грунт с поверхности, не достигает уровня грунтовых вод, а создает полезную для растений почвенную влагу. Почвенная влага под влиянием присущих почве динамических сил как бы подвешена над зеркалом грунтовых вод. Инфильтрационная вода в конечном итоге — в форме медленно или быстро текущего потока подземных вод, прошедшего более далекий или более близкий путь, — может вновь перейти в поверхностный сток в виде источников или ключей, бьющих в руслах рек, ручьев, днищах озерных котловин. Существует постоянный обмен поверхностных, почвенных и грунтовых вод, меняющих свою интенсивность и свое направление в зависимости от сезонов года.

Водный и воздушный режим почвы зависит от вида почвы и содержания в ней гумуса. Последние в свою очередь влияют на пористость, влагоемкость и водопроницаемость почв, и тем самым — на их тепловой баланс.

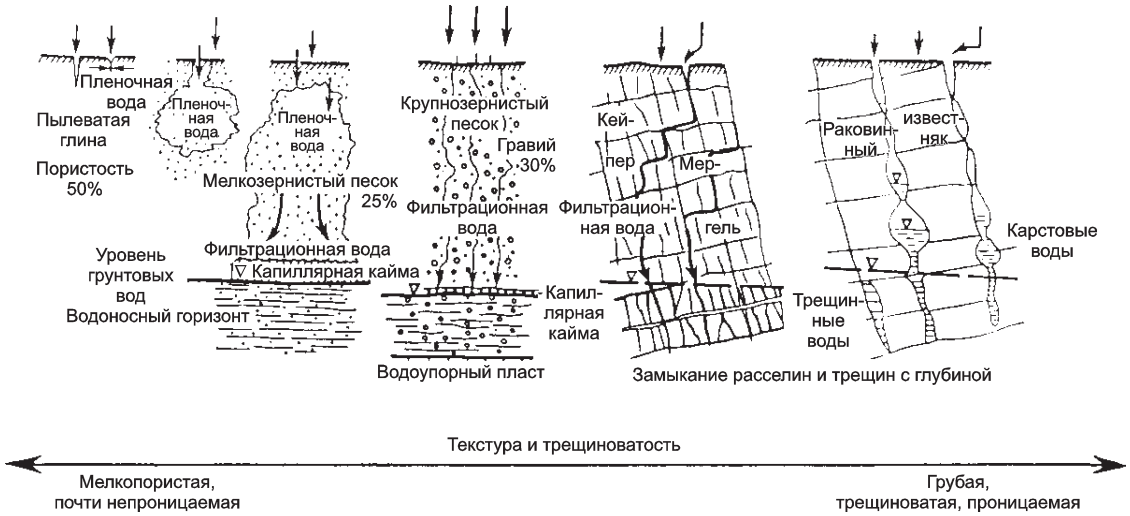



**Рисунок 7.12 — Путь, который совершает вода, достигнув поверхности почвы и горной породы (по Р. Келлеру, 1964)**

В рыхлой почве пористость верхнего слоя (до 70 см) составляет 20-30%; воды мало — 10-20%, ее содержание увеличивается только на большой глубине. Обратное соотношение наблюдается у тяжелых почв. Вода заполняет в них практически все поры. Только верхний горизонт глубиной 30 см обеспечен воздухом (не более 15%). Большая примесь как глинистых, так и песчаных частиц снижает качество почвы. Песчаные (легкие) почвы имеют малую влагоемкость. Они слишком быстро высыхают. Глинистые (тяжелые) почвы содержат слишком мало воздуха, поэтому они плохо прогреваются и таким образом задерживают рост растений и деятельность почвенных организмов. Наилучшие условия для роста растений имеют пылеватые суглинки и суглинки, их водные и воздушные режимы оптимальны.

Различают физическую и физиологическую сухость почвы.

*При физической сухости* почва испытывает недостаток влаги. Это происходит при атмосферной засухе, когда поступление воды резко сокращается, что обычно наблюдается в местах с сухим климатом, где почва увлажняется только за счет атмосферных осадков.

*Физиологическая сухость* почвы — явление более сложное. Она возникает в результате физиологической недоступности физически доступной воды. Растения при физиологической сухости страдают даже на влажных почвах, когда низкая температура почвенного покрова или другие неблагоприятные условия препятствуют нормальному функционированию корневой системы. Например, на сфагновых болотах, несмотря на большое количество влаги, вода оказывается недоступной для многих растений из-за высокой кислотности почвы, плохой аэрации ее и наличия токсических веществ, которые нарушают нормальную физиологическую функцию корневой системы. Физиологически сухими являются и сильно засоленные почвы. Из-за высокого осмотического давления почвенного раствора вода засоленных почв для многих растений оказывается недоступной.

Хорошо увлажненная почва легко прогревается и медленно остывает. На поверхности ее происходят более резкие колебания температур, чем в глубине. При этом суточные колебания ее затрагивают слои до глубины в 1 м. Если учесть, что зимой температура почвы с глубиной повышается, а летом, наоборот, падает, то легко представить сезонные вертикальные миграции почвенных обитателей, которые вызываются изменением условий среды.

Естественно, зимой почвенные животные находятся глубже, чем летом.

Большую роль в формировании почвы играет рельеф. На одинаковых и одновозрастных формах рельефа образуются близкие и однотипные почвы. На местности с расчлененным рельефом, неодинаковым уровнем грунтовых вод наблюдаются различия в климате, режиме тепла, скорости испарения поверхностной влаги и в распределении атмосферных осадков (рис. 7.13). Все это существенно влияет на физические и химические свойства почв, а также и на характер растительного покрова и животного мира.

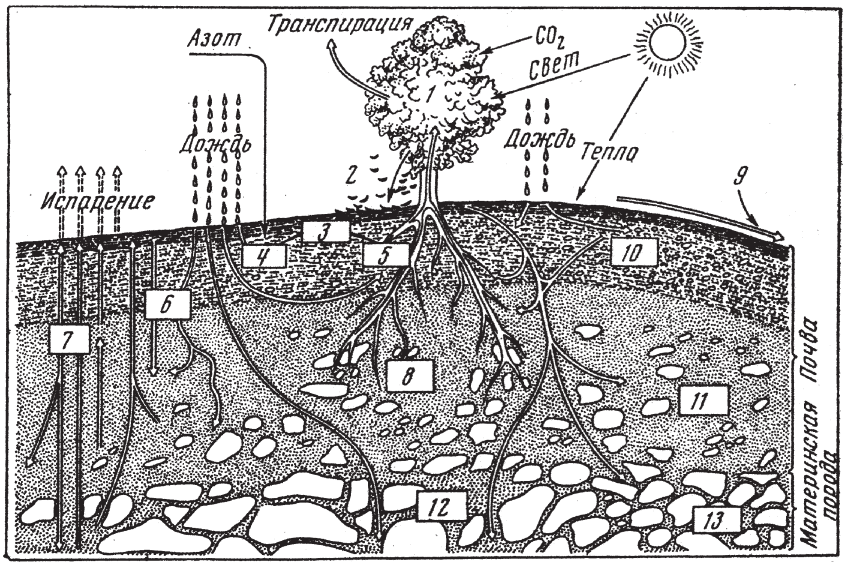



**Рисунок 7.13 — Развитие почвенного профиля под влиянием взаимодействия климатических и биотических факторов с материнской породой и физико-географическими особенностями местообитания.**

*Примечание: 1 – синтез органического вещества растениями; 2 – возврат органического и минеральных веществ в почву; 3 – микроорганизмы; 4 – фиксация азота; 5 – разложение с освобождением минеральных веществ; 6 – капиллярное передвижение; 7 – движение паров; 8 – материнская порода, разрушаемая корнями; 9 – поверхностный сток и нормальная эрозия; 10 – мелкие обломки материнской породы, разрушаемые в почве; 11 – свежий материал материнской породы, поступающий в почву в результате непрерывной эрозии; 12 – просачивание воды и вымывание; 13 – выветривающаяся материнская порода*

## 7.2. Экологические группы почвенных организмов

Количество организмов в почве огромно (рис. 7.14).

**Рисунок 7.14 — Почвенные организмы (по Е. А. Криксунову и др., 1999)**

Растения, животные и микроорганизмы, обитающие в почве, находятся в постоянном взаимодействии друг с другом и со средой обитания. Данные взаимоотношения сложны и многообразны. Животные и бактерии потребляют растительные углеводы, жиры и белки. Благодаря этим взаимоотношениям и в результате коренных изменений физических, химических и биохимических свойств горной породы в природе постоянно происходят почвообразовательные процессы. В среднем почва содержит 2-3 кг/ м$^2$ живых растений и животных или 20 — 30 т/га. При этом в умеренном климатическом поясе корни растений составляют 15 т/га, насекомые — 1 т, дождевые черви — 500 кг, нематоды — 50, ракообразные — 40, улитки, слизни — 20, змеи, грызуны — 20 кг, бактерии — 3 т, грибы — 3 т, актиномицеты — 1,5 т, простейшие — 100 кг, водоросли — 100 кг на 1 гектар.

Несмотря на неоднородность экологических условий в почве, она выступает как достаточно стабильная среда, особенно для подвижных организмов. Градиент температур и влажности в почвенном профиле позволяет почвенным животным путем незначительных перемещений обеспечить себе подходящую экологическую обстановку.

Неоднородность почвы приводит к тому, что для организмов разных размеров она выступает как разная среда. Для микроорганизмов особое значение имеет огромная суммарная поверхность почвенных частиц, потому что на них адсорбируется подавляющая часть микроорганизмов (рис. 7.15).

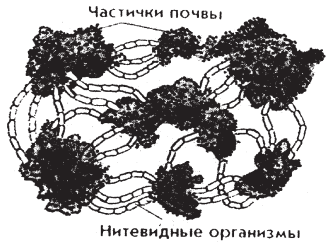



**Рисунок 7.15 — Комочки почвы, скрепленные нитевидными организмами**

Сложность почвенной среды создает большое разнообразие условий для самых разных функциональных групп: аэробов, анаэробов, потребителей органических и минеральных соединений. Для распределения микроорганизмов в почве характерна мелкая очаговость, поскольку на протяжении нескольких миллиметров могут сменяться разные экологические зоны.

По степени связи с почвой как средой обитания животных объединяют в три экологические группы: геобионты, геофилы и геоксены.

*Геобионты* — животные, постоянно обитающие в почве. Весь цикл их развития протекает в почвенной среде. Геобионтами являются дождевые черви (Lymbricidae), многие первично-бескрылые насекомые (Apterydota).

*Геофилы* — животные, часть цикла развития которых (чаще одна из фаз) обязательно проходит в почве. К этой группе принадлежит большинство насекомых: саранчовые (Acridoidea), ряд жуков (Staphylinidae, Carabidae, Elateridae), комары-долгоножки (Tipulidae). Их личинки развиваются в почве. Во взрослом же состоянии это типичные наземные обитатели. К геофилам принадлежат и насекомые, которые в почве находятся в фазе куколки.

*Геоксены* — животные, иногда посещающие почву для временного укрытия или убежища. К геоксенам из насекомых относятся таракановые (Blattodea), многие полужесткокрылые

(Hemiptera), некоторые развивающиеся вне почвы жуки. Сюда же относятся грызуны и другие млекопитающие, живущие в норах.

Вместе с тем приведенная классификация не отражает роли животных в почвообразовательных процессах, так как в каждой группе есть организмы, активно передвигающиеся и питающиеся в почве и пассивные, которые пребывают в почве в период отдельных фаз развития (личинки, куколки или яйца насекомых). Почвенных обитателей в зависимости от их размеров и степени подвижности можно разделить на несколько групп.

*Микробиотип, микробиота* — это почвенные микроорганизмы, составляющие основное звено детритной пищевой цепи, представляют собой как бы промежуточное звено между растительными остатками и почвенными животными. Сюда относятся прежде всего зеленые (Chlorophyta) и сине-зеленые (Cyanophyta) водоросли, бактерии (Bacteria), грибы (Fungi) (рис. 7.16) и простейшие (Protozoa) и т.д. (рис. 7.17).

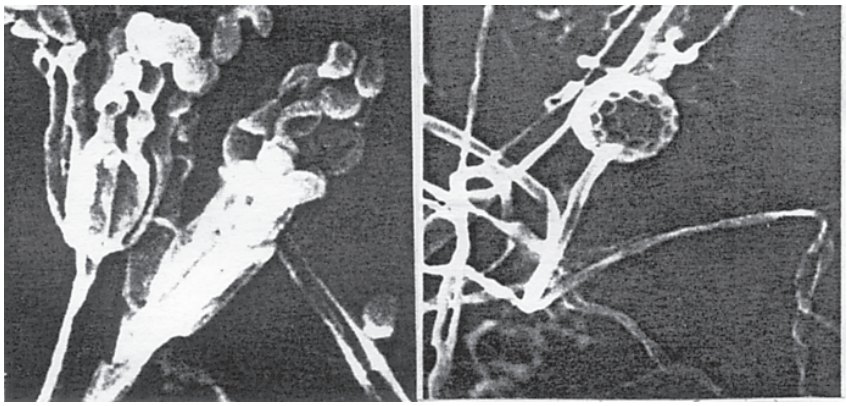


**Рисунок 7.16 — Микроскопические почвенные грибы (по Н.М. Черновой и др., 1999):**
***Примечание: слева пеницилл, справа мукор***

По существу можно сказать, что это водные организмы, а почва для них — это система микроводоемов. Они живут в почвенных порах, заполненных гравитационной или капиллярной водой, как и микроорганизмы, часть жизни могут находиться в адсорбированном состоянии на поверхности частиц в тонких про-

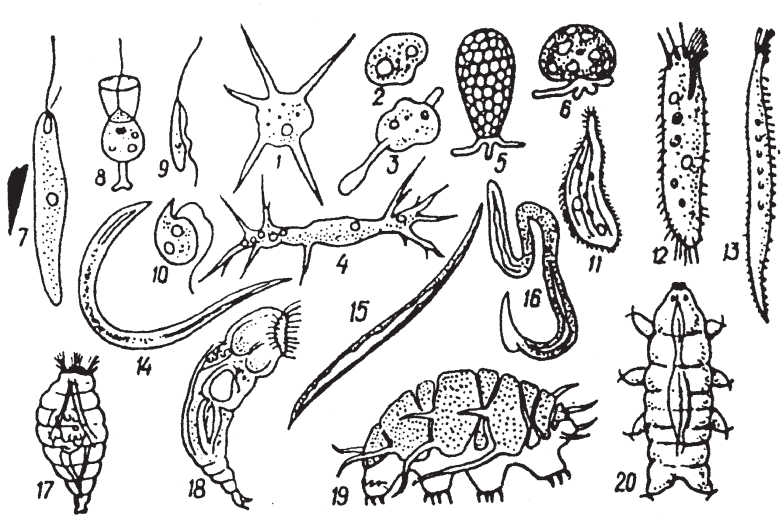



**Рисунок 7.17 — Некоторые представители почвенных животных (микробиоты), по Dunger, 1974**

*Примечание: 1-4 – голые амебы; 5, 6 – раковинные амебы; 7-10 – жгутиковые; 11-13 – инфузории; 14-16 – круглые черви; 17, 18 – коловратки; 19, 20 – тихоходки.*

слойках пленочной влаги. Многие из этих видов обитают и в обычных водоемах. Вместе с тем почвенные формы обычно мельче пресноводных и, кроме того, отличаются способностью значительное время находиться в инцистированном состоянии, пережидая неблагоприятные периоды. Так, пресноводные амебы имеют размеры 50—100 мкм, почвенные — 10—15 мкм. Жгутиковые не превышают 2—5 мкм. Почвенные инфузории также имеют мелкие размеры и могут в значительной степени менять форму тела.

*Мезобиотип, мезобиота* — это совокупность сравнительно мелких, легко извлекающихся из почвы, подвижных животных. Сюда относятся почвенные нематоды (Nematoda), мелкие личинки насекомых, клещи (Oribatee), ногохвостки (Collembola) и др. (рис. 7.18). Эта группа весьма многочисленна — от десятков и сотен тысяч до миллионов особей на 1м$^2$ почвы. Питаются в основном детритом и бактериями. Клещи и насекомые нередко являются хищниками. Отдельные виды нематод паразитируют в корнях растений, зачастую сильно их повреждая.

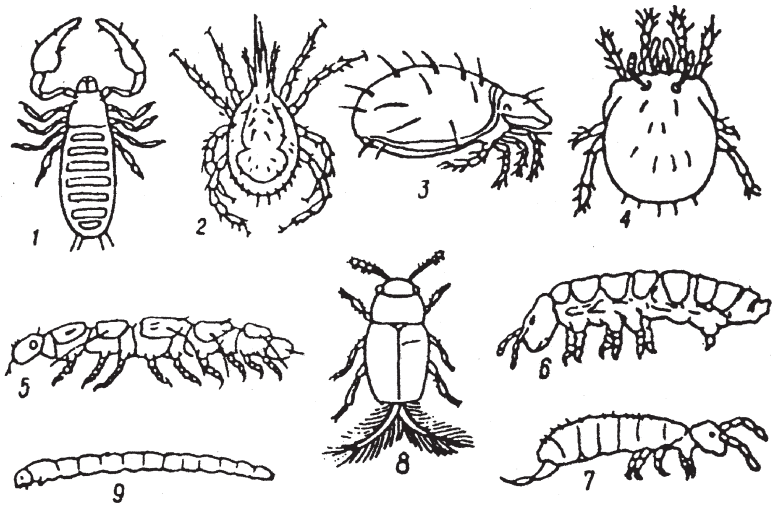



**Рисунок 7.18 — Некоторые представители почвенных животных (мезобиоты), по Dunger, 1974**

*Примечание: 1 – лжескорпион; 2-4 – клещи; 5 – многоножка; 6, 7 – коллемболы; 8 – жук; 9 – личинка комара-хирономиды*

Для данной группы животных почва представляется как система мелких пещер. У них нет специальных приспособлений к рытью. Они ползают по стенкам почвенных полостей при помощи конечностей или червеобразно извиваясь. Насыщенный водяными парами почвенный воздух позволяет им дышать через покровы тела. Многие виды животных этой группы не имеют трахейной системы и весьма чувствительны к высыханию. Средством спасения от колебаний влажности воздуха для них является передвижение вглубь. Более крупные животные имеют некоторые приспособления, которые позволяют переносить временное снижение влажности почвенного воздуха: защитные чешуйки на теле, частичную непроницаемость покровов, сплошной толстенный панцирь.

Периоды затопления почвы водой животные переживают, как правило, в пузырьках воздуха. Воздух задерживается вокруг их тела из-за несмачиваемости покровов, снабженных у большинства из них волосками, чешуйками и т. д. Пузырек воздуха служит для мелкого животного своеобразной «физической жаброй».

Дыхание осуществляется за счет кислорода, диффундирующего в воздушную прослойку из окружающей среды.

Животные мезо- и микробиотипов способны переносить зимнее промерзание почвы, что особенно является важным, так как большинство из них не может уходить вниз из слоев, подвергающихся воздействию отрицательных температур.

*Макробиотип, макробиота* — это крупные почвенные животные, с размерами тела от 2 до 20 мм. К данной группе относятся личинки насекомых, многоножки, энхитреиды, дождевые черви и др. (рис. 7.19). Почва для них является плотной средой, оказывающей значительное механическое сопротивление при движении. Они передвигаются в почве, расширяя естественные скважины путем раздвижения почвенных частиц либо роя новые ходы.

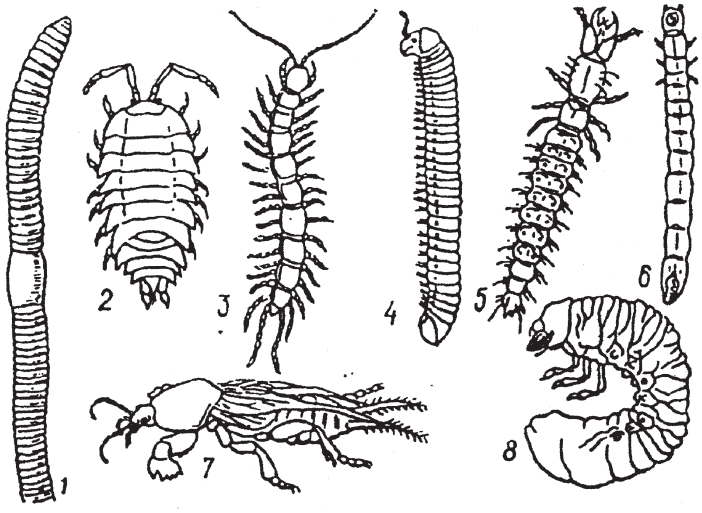



**Рисунок 7.19 — Некоторые представители почвенных животных (макробиоты), по Dunger, 1974**

*Примечание: 1 – дождевой червь; 2 – мокрица; 3, 4 – многоножки; 5 – личинка жужелицы; 6 – личинка щелкуна; 7 – медведка; 8 – личинка хруща*

Оба способа передвижения накладывают отпечаток на внешнее строение животных. У многих видов развиты приспособления к экологически более выгодному типу передвижения в почве — рытью с закупориванием за собой хода.

Газообмен большинства видов данной группы осуществляется при помощи специализированных органов дыхания, но наряду с этим дополняется газообменом через покровы. У дождевых червей и энхитреид отмечается исключительно кожное дыхание.

Роющие животные могут уходить из слоев, где возникает неблагоприятная обстановка. К зиме и в засуху они концентрируются в более глубоких слоях, большей частью в нескольких десятках сантиметров от поверхности.

*Мегабиотип, мегабиота* — это крупные землерои, главным образом из числа млекопитающих (рис. 7.20).

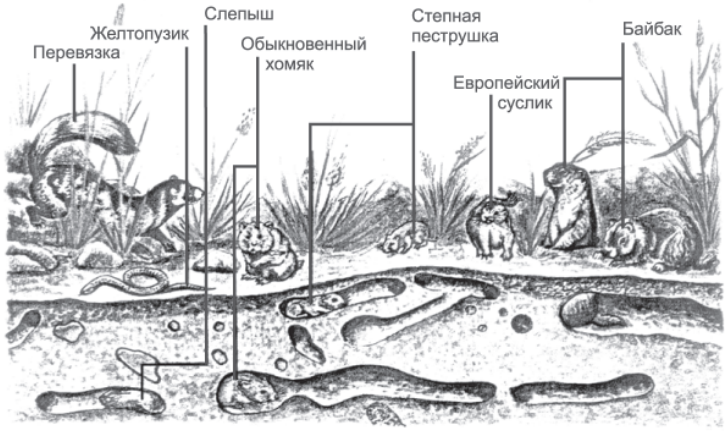



**Рисунок 7.20 — Роющая деятельность норных животных в степи**

Многие из них проводят в почве всю жизнь (златокроты в Африке, слепушонки, цокоры, кроты Евразии, сумчатые кроты Австралии, слепыши и т. п.). Они прокладывают в почве целые системы ходов и нор. Приспособленность к роющему подземному образу жизни находит отражение во внешнем облике и анатомических особенностях этих животных: у них недоразвиты глаза, компактное вальковатое тело с короткой шеей, короткий густой мех, сильные компактные конечности с крепкими когтями. Помимо постоянных обитателей почвы среди крупных животных нередко выделяют отдельную экологическую группу *обитателей нор.* К данной группе животных относятся барсуки, сурки, суслики, тушканчики и др. Они кормятся на поверхнос-

ти, однако размножаются, зимуют, отдыхают, спасаются от опасности в почве. Ряд других животных использует их норы, находя в них благоприятный микроклимат и укрытие от врагов. Обитатели нор, или норники, имеют черты строения, характерные для наземных животных, но в то же время обладают рядом приспособлений, связанных с роющим образом жизни. Так, для барсуков характерными чертами являются длинные когти и сильная мускулатура на передних конечностях, узкая голова, небольшие ушные раковины.

К особой группе *псаммофилов* относят животных, заселяющих сыпучие подвижные пески. К типичным псаммофилам относятся мраморные хрущи из рода Polyphylla, личинки муравьиных львов (Myrmeleonida) и скакунов (Cicindelinae), большое количество перепончатокрылых (Hymenoptera). Почвенные животные, обитающие в подвижных песках, имеют специфические приспособления, которые обеспечивают им передвижение в рыхлом грунте. Как правило, это «минирующие» животные, раздвигающие частицы песка.

У позвоночных псаммофилов конечности нередко устроены в форме своеобразных «песчаных лыж», облегчающих передвижение по рыхлому грунту. Например, у тонкопалого суслика и гребнепалого тушканчика пальцы покрыты длинными волосами и роговыми выростами.

Как уже было отмечено выше, 25% всех почв нашей планеты засолено. Животных, приспособившихся к жизни на засоленных почвах, называют *галофилами.* Обычно в засоленных почвах фауна в количественном и качественном отношении сильно обедняется. Например, исчезают личинки щелкунов (Elateridae), хрущей (Melolonthinae), а вместе с тем появляются специфические галофилы, которые не встречаются в почвах обычной засоленности. Среди них можно отметить личинки некоторых пустынных жуков-чернотелок (Tenebrionidae).

### 7.3. Отношение растений к почве

Нами было отмечено ранее, что важнейшим свойством почвы является ее плодородие, которое определяется в первую очередь содержанием гумуса, макро- и микроэлементов, таких, как азот, фосфор, калий, кальций, магний, сера, железо, медь, бор, цинк, молибден и др. Каждый из этих элементов играет свою роль

в структуре и обмене веществ растения и не может быть заменен полностью другим. Различают растения, распространенные преимущественно на плодородных почвах, — *эутрофные* или *эвтрофные,* и довольствующиеся небольшим количеством питательных веществ, — *олиготрофные.* Между ними выделяют промежуточную группу *мезотрофных* видов.

Разные виды растений неодинаково относятся к содержанию доступного азота в почве. Растения, особенно требовательные к повышенному содержанию азота в почве, называют *нитрофилами.* Обычно они поселяются там, где есть дополнительные источники органических отходов, а следовательно, и азотного питания. это растения вырубок (малина - Rubus idaeus, хмель вьющийся - Humulus lupulus), мусорные, или виды-спутники жилья человека (крапива - Urtica dioca, щирица - Amarantus retroflexus и др.). К нитрофилам относятся многие зонтичные, поселяющиеся на опушках леса. В массе нитрофилы поселяются там, где почва постоянно обогащается азотом, например, через экскременты животных. на пастбищах, в местах скопления навоза, пятнами разрастаются нитрофильные травы (крапива, щирица и др.).

*Кальций* — важнейший элемент, не только входит в число необходимых для минерального питания растений, но и является важной составной частью почвы. Растения карбонатных почв, содержащих более 3% карбонатов и вскипающих с поверхности, называют *кальциефилами* (венерин башмачок — Cypripedium calceolus). Из деревьев кальциефильны лиственница сибирская— Larix sibiria, бук, ясень. Растения, избегающие почв с большим содержанием извести, называют *калъциефобами.* Это сфагновые мхи, болотные вересковые. Среди древесных пород — береза бородавчатая, каштан.

Растения неодинаково относятся к кислотности почвы. Так, при различной реакции среды в горизонтах почвы может вызвать неравномерное развитие корневой системы у клевера (рис. 7.21).

Растения, предпочитающие кислые почвы с небольшим значением pH=3,5-4,5, называют *ацидофилами* (вереск, белоус, щавелек малый и др.), растения же щелочных почв с pH =7,0-7,5 (мать-и-мачеха, горчица полевая и др.) относят к *базифилам* (базофилам), а растения почв с нейтральной реакцией — *нейтрофилам* (лисохвост луговой, овсяница луговая и др.).

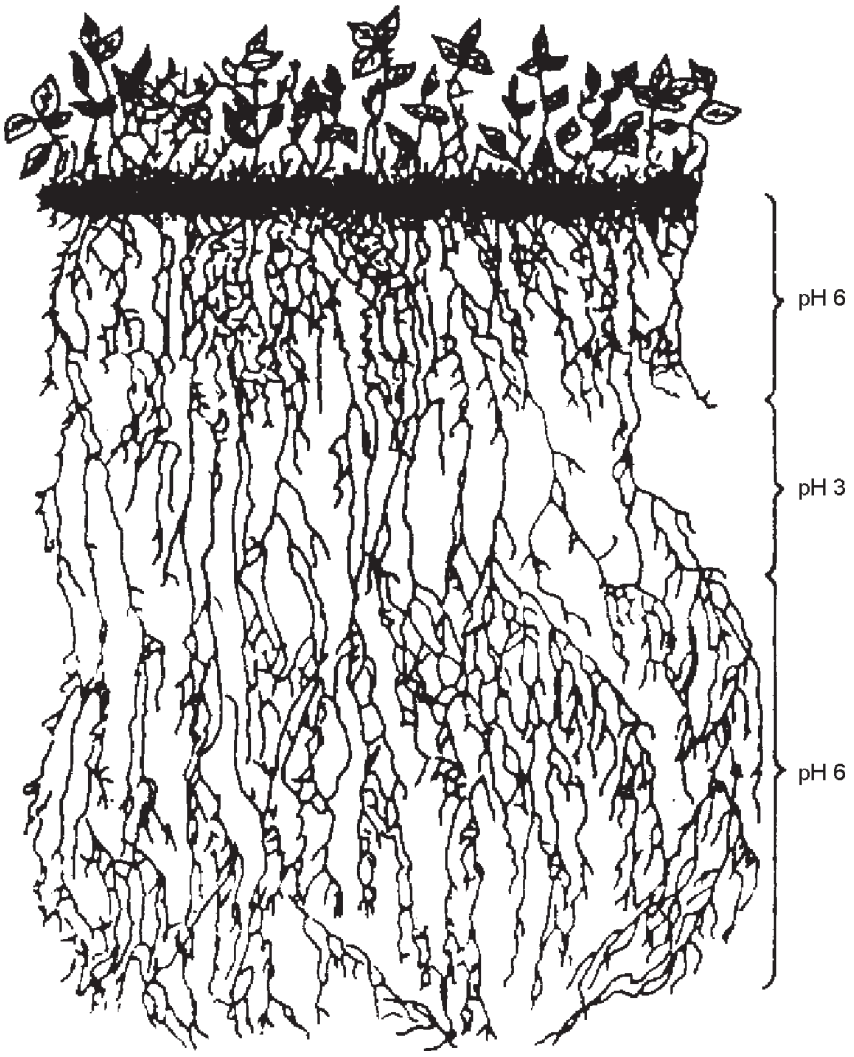



**Рисунок 7.21 — Развитие корней клевера в горизонтах почвы при различной реакции среды**

Избыток солей в почвенном растворе оказывает отрицательное воздействие на растения. Многочисленными экспериментами установлено особенно сильное действие на растения хлорид-

ного засоления почвы, тогда как сульфатное менее вредно. Меньшая токсичность сульфатного засоления почвы, в частности, связана с тем, что в отличие от иона $Cl^-$ ион $SO_4^{2-}$ в небольших количествах необходим для нормального минерального питания растений, и вреден только его избыток. Растения, приспособившиеся к произрастанию на почвах с высоким содержанием солей, называют *галофитами.*

В отличие от галофитов растения, произрастающие не на засоленных почвах, называют *гликофитами.* Галофиты имеют высокое осмотическое давление, позволяющее им использовать почвенные растворы, так как сосущая сила корней превосходит сосущую силу почвенного раствора. Некоторые галофиты выделяют излишки солей через листья или накапливают их в своем организме. Поэтому иногда их используют для получения соды и поташа. Типичными галофитами являются солерос европейский (Salicornia herbaceae), сарсазан шишковатый (Halocnemum strobilaceum) и др.

Особую группу представляют растения, адаптированные к сыпучим подвижным пескам, — *псаммофиты.* Растения сыпучих песков во всех климатических зонах имеют общие особенности морфологии и биологии, у них исторически выработались своеобразные приспособления. Так, древесные и кустарниковые псаммофиты при засыпании их песком образуют придаточные корни. На корнях развиваются придаточные почки и побеги, если растения обнажаются при выдувании песка (белый саксаул, кандым, песчаная акация и другие типичные пустынные растения). Некоторые псаммофиты спасаются от заноса песком быстрым ростом побегов, редукцией листьев, нередко увеличена летучесть и пружинистость плодов. Плоды передвигаются вместе с движущимся песком и не засыпаются им. Псаммофиты легко переносят засуху благодаря различным приспособлениям: чехлы на корнях, опробковение корней, сильное развитие боковых корней. Большинство псаммофитов безлистные или имеют четко выраженную ксероморфную листву. Это значительно сокращает транспирационную поверхность.

Сыпучие пески встречаются и во влажном климате, например, песчаные дюны по берегам северных морей, пески обсыхающего речного ложа по берегам крупных рек и т. д. Здесь растут типичные псаммофиты, такие, как волоснец песчаный, овсяница песчаная, ива-шелюга.

На увлажненных, преимущественно глинистых почвах обитают такие растения, как мать-и-мачеха, хвощ полевой, мята полевая (рис. 7.22).

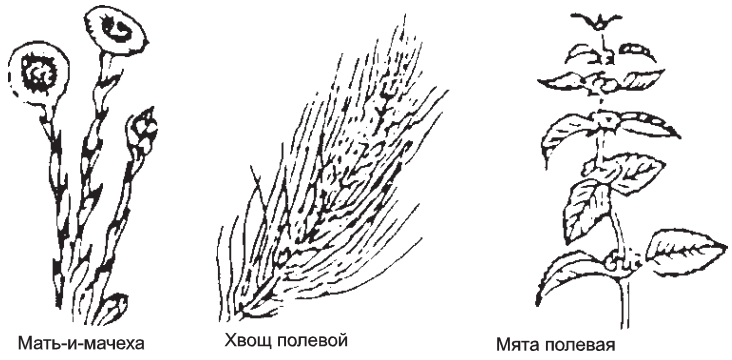



**Рисунок 7.22 — Растения, обитающие на увлажненных, преимущественно глинистых почвах**

Чрезвычайно своеобразны экологические условия для растений, произрастающих на торфе (торфяных болотах) — особой разновидности почвенного субстрата, образовавшегося в результате неполного распада растительных остатков в условиях повышенной влажности и затрудненного доступа воздуха. Растения, произрастающие на торфяных болотах, называют *оксилофитами.* Этим термином обозначают способность растений выносить высокую кислотность с сильным увлажнением и анаэробиозом. К оксилофитам относятся багульник (Ledum palustre), росянка (Drosera rotundifolia) и др.

Растения, обитающие на камнях, скалах, каменистых осыпях, в жизни которых преобладающую роль играют физические свойства субстрата, относятся к *литофитам.* К этой группе принадлежат прежде всего первые после микроорганизмов поселенцы на скальных поверхностях и разрушающихся горных породах: автотрофные водоросли (Nostos, Chlorella и др.), затем накипные лишайники, плотно прирастающие к субстрату и окрашивающие скалы в разные цвета (черный, желтый, красный и т. д.), и, наконец, листовые лишайники, выделяющие продукты метаболизма, способствующие разрушению горных пород и тем самым играющие существенную роль в длительном процессе

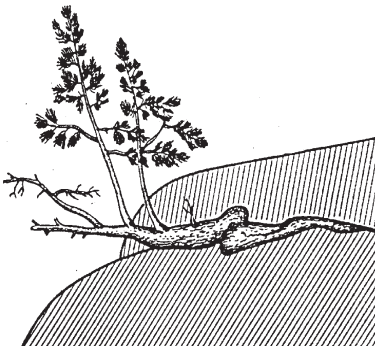


**Рисунок 7.23 — Скальная форма роста сосны на гранитных скалах на побережье Ладожского озера (по А. А. Ниценко, 1951)**

почвообразования. Со временем на поверхности и особенно в трещинах камней накапливаются в виде слоя органические остатки, на которых поселяются мхи. Под моховым покровом образуется примитивный слой почвы, на которой поселяются литофиты из высших растений. Их называют растениями щелей, или *хасмофитами*. Хасмофитами являются виды рода камнеломка (Saxifraga), кустарники и древесные породы (можжевельник, сосна и др.), рис. 7.23. Они обладают своеобразной формой роста (искривленной, ползучей, карликовой и т.д.), связанной как с жесткими водным и тепловым режимами, так и с недостатком питательного субстрата на скалах.

## 7.4. Роль эдафических факторов в распределении растений и животных

Специфические растительные ассоциации, как уже отмечалось, формируются в связи с разнообразием условий мест обитаний, включая и почвенные, а также и в связи с избирательностью по отношению к ним растений в определенной ландшафтно-географической зоне. Следует учитывать, что даже в одной зоне в зависимости от ее рельефа, уровня грунтовых вод, экспозиции склона и ряда других факторов создаются неодинаковые почвенные условия, которые отражаются на типе растительности. Так, в ковыльно-типчаковой степи всегда можно обнаружить участки, где доминирует ковыль или, наоборот, типчак. Именно поэтому типы почв являются мощным фактором распределения растений.

На наземных животных эдафические факторы оказывают меньшее влияние. Вместе с тем животные тесно связаны с растительностью, и она играет решающую роль в их распределе-

нии. Однако и среди крупных позвоночных легко обнаружить формы, которые приспособлены к конкретным почвам. Это особенно характерно для фауны глинистых почв с твердой поверхностью, сыпучих песков, заболоченных почв и торфяников. В тесной связи с почвенными условиями находятся роющие формы животных. Одни из них приспособлены к более плотным почвам, другие могут разрывать только легкие песчаные почвы. Типичные почвенные животные также приспособлены к различным видам почв. Например, в средней Европе отмечают до 20 родов жуков, которые распространены только на солончаковатых или солонцовых почвах. И в то же время нередко почвенные животные имеют очень широкие ареалы и встречаются в разных почвах. Дождевой червь (Eisenia nordenskioldi) достигает высокой численности в тундровых и таежных почвах, в почвах смешанных лесов и лугов и даже в горах (рис. 7.24).

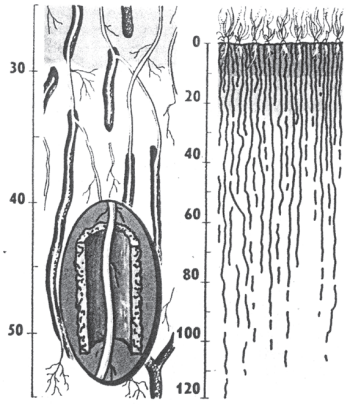



**Рисунок 7.24 — Профиль почвы с ходами дождевых червей (по Н.М. Быловой и др., 1995)**

Это связано с тем, что в распространении почвенных обитателей кроме свойств почвы большое значение имеют их эволюционный уровень и размеры тела. Тенденция к космополитизму отчетливо выражена у мелких форм: бактерий, грибов, простейших, микроартропод (клещей, коллембол), почвенных нематод.

По целому ряду экологических особенностей почва является средой, промежуточной между наземной и водной. С воздушной средой почву сближает наличие почвенного воздуха, угроза иссушения в верхних горизонтах, довольно резкие изменения температурного режима поверхностных слоев.

С водной средой почву сближают ее температурный режим, пониженное содержание кислорода в почвенном воздухе, насыщенность его водяными парами и наличие воды в других формах, присутствие в почвенных растворах солей и органических ве-

ществ, возможность двигаться в трех измерениях. Как и в воде, в почве сильно развиты химические взаимозависимости и взаимовлияния организмов.

Промежуточные экологические свойства почвы как среды обитания животных дают возможность сделать заключение, что почва играла особую роль в эволюции животного мира. Например, для многих групп членистоногих в процессе исторического развития почва явилась средой, через которую типично водные организмы смогли перейти к наземному образу жизни и заселить сушу.

## Задания к практическим занятиям

**Задание 7.1.** Определить содержание органического вещества (гумуса) в почвенном образце (по Н. Грину и др., 1993).

*Материалы и оборудование:* 1. образцы почвы с полей хозяйства (района, области); 2. сушильный шкаф с регулируемой температурой; 3 противень из алюминиевой фольги или алюминиевые бюксы; 4. весы с точностью до 0,1 г; 5. тигель с крышкой; 6. штатив; 7.горелка; 8. асбестовая сетка; 9. огнеупорный треугольник; 10. эксикатор; 11. щипцы; 12. линейки; 13. цветные карандаши; 14. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* 1. Насыпать в противень размельченный почвенный образец и поместить его на 24 часа в сушильный шкаф при температуре 110°С. 2. Вынуть образец из сушильного шкафа и охладить в эксикаторе. 3. Прокалить тигель и крышку на пламени горелки для удаления остатков влаги. Для охлаждения поместить в эксикатор. Взвесить и записать массу (a). 4. Насыпать из эксикатора в тигель высушенный почвенный образец и взвесить. Записать массу (b). 5. Накалить тигель с почвенным образцом, накрытый крышкой до красного цвета и прокаливать в течение часа до полного сгорания всего органического вещества. Остудить на воздухе 10 минут и поместить в эксикатор. 6. Взвесить остывший тигель с образцом. 7. Повторить операции 5 и 6 до получения постоянной массы (c). 8. Подсчитать процентное содержание органических веществ по формуле:

$$\frac{(b-c)}{(b-a)} \cdot 100 .$$

Результаты отразить в рабочей тетради.

**Задание 7.2.** Изучить влагопроницаемость и влагоемкость почвы (по И.Д. Звереву, 1993).

*Материалы и оборудование:* 1. банки с перфорированным дном (с отверстиями); 2. стеклянные стаканы; 3. подставка для банок; 4. гравий; 5. песок; 6. перегной; 7. глина; 8. вода; 9. часы; 10. весы; 11. линейки; 12. цветные карандаши; 13. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Для установления свойства различных почв по отношению к влагоемкости и влагопроницаемости, как важному абиотическому фактору в жизни растений, используют банки с перфорированным (с отверстиями) дном. Они заполняются различными структурами – равным по массе количеством гравия, песка, перегноя, глины. Банки устанавливаются на подставке над стаканами (рис. 7.25).

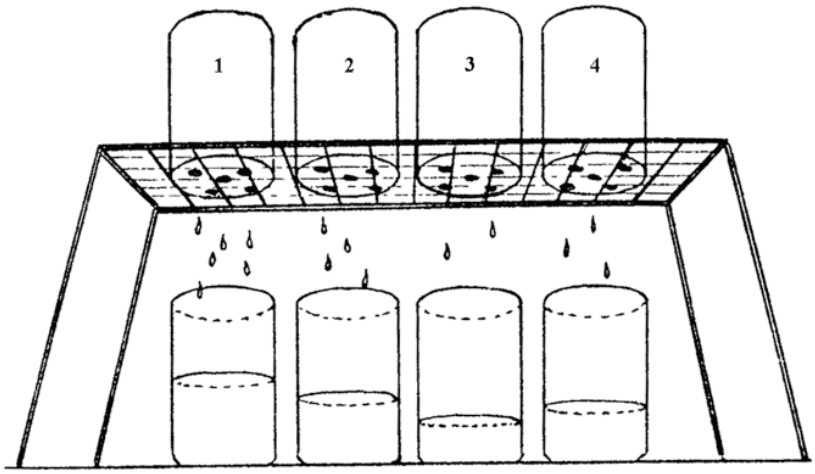



**Рисунок 7.25 — Определение влагопроницаемости и влагоемкости почвы**

*Примечание: Банки с перфорированным дном наполнены: 1 – гравием, 2 – песком, 3 – перегноем, 4 – глиной.*

В каждую банку одновременно наливается равное количество воды. Фиксируется время начала и конца просачивания воды. Затем взвешивается масса воды в стаканах. Сравнение веса банок до и после опыта позволяет установить степень влагоемкости образцов, а количество воды в стаканах характеризует влагопроницаемость.

Данным методом можно определить влагопроницаемость и влагоемкость основных типов почв на территории хозяйства (района, области): черноземов, подзолистых, дерново-подзолистых, подзолисто-болотных, серых лесостепных, пойменных, солончаков, солонцов, солодей др.

Результаты опытов заносятся в рабочую тетрадь, делается заключение об оптимальных свойствах почвенных структур, типов почвы для жизни растений.

**Задание 7.3.** Изучить почвенные микроорганизмы и водную фауну почвы (по Н.М. Черновой, 1986)

*Материалы и оборудование:* 1. образцы лесной или луговой почвы; 2. микроскопы; 3. предметные и покровные стекла; 4. препаровальные иглы; 5. чашки Петри; 6. пипетки; 7. стекла-экраны с корневыми системами растений; 8. линейки; 9. цветные карандаши; 10. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Для изучения микрофлоры и микроскопической фауны, обитающих в почве в водных пленках и капиллярах, рекомендуется следующая предварительная подготовка: образцы лесной или луговой почвы из верхних горизонтов поместить в чашки Петри за 10-14 дней до занятия. Регулярно смачивать раствором Кнопа (не переувлажняя). Держать при повышенной температуре на свету (можно под лампами накаливания по 10-12 ч в сутки). На поверхность почвы положить покровные стекла. В таких условиях будут активно развиваться почвенные водоросли в виде зеленоватых пленок на поверхности почвы и стекла, гифы грибов, простейшие, коловратки и т.п. Предметные стекла на поверхности почвы должны покрыться пленками обрастания.

*Состав раствора Кнопа:* дистиллированная вода – 1000 мл; $Ca(NO_3)_2$ – 0,25 г; $MgSO_4$ – 0,06 г; $KH_2PO_4$ – 0,06 г; KCl – 0,03 г; $Fe_2Cl_6$ – 1 капля 1%-ного раствора.

Водных микрообитателей почвы можно демонстрировать так же, взяв почву непосредственно на занятиях из цветочного горш-

ка, если растения в них удобрены, регулярно поливаются и стоят на ярком свету.

На предметное стекло поместить каплю воды, в которую перенести препаровальной иглой из чашки Петри зеленоватые разрастания по краям чашки и с поверхности почвы, расчленить пленки, накрыть покровным стеклом. Сделать другой препарат, взяв пипеткой каплю жидкой фракции из влажной почвы, закрыть покровным стеклом. Рассмотреть препараты сначала под малым, а потом под большим увеличением микроскопа, записать в рабочей тетради ход работы и указать, какие организмы обнаружены в препаратах (рис. 7.26).

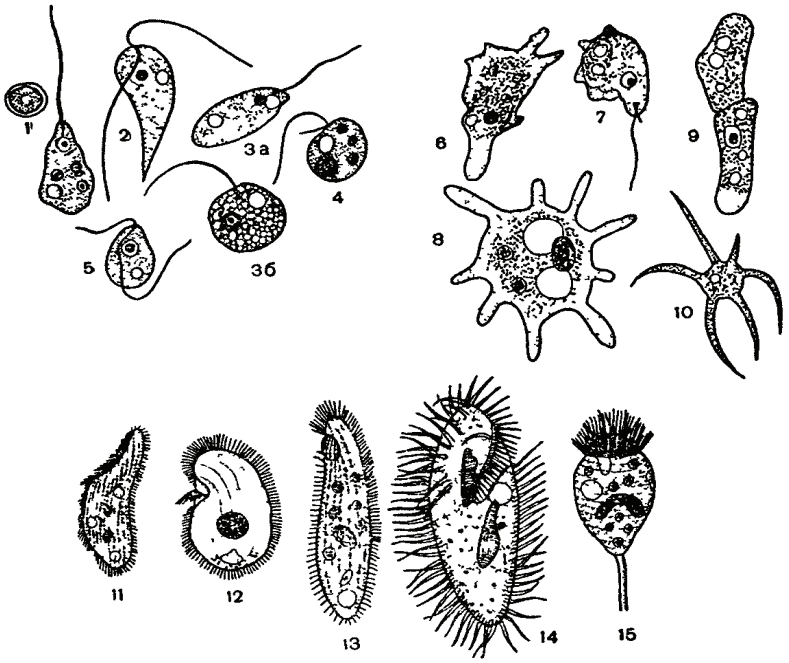



**Рисунок 7.26 — Почвенные простейшие (по Ю.Г. Гельцеру, 1964):**
*1 – Mastigamoeba invertens – почвенная форма с цистой; 2 – Cercobodo crassicauda; 3 – а, б – Oicomonas terma – разные формы; 4 – Monas sp.; 5 – Bodo lens; 6 – Vahlkampfia (Amoeba) albida; 7 – Naegleria bistadiales; 8 – Amoeba gorgona; 9 – Amoeba limax; 10 – Astramoeba radiosa; 11 – Amphileptus sp.; 12 – Colpoda sp.; 13 – Balantiophorus elongates; 14 – Gonostomium (Oxytricha) affine; 15 – Vorticella microstoma.*

Приготовить вытяжку из сухой почвы и сравнить состав ее населения с предыдущей.

Рассмотреть сначала под бинокуляром, а затем под микроскопом пленку обрастания на предметном стекле, экспонировавшемся на поверхности почвы в чашках Петри. Зарегистрировать результаты наблюдения, описав почвенный «пейзаж» из микроорганизмов и состав этого сообщества.

Для изучения скопления микроорганизмов в области ризосферы растений следует подготовить стекла-экраны с корневыми стеклами по методу Гельцера (рис. 7.27).

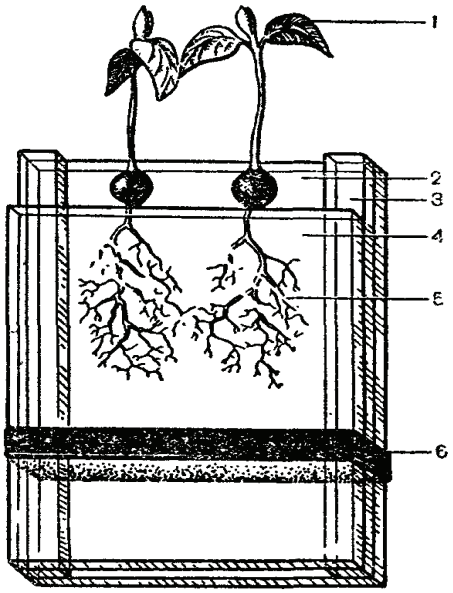



**Рисунок 7.27 — Прибор для наблюдения за ростом корневых систем растений и почвенными микроорганизмами (по Ю.Г. Гельцеру, 1971):**

*1 – проростки растений; 2- нижняя стеклянная агаризированная пластинка; 3 – узкие боковые полоски стекла; 4 – верхняя стеклянная пластинка; 5 – корневая система проростков; 6 – резиновый бандаж.*

Взять две фотопластины, предварительно удалив эмульсию и тщательно промыв стекла. На одну из них нанести тонкий слой «голодного» агар-агара (20 г агар-агара расплавляют на водяной бане в 1 л водопроводной воды). По длине пластин с краю положить узкие полоски стекла шириной 1-1,5 см и толщиной 0,2 см. В верхней части пластины положить на агаризированное стекло проростки семян так, чтобы сами семянки находились на кромке стекла. Используя металлическое ситечко с ячеей 0,25 мм, осторожно нанести на агаризированную поверхность мелкозем, который получают, растирая порцию воздушно-сухой почвы в фарфоровой ступке. Сверху закрыть экран второй фотопластинкой. С верху и снизу эти два стекла скрепить резинками. Экраны поместить в эксикаторы, на дно которых налить немного воды. Эксикаторы закрыть и держать на свету при повышенной температуре, создав условия для развития растений. Через 10-12 дней можно наблюдать развитие массы различных организмов в ризосферной зоне.

Рассмотреть под малым, а затем под большим увеличением микроскопа стекла-экраны с корневыми системами, предварительно сняв верхнее стекло. Обратить внимание на скопление бактериальной и водорослевой флоры, а также скопления простейших у корней растений.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 7.4.** Изучить характер движения и приспособительные особенности строения у роющих почвенных беспозвоночных (по Н.М. Черновой, 1986).

*Материалы и оборудование:* 1. фиксированный материал и коллекции роющих почвенных беспозвоночных: медведки, личинки и взрослые особи щелкунов, многоножки-костянки, геофилы; 2. дождевые черви; 3. бинокуляры; 4. стекла с влажной почвой между ними, склеенные пластелином; 5. линейки; 6. цветные карандаши; 7. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Рассмотреть на фиксированном материале и коллекции под бинокуляром, зарисовать строение конечностей медведки, последний сегмент личинок щелкунов (родов Selatosomus, Athous), строение тела многоножек-костянок и геофилов. Проанализировать способы передвижения этих животных в почве.

Поместить (в начале занятия) между стеклами с влажной почвой по два крупных дождевых червя. Через час сравнить. Пронаблюдать характер движения червей и проделанные ими ходы. В сосудах с мокрицами и кивсяками пронаблюдать за поведением и способами передвижения этих животных.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 7.5.** Изучить влияние деятельности дождевых червей на структуру почвы (по Н.М. Черновой, 1986).

*Материалы и оборудование:* 1. дождевые черви; 2. почва (богатая органическими соединениями); 3. листы плотной бумаги; 4. ящики или большие цветочные горшки; 5. набор почвенных сит с ячейками 1, 5, 10 и 15 мм; 6. бинокуляры; 7. пинцеты; 8. весы; 9. линейки; 10. цветные карандаши; 11. рабочая тетрадь.

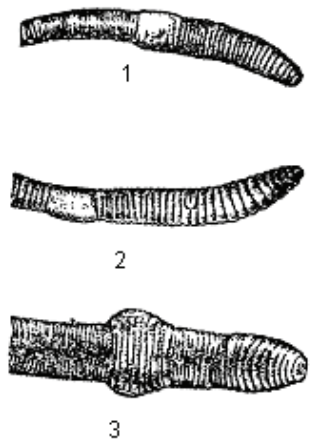



**Рисунок 7.28 — Дождевые черви разных жизненных форм:**
*1 - Dendrodrilusrubidus - поверхностно-обитающий, или подстилочный, червь; 2 - Octolasium lacteum - верхнеярусный собственно почвенный червь; 3 - Nicodrilus roseus - среднеярусный собственно почвенный червь.*

*Выполнение задания.* В деревянные ящики или крупные цветочные горшки насыпать по 2-3 кг почвы, предварительно просеянной через сито с ячеей 1 мм. Почву увлажнить и поместить в нее строго определенное количество червей видов Nicodrilus csliginosus Sav. и Lumbricus rubellus Hoffm. (рис. 7.28) из расчета 5-7 червей на 1 кг субстрата. Для опыта рекомендуется суглинистая почва из пахотного горизонта поля или огорода. Содержать червей 1-1,5 месяца, периодически увлажняя землю. Часть ящиков оставить без червей, предусмотреть контроль (рис. 7.29). Поливать в те же сроки, что и опытный вариант.

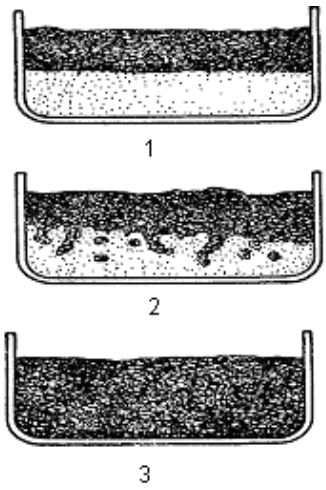



**Рисунок 7.29 — Опыт с перемешиванием слоев почвы с дождевыми червями (1-3 - разные этапы опыта)**

Взвесить 1 кг почвы из опытных сосудов, освободив ее от дождевых червей. Просеять почву через набор почвенных сит, рассортировав по размеру частиц. Взвесить каждую фракцию, записать массу в процентах от общей массы образца. Повторить то же самое с контрольными образцами почвы (без червей). Рассмотреть строение крупных агрегатов под бинокуляром. Заполнить в рабочей тетради таблицу 7.3.

**Таблица 7.3 — Изменение структуры почвы в присутствии дождевых червей**

| Размер частиц, мм | Содержание частиц данного размера, % | |
|---|---|---|
| | опыт | контроль |
| Менее 1 | | |
| 1-15 | | |
| 10-15 | | |

**Задание 7.6.** Изучить отношение растений к почве.

*Материалы и оборудование:* 1. гербарий: багульник, белоус, береза бородавчатая, венерин башмачок, вереск, горчица полевая, звездчатка средняя, клевер полевой, крапива двудомная, лисохвост луговой, малина, марь белая, мать-и-мачеха, мята полевая, овсяница луговая, пастушья сумка, росянка, солерос европейский, сфагновый мох, щавелек малый, щирица, хвощ полевой, хмель вьющийся и др.; 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Используя гербарный материал, отнести растения по отношению к почве к *нитрофилам* (рис. 7.30), *каль-*

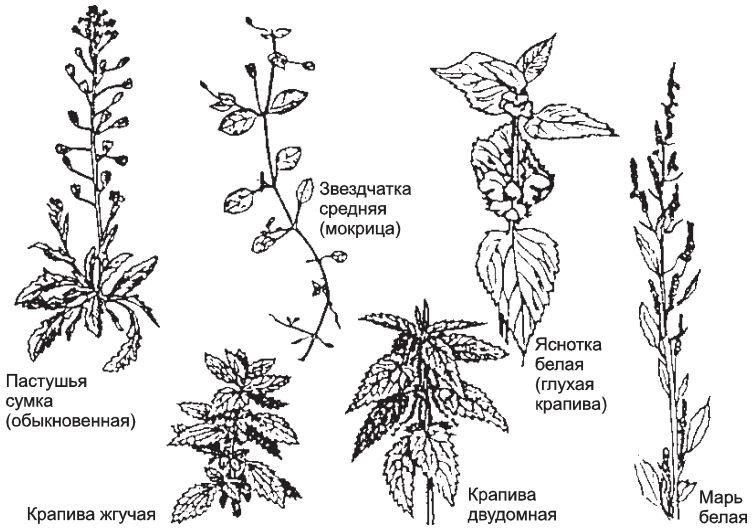



**Рисунок 7.30 — Растения, обитающие на почвах, богатых азотом**

*циефилам, кальциефобам, ацидофилам, нейтрофилам, галофитам, оксилофитам, глинистых переувлажненных почв.*

В рабочей тетради отметить биологические и анатомо-морфологические особенности растений, произрастающих на разных почвах, зарисовать.

## Контрольные вопросы

1. Как произошла почва?
2. Назовите основные типы почв на территории России.
3. Что такое плодородие почвы?
4. Как образуется органическое вещество в почве?
5. Почему почву сравнивают с живым организмом?
6. Назовите экологические группы почвенных организмов.
7. Каково отношение животных к различным типам почвы?
8. Каково отношение растений к различным типам почвы?
9. Какова роль эдафических факторов в распределении растений и животных?

# 8. ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ КАК СРЕДА ЖИЗНИ

## 8.1. Общая характеристика

В течение всей жизни или части жизненного цикла многие виды гетеротрофных организмов обитают в других живых организмах, тела которых служат для них средой, значительно отличающейся от внешней по своим свойствам. Использование одними живыми организмами других в качестве среды обитания — древнее и широко распространенное явление в природе. Установлено, что класс Cestoda сформировался в палеозое (Куперман, 1988), а класс Trematoda – в первой половине мезозоя (Гинецинская, 1968). Прокариотические организмы (бактерии, актиномицеты, сине-зеленые водоросли) имеют сожителей. У большого числа одноклеточных эукариотических форм (красные, зеленые и диатомовые водоросли, амебы, радиолярии и др.) обнаружены внутриклеточные паразиты и симбионты. Практически нет ни одного вида многоклеточных организмов, не имеющих внутренних обитателей. Чем выше организация хозяев, чем больше степень дифференцированности их тканей и органов, тем более разнообразные условия они могут предоставить своим сожителям. Так, английский ученый А. Е. Шитли писал, что каждая птица — это, по сути, настоящий летающий зоопарк. Разнообразие мельчайших существ, живущих на птицах, поистине ошеломляюще (рис. 8.1).

**Рисунок 8.1 — Живые организмы как среда жизни (на примере паразитов птицы), по П. Фарбу, 1971**

Перья служат пищей вшам и клещам; кожей питаются некоторые мухи, блохи, вши, москиты. Пиявки и другие паразиты сосут кровь птиц, находясь на поверхности тела, в то время как представители простейших разрушают красные кровяные тельца внутри организма. Практически в любых органах птицы можно обнаружить разнообразных паразитических червей. Джонатан Свифт также обратил внимание на огромную распространенность явления паразитизма:

Под микроскопом он открыл, что на блохе
Живет блоху кусающая блошка;
На блошке той — блошинка-крошка,
В блошинку же вонзает зуб сердито
Блошиночка... и так ad infinitum.

Паразитизм — явление столь всеобщее, что единственные живые существа, не подверженные нападению паразитов, это те паразиты, которые представляют собой последнее звено длинной цепи питания. Однако чем ниже на эволюционной лестнице находится та или иная группа живых организмов, тем больше она включает видов паразитов. Некоторые группы низших животных, особенно это касается плоских червей, нематод и некоторых членистоногих, состоят исключительно из паразитических форм. У позвоночных паразитизм как способ существования встречается крайне редко. В царстве растений паразиты широко распространены среди грибов (рис. 8.2).

**Рисунок 8.2 — Картофель, пораженный фитофторой (возбудитель — низший гриб Phytophthora infestans)**

Несколько паразитирующих видов есть и среди высших цветковых растений, например, омела, повилика и другие. Классический пример — виды рода Rafflesia, у которых вегетативное тело — это нити, напоминающие гифы гриба, погруженные в ткани питающего растения (рис. 8.3). Сна-

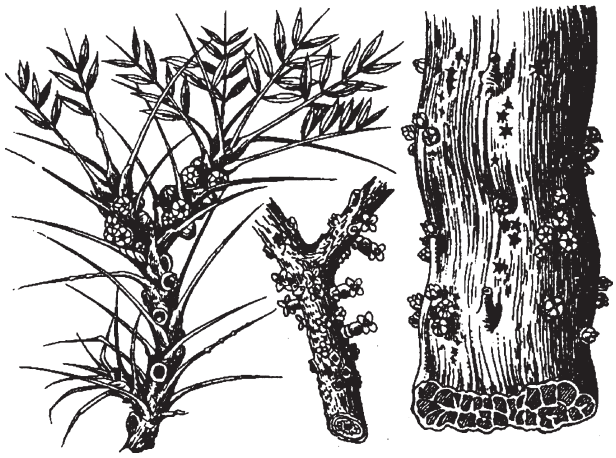


**Рисунок 8.3 — Растение из семейства Rafflesiaceae — эндопаразита древесных видов (по А. Кернеру, 1896)**

*Тело паразита находится внутри ветви или ствола хозяина, снаружи видны лишь цветки или плоды.*

ружи развиваются лишь цветки, иногда огромные до 1 м в диаметре (рис. 9.16).

## 8.2. Виды паразитизма

Для животных и растений, ведущих паразитический образ жизни, организм, на котором или в котором они поселяются (хозяин), является *специфической средой обитания.* Большая часть паразитов практически полностью утратила связь с внешним миром и все стадии их развития происходят в организме хозяев, например, малярийный плазмодий.

Между паразитами и хозяевами в процессе эволюции возникли сложные взаимоотношения. Различные стороны этих взаимоотношений отражают пути возникновения паразитизма.

*Первый путь* — это простое «квартирантство» (рис. 8.4.(2)).

Нередко более мелкий организм поселяется в жилище более крупного или вблизи него и со временем переходит на тело хозяина, а затем и внутрь, переключаясь на питание за счет его жизненных соков и таким образом причиняя ему вред. Квартирант может превратиться в конечном итоге в паразита, а тело хозяина становится для него средой обитания.

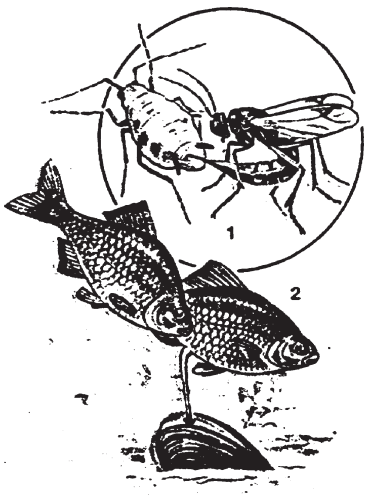



**Рисунок 8.4 — Животное-паразитоид наездник, откладывающий яйца в тлю (1); «квартирантство». Самка горчака откладывает икру в мантийную полость двустворчатого моллюска беззубки (2)**

*Второй путь* перехода к паразитизму — через хищничество. Так, хищник при нападении на крупную добычу, которую не может уничтожить и съесть сразу, при определенных условиях проникнув внутрь тела хозяина и найдя там благоприятную среду — обилие пищи, может превратиться в паразита. Организм хозяина для паразита становится средой обитания.

*Третий путь* — случайное проникновение будущего паразита в организм хозяина. Например, крупные животные могут заглатывать с пищей мелкие формы, некоторые из них не погибают, а, приспосабливаясь к новым условиям, превращаются в паразитов. В природе сохранилось немало примеров этих трех путей перехода от квартирантства, хищничества и случайного паразитирования к подлинному паразитизму. Вместе с тем сегодня трудно сказать, когда на Земле появился первый паразит, от какой группы животных или растений он произошел.

Паразитов обычно делят на две группы: эктопаразитов и эндопаразитов.

*Эктопаразиты* — это наружные паразиты, обитающие на поверхности тела хозяина (клещи, пиявки, блохи). У растений-эктопаразитов большая часть тела находится вне хозяина, а в него внедряются и вступают в контакт с живыми клетками лишь органы чужеядного питания — присоски или гаустории (повилика европейская — Guscuta europaea и др.).

*Эндопаразиты* — внутренние паразиты, живущие внутри тела хозяина. Это большинство гельминтов, бактерии, вирусы, паразитические простейшие. У растений- эндопаразитов по-

чти все тело помещается внутри тканей хозяина, наружу выходят лишь органы размножения (виды рода Rafflesia, рис. 8.3). У многих паразитических грибов тело находится в межклетниках высшего растения, а в клетки внедряются гаустории. Паразитические низшие грибы и бактерии живут внутри клеток растения-хозяина.

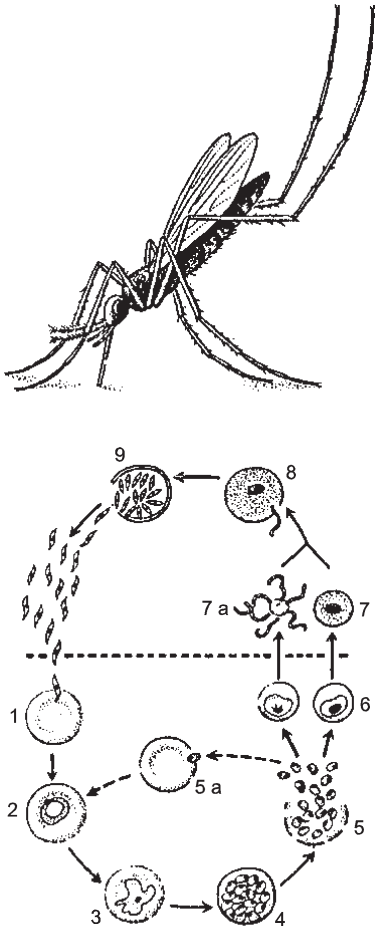



**Рисунок 8.5 — Малярия и комары**

Различают стационарный и временный паразитизм. При *стационарном* паразитизме паразит на длительное время, часто на всю жизнь, связывает себя с хозяином. Стационарные паразиты могут быть приурочены к одному хозяину *(постоянные):* вши, пухоеды, чесоточные зудни — или развитие их протекает со сменой хозяев *(периодические):* многие ленточные черви, сосальщики. Так, малярийный плазмодий (рис. 8.5) определенную часть жизни проводит в малярийном комаре (окончательный хозяин). Промежуточным хозяином является человек. Окончательным хозяином служит тот организм, в котором обитает половозрелая форма паразита, а промежуточным — в котором паразит проходит личиночную, неполовозрелую стадию.

Клещевой энцефалит — заболевание, поражающее центральную нервную систему человека. Оно вызывается вирусом, переносчиками и хранителями которого являются иксодовые клещи

**Рисунок 8.6 — Переносчик вируса энцефалита.**
*Таежный клещ Ixodes persulcatus в позе ожидания животного-хозяина*

(рис. 8.6). Излюбленные места обитания клещей — южная часть таежных лесов на всем протяжении европейской и азиатской частей России.

При *временном паразитизме* паразиты не всю свою жизнь связывают с хозяином, а часть ее проводят свободно. К ним относят кровососущих двукрылых и многих клопов.

Таким образом, еще раз обращается внимание, что паразитов больше всего среди микроорганизмов и сравнительно примитивных многоклеточных, а подверженность паразитизму наиболее развита у позвоночных животных и цветковых растений.

## 8.3. Взаимоотношения паразита и хозяина

Паразиты обитают в специфических условиях внутренней среды хозяина. С одной стороны это дает им ряд экологических преимуществ, а с другой — затрудняет осуществление их жизненного цикла по сравнению со свободноживущими видами.

Одним из главных преимуществ паразитов является обильное снабжение пищей за счет содержимого клеток, соков и тканей тела хозяина или содержимого его кишечника. Обильная и легкодоступная пища служит условием быстрого роста паразитов. Так, в кишечном тракте позвоночных паразиты достигают больших размеров по сравнению с их свободноживущими родственниками. Человеческая и свиная аскариды — наиболее крупные представители класса нематод, а бычий и свиной солитеры, лентец широкий — гиганты среди плоских червей, достигающие в длину 8 — 12 м, тогда как самые крупные тропические турбеллярии не превышают 60 см. Большинство свободноживущих инфузорий имеют размеры 50 — 100 мкм, тогда как сожители жвачных Entodinomorpha достигают 200 — 500 мкм, а в некоторых случаях 2 — 3 мм, как Pycnothrix из кишечника даманов (рис. 8.7.).

Практически неограниченные пищевые ресурсы служат для паразитов также условием высокого потенциала их размножения, которое обеспечивает им вероятность заражения других хозяев.

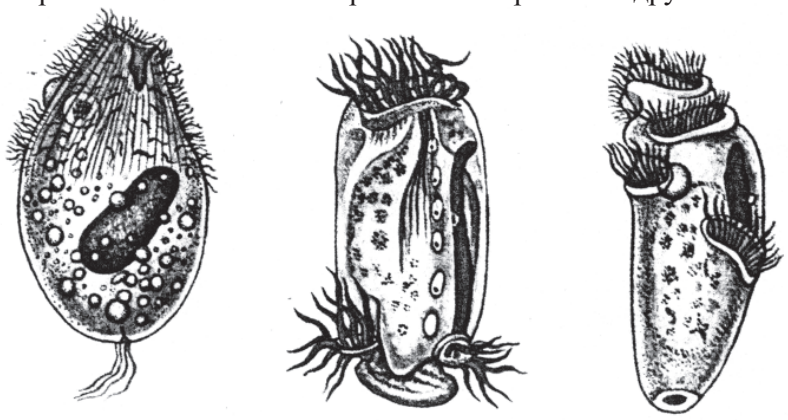


**Рисунок 8.7 — Инфузории из пищеварительного тракта копытных**

Вторым важным экологическим преимуществом для обитателей живых организмов является их защищенность от непосредственного воздействия факторов внешней среды. Внутри хозяина они практически не встречаются с опасностью высыхания, резкими колебаниями температур, значительными изменениями солевого и осмотического режимов и т. п. Так, в особенно стабильных условиях существуют внутренние обитатели гомойотермных животных. Колебания условий внешней среды сказываются на внутренних паразитах и симбионтах лишь опосредованно, через организм хозяев.

Защищенность от внешних врагов, обилие легкоусвояемой пищи, относительная стабильность условий делают ненужной сложную дифференцировку тела и поэтому многие внутренние паразиты и симбионты характеризуются в эволюции вторичным упрощением строения, включая потерю целых систем органов. Например, ленточные черви, всасывающие переваренную хозяином пищу через покровы, отличаются отсутствием пищеварительной системы и редукцией нервной. Галловые клещи, живущие в тканях растений, проводят всю свою жизнь и даже размножаются на стадии эмбриона всего с одной парой конечностей вместо четырех пар, как свойственно всем паукообразным.

В связи с паразитическим образом жизни у растений редуцируется ряд физиологических функций и соответствующих органов. Например, отсутствуют или сильно редуцированы корни. Потеря способности к фотосинтезу привела к отсутствию хлорофилла. Так, у некоторых заразих удается обнаружить лишь его следы. По мере усиления паразитических свойств в эволюционном ряду растений-паразитов сокращается ферментный аппарат. Остаются лишь специализированные ферменты, позволяющие паразитировать на узком круге хозяев. Эта биохимическая специализация послужила основой строгой избирательности многих паразитов по отношению к растениям-хозяевам.

Одним из наиболее известных эктопаразитов, как уже было отмечено выше, является повилика европейская (Cuscuta europaea), паразитирующая на многих травянистых видах и невысоких кустарниках (рис. 8.8).

Тело растения представлено тонкими желтоватыми стеблями, напоминающими нити, которые обвиваются вокруг стеблей растения-хозяина, нередко переплетаясь друг с другом. Внедрение в

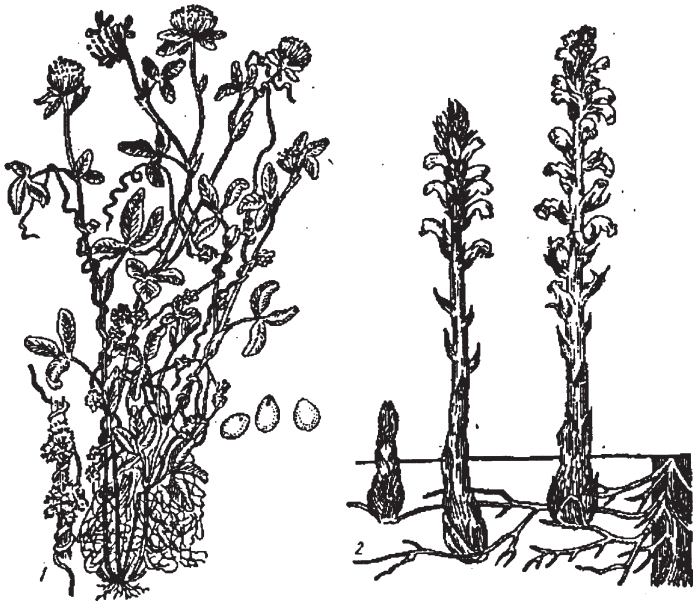



**Рисунок 8.8 — Повилика и заразиха**

*Примечание: 1 — повилика клеверная, 2 — заразиха подсолнечниковая*

ткани хозяина происходит с помощью гаусторий. Листья у повилик полностью отсутствуют, а после прикрепления к хозяину отмирает и слабо развитый корень, поэтому стебли повилики не имеют связи с почвой. В середине лета на них появляются шаровидные клубочки мелких бледно-розовых цветков.

Из других бесхлорофильных паразитов следует назвать виды рода заразихи (Orobanche), которые поражают многие сельскохозяйственные культуры (коноплю, подсолнечник, табак и др.) и виды дикой флоры. Толстый мясистый стебель заразихи, покрытый чешуйчатыми бесцветными листьями, несет на конце колосовидное соцветие. Нижний его конец, обычно вздутый и утолщенный, прикреплен к корню растения-хозяина (рис. 8.8, 8.9).

Существует ряд переходов от настоящих паразитов к автотрофным растениям. Промежуточное звено в нем представляют полупаразиты, которых нередко называют «зелеными паразитами». Это

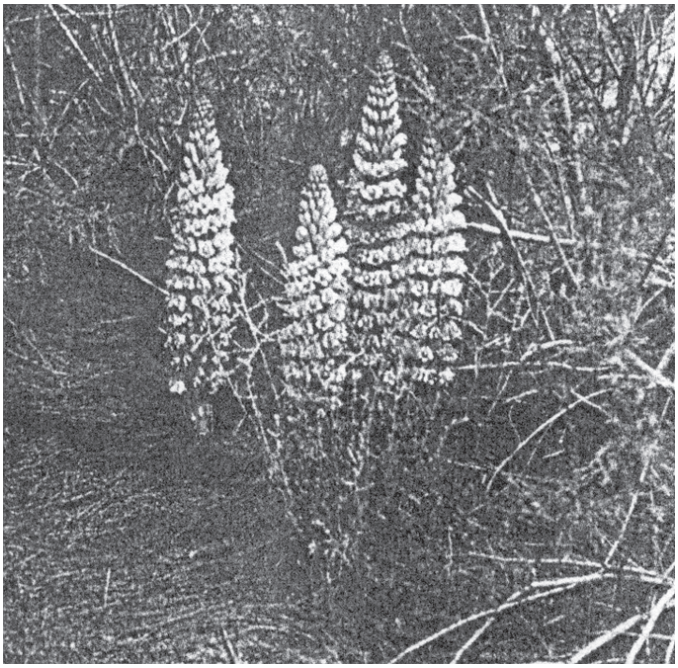


**Рисунок 8.9 — Растения-паразиты из семейства заразиховых**

*Примечание. Сочные свечеобразные соцветия на толстых стеблях без зелени, не экономят влагу, она им легко достается – сосут ее из соседнего кустарника*

растения, частично или полностью утратившие способность поглощать из почвы воду и питательные вещества, но сохранившие хлорофилл и возможность самостоятельного фотосинтеза. Широко известны луговые травянистые полупаразиты. Среди них погремки большой и малый — Alectorolophus major и A. minor, мытник — Pedicularis, очанки — Euphrosia и др. К корням травянистых растений они прикрепляются с помощью гаусториев. Полупаразитный образ жизни ведут омела белая (Viscum album) и ремнецветник европейский (Loranthus europaeum), поселяющиеся на ветвях древесных пород, таких, как липа, тополь и др. Всего насчитывают 1964 вида полупаразитов.

Для паразитов выход во внешнюю среду, как правило, чреват многими опасностями, поэтому на той стадии жизненного цикла, которую паразиты проводят вне хозяина, у них развиваются различные защитные приспособления, позволяющие пережить этот критический период (толстые и многослойные оболочки яиц гельминтов, цисты кишечных амеб, ооцисты со спорами кокцидий, способность к анабиозу у ряда личинок нематод и т. д.). При отсутствии же в жизненном цикле паразитов стадии выхода во внешнюю среду, как у малярийного плазмодия, таких защитных приспособлений не обнаруживается.

Основные экологические трудности, с которыми сталкиваются внутренние сожители живых организмов, — это ограниченность жизненного пространства для внутриклеточных и тканевых обитателей, сложности снабжения кислородом, трудность распространения от одной особи хозяев к другим, а также защитные реакции организма хозяина против паразитов. Ограниченность жизненного пространства особенно сказывается на размерах и форме внутриклеточных паразитов. Так, грегарины, живущие в полости кишечника, — крупные споровики со сложно расчлененной клеткой, тогда как малярийные плазмодии, являющиеся внутриклеточными паразитами, отличаются мелкими размерами и упрощенным внешним строением.

Недостаток кислорода в тканях и особенно в желудочно-кишечном тракте организмов-хозяев приводит к тому, что у многоклеточных обитателей внутриорганизменной среды вырабатывается преимущественно анаэробный тип обмена. Необходимая для работы клеток энергия высвобождается за счет разных видов брожения, а не за счет дыхания. Так, у человеческой аскариды утрачены все ферменты дыхательного цикла, кислород действует на

них как яд, что и используется в медицинской практике. Однако целый ряд паразитов не утрачивает полностью способности к дыханию и может переключаться с анаэробного типа обмена на аэробный, таковы жгутиковые Trichomonas, эхинококк и др.

Среда обитания паразитов ограничена как во времени (жизнью хозяина), так и в пространстве. Поэтому основные адаптации направлены на возможность распространения в этой среде, передачи от одного хозяина к другому. Так, для паразита растений очень важно обеспечить контакт с хозяином, начиная с прорастания семян. Семена многих паразитических видов не прорастают в почве до тех пор, пока не окажутся вблизи корней растений-хозяев, от которых в почву поступают выделения, стимулирующие прорастание семян паразита и определяющие направления роста его гаусторий. Проростки некоторых паразитов (повилик, заразих) производят винтообразные движения «в поисках» корня или стебля растения-хозяина.

С помощью электронно-микроскопических исследований установлено, что вблизи места проникновения гаустории омелы в ткани тополя направление роста сосудов растения-хозяина отклоняется в сторону присоски под влиянием выделений паразита, облегчающих установление контактов с хозяином.

Важная адаптация паразитов — синхронизация их жизненных циклов с сезонным развитием растений-хозяев — позволяет осуществить заражение хозяина в нужный момент. Это явление широко известно для многих паразитических грибов. Некоторые паразиты способны к временной приостановке развития, начинающегося в «неподходящий» момент. Например, слишком рано появившиеся проростки повилики прекращают рост, иногда на несколько недель, до тех пор, пока рядом не разовьются проростки травянистых растений — возможных хозяев.

Существенными адаптациями паразитов являются повышенная способность к размножению, выработка сложных жизненных циклов, использование переносчиков и промежуточных хозяев. Например, полупаразит Striga (колдунья трава) широко распространен в Африке, Южной Азии, Австралии на зерновых культурах, сорго, сахарном тростнике, образует на одном растении до полумиллиона очень мелких семян. Семена паразитов весьма долговечны, что дает им возможность длительного «выжидания» контакта с растением-хозяином (семена Striga могут сохранять всхожесть в почве до 20 лет).

Громадная плодовитость, свойственная паразитам, получила название «закона большого числа яиц». Так, человеческая аскарида продуцирует в среднем 250 тыс. яиц за сутки, а за всю жизнь — свыше 50 миллионов. Подавляющее большинство яиц и зародышей паразитов гибнет, не выдержав воздействия различных факторов внешней среды или не попав в очередного хозяина, и только чрезвычайная плодовитость увеличивает шансы на выживание и завершение жизненного цикла хотя бы немногих потомков, поддерживая существование вида.

У ряда паразитов приспособления к умножению потомства проявляются в виде *партеногенеза, полиэмбрионии* (клетки одного делящегося яйца дают начало множеству зародышей), *бесполого размножения* (почкование у пузырчатых стадий ленточных червей). Это приводит к чередованию поколений — полового и партеногенетического или полового и бесполых.

У многих паразитов чередование поколений сочетается со сменой двух или более хозяев, следовательно, одно поколение существует в одном хозяине, а другое — в другом. К примеру, ленточный червь, обитающий в кишечнике лисицы, откладывает там крошечные яички. Эти яички вместе с экскрементами лисицы попадают на землю. Как им теперь вернуться в кишечник какой-нибудь другой лисицы? Процесс возвращения включает в себя стадию промежуточного хозяина или нескольких хозяев: траву, на которую попали яйца ленточного червя, съедает заяц. В его организме яйца превращаются в личинки. Личинки вбуравливаются в ткани зайца и там переходят в покоящуюся стадию — цисты. В дальнейшем, если лисица поймает этого зайца, то цисты попадут в ее кишечник, там превратятся в молодого ленточного червя, и жизненный цикл начнется сначала. Другой пример. Ленточные черви (бычий цепень, свиной цепень) – паразиты человека, во взрослом состоянии живут в его кишечнике, используя питательные вещества хозяина поверхностью своего тела, состоящего из большого количества члеников, постоянно нарастающих (рис. 8.10).

Последние членики содержат большое количество яиц, постепенно отпадают от ленточного червя и вместе с экскрементами выводятся из тела человека. В дальнейшем яйца вместе с пищей попадают в организм животного (промежуточного хозяина), где и происходит развитие личиночной стадии паразита. При использовании в пищу зараженного мяса животного, пара-

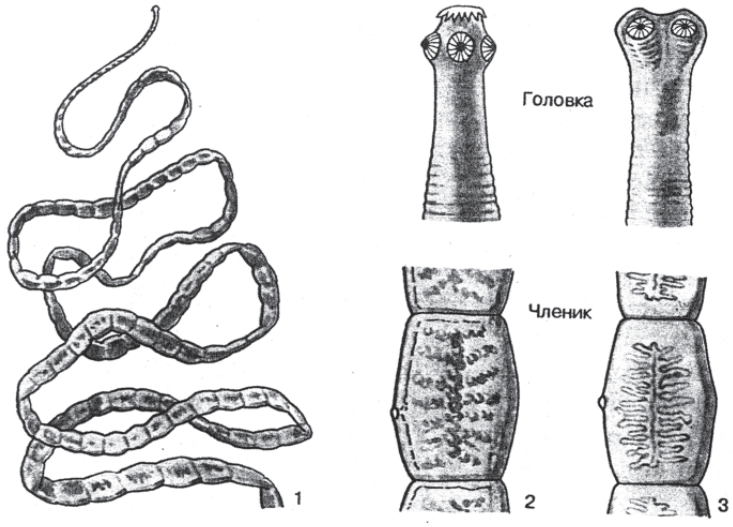



**Рисунок 8.10 — Ленточные черви:**
*Примечание: 1 – общий вид; 2 – свиной цепень; 3 – бычий цепень*

зит возвращается в организм основного хозяина – человека, где и размножается.

Многообразие и сложность жизненных циклов паразитов выработались, как приспособление для передачи от одной особи хозяина к другой, для распространения.

Адаптация паразита к существованию на определенном хозяине включает также весьма тонкую биохимическую специализацию — выработку определенного набора ферментов, облегчающих проникновение в тело хозяина и использование поступающих от него веществ.

В ряде случаев паразиты сами становятся средой обитания других видов — возникает явление *сверхпаразитизма* или *гиперпаразитизма,* например, паразит кровяной тли афелинус (рис. 8.11).

Для паразита капустной белянки наездника (Apanteles glomeratus) известно более 20 видов вторичных паразитов из перепончатокрылых. Явления сверхпаразитизма в растительном мире сравнительно редки. К ним относятся случаи поселения одного вида омелы (Viscum meniliforme) на другом (V. orientale) в тропических лесах Индии.

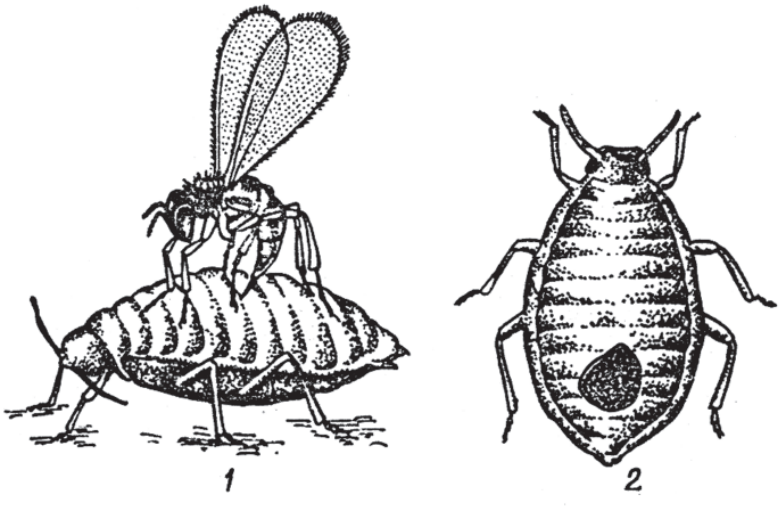



**Рисунок 8.11 — Афелинус – паразит кровяной тли:**
*1 – наездник, откладывающий яйца в кровяную тлю; 2 – шкурка кровяной тли после выхода развившегося в ней наездника*

В разных частях тела многоклеточного организма условия неоднородны. Для своих обитателей хозяин выступает как многообразная среда. Его паразиты специализируются к жизни в определенных органах и тканях. Они приурочены к определенному возрастному и физиологическому состоянию хозяина. Так, в волосах человека обитают одни разновидности вшей, тогда как в волосяном покрове других частей тела — совсем иные. В пищеварительном тракте кролика одновременно могут паразитировать несколько видов кокцидий, каждый из которых локализуется в определенных частях кишечника: Eimeria media — в начальном отделе тонкой кишки, E. irresidua — в средней, а E. magna — в последней ее петле, E. piriformis— преимущественно в слепой кишке и т. д.

В Сибири в лиственницах тонкоусый еловый усач заселяет преимущественно прикомлевую часть до высоты примерно 1 м, лиственничная златка осваивает ствол выше, до 4-5 м, продолговатый короед распространяется по всей его средней части, а вершину и ветви заселяют короед-гравер и заболотник Моравица.

Большое число паразитов обитает не внутри, а на поверхности тела хозяина, выступающего в этом случае как часть внешней

среды паразита, снабжая его пищей, предоставляя убежище, трансформируя микроклимат. Связь с хозяином эктопаразита может быть постоянной или временной. Одна из основных жизненно важных экологических задач для постоянных или длительно связанных с хозяином эктопаразитов — удержаться на теле хозяина. Типичные эктопаразиты в связи с этим обычно характеризуются наличием мощных органов прикрепления — присосок, крючьев, коготков и т. д., которые независимыми путями развиваются у самых разных по происхождению видов.

## 8.4. Реакции животных и растительных организмов на вторжение паразитов

Живые организмы не только испытывают воздействия со стороны паразитов, но и энергично реагируют на них. Паразиты, как обитатели живой среды, должны преодолевать сопротивление организма хозяина, его защитные реакции. Это сопротивление паразитам носит название активного иммунитета. Здоровые, полноценные особи животных и растений обладают действенными защитными приспособлениями, которые не позволяют проникать в них патогенным организмам. Так, у животных защитной реакцией от вторжения посторонних организмов является выработка гуморального иммунитета, т. е. образование в крови хозяина специфических белковых веществ, антител, которые подавляют паразитов. Выработка иммунитета стимулируется токсинами паразита и часто предохраняет от повторных заражений. Устойчивость хвойных деревьев к нападению стволовых вредителей (жуков-короедов, усачей и др.) обеспечивается прежде всего выделением смолы, содержащей соединения, токсичные для этих насекомых. Ослабленные же деревья теряют сопротивляемость, подвергаются заселению насекомыми-вредителями, поражаются грибами и т.д.

В ряде случаев организм хозяина отвечает на вторжение паразита разрастанием окружающих его тканей, образованием своеобразной капсулы, которая изолирует паразита. Такие образования у растений называют *галлами,* а у животных — *зооцецидиями.* Нередко подобная изоляция приводит к гибели паразита. Чаще же защитная роль зооцецидиев ограничивается локализацией причиняемого вреда в определенном участке тела хозяина, а сами паразиты используют их как дополнительные защитные образо-

вания. Особенно наглядно это выражено в возникновении галлов у растений (рис. 8.12).

Вызывающие их насекомые, клещи, нематоды и другие паразиты выделяют специфические вещества, которые стимулируют преобразование тканей или целых органов растений в галлы с камерой внутри, где их обитатель надежно защищен от высыхания, врагов и обеспечен пищей.

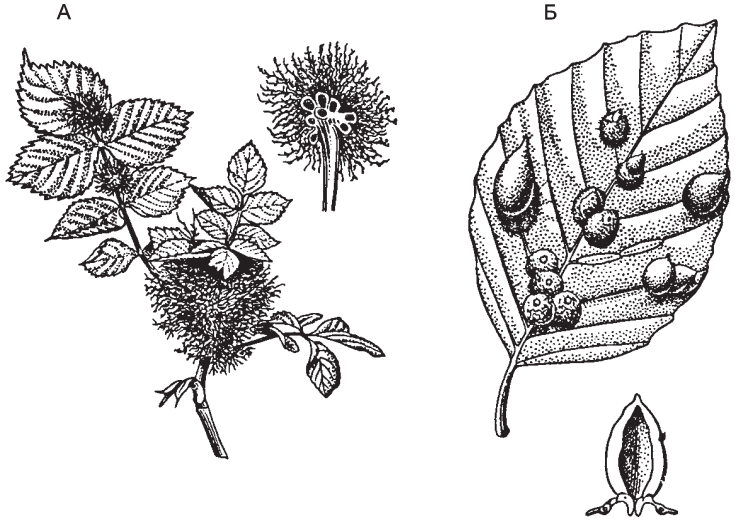



**Рисунок 8.12 — Галлы на листьях (по Е. Страсбургу, 1962)**
*Примечание: А — шиповник (Rosa conina); Б — бук (Fagus syluatica).*

Как уже было отмечено, защитные реакции растения-хозяина состоят прежде всего в выработке иммунитета — невосприимчивости к заражению паразитами. Известны устойчивые к паразитным грибам сорта картофеля, зерновых и других сельскохозяйственных культур. К защитным приспособлениям относятся и особенности покровных тканей, которые затрудняют проникновение паразита (толстая кутикула, опушение и т. д.), особенности химического состава клеток и тканей. Например, доказано, что к грибам-паразитам устойчивы растения, содержащие много эфирных масел, сапонинов, алкалоидов, многие галофиты с повышенным содержанием солей.

Отношения между паразитом и хозяином в растительном и животном мире на популяционном и видовом уровнях определен-

ным образом уравновешены. Очевидно, паразит не может размножаться до такой степени, чтобы привести к вымиранию популяции хозяина и лишить себя «кормовой базы». Регулятором равновесия служит относительно медленное воздействие на хозяина некоторых паразитов, таких, как грибы, вызывающие ржавчину, головню, мучнистую росу на зерновых культурах, а иногда даже наблюдается некоторая биохимическая стимуляция роста хозяина со стороны паразита. Следовательно, паразиты, так же, как и свободноживущие виды, имеют сложную систему приспособлений к своей среде обитания. Их строение и организация отражают специфику этой среды. У представителей разных групп, ведущих паразитический образ жизни, развиваются сходные типы приспособлений.

### Задания к практическим занятиям

**Задание 8.1.** Изучить типы повреждений листьев растений грызущими насекомыми (по А.С. Соболеву, 1961).

*Материалы и оборудование:* 1. коллекция насекомых-вредителей сельскохозяйственных культур: капустная белянка, клубеньковый долгоносик, капустный листоед, свекловичная муха, шведская муха, свекловичная крошка, гусеницы озимой совки; 2. гербарный материал типов повреждений листьев сельскохозяйственных культур грызущими насекомыми; 3. ручные лупы с 5-или 10-кратным увеличением; 4. линейки; 5. цветные карандаши; 6. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Используя коллекцию насекомых — вредителей сельскохозяйственных культур и гербарий повреждений растений грызущими насекомыми, определяется тип повреждений, вызываемых теми или иными вредителями.

а) Сплошное (грубое) объедание ткани органов, например повреждения листьев капусты гусеницами капустной белянки (Pieris brassicae), репной белянки (P. rapae) или ложногусеницами рапсового пилильщика (Athalia colibri), рис. 8.13.1.

б) Объедание с краев, так называемое фигурное объедание, причиняемое листьям гороха, клевера, люпина и других бобовых культур клубеньковыми долгоносиками (Sitona), рис. 8.13.2.

в) Дырчатое объедание листьев в виде округлых или продолговато-округлых отверстий. Такого рода повреждения наносятся листьям капусты гусеницами капустной совки (Barathra brassicae),

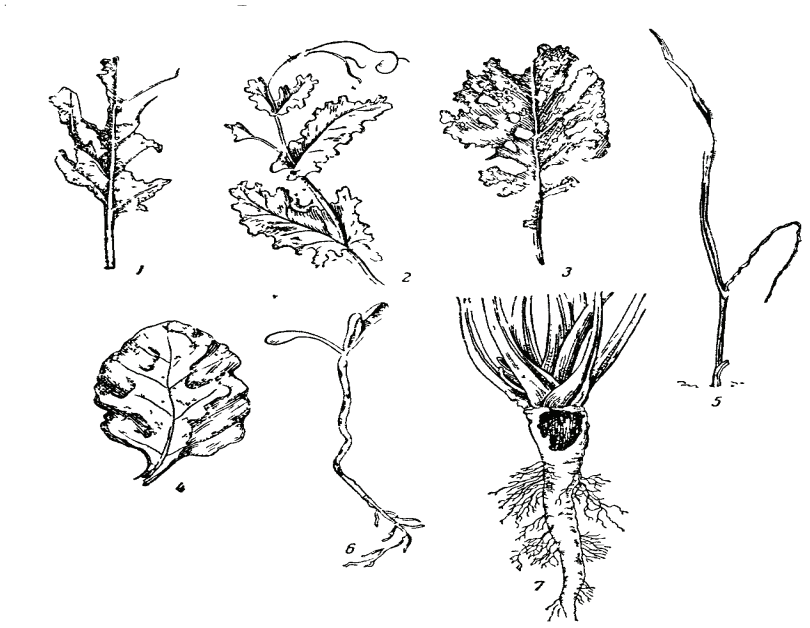


**Рисунок 8.13 — Типы повреждений:**

*1 – сплошное (грубое) объедание (капустная белянка); 2 – фигурное объедание (Sitona); 3 – дырчатое объедание (капустный листоед); 4 – минирование (свекловичная муха); 5 – пожелтение и отмирание верхушечного центрального листочка злака (шведская муха); 6 – подъедание подземных частей всходов сахарной свеклы (свекловичная крошка); 7 – выгрызание полостей на корнях (гусеница озимой совки).*

жуками капустного (хренового) листоеда (Phaedon cochlearie) и другими листоедами, рис. 8.13.3.

г) Скелетирование, т. е. уничтожение мякоти листа и оставление вредителем только жилок (скелета). Поврежденный таким образом лист или участок листа имеет вид сетки, состоящей из тонких жилок. В форме скелетирования наносят повреждения листьям злаковых культур личинки пьявиц (Lema melanopus), листьям яблони — молодые гусеницы боярышницы (Aporia crataegi), ложногусеницы вишневого слизистого пилильщика (Eriocampoides limacina) и др.

д) Изъязвление (соскабливание) листьев; при этом на поверхности листовой пластинки выгрызаются не сквозные отверстия, а ямочки (язвочки). Такие повреждения обычно наносятся крес-

тоцветным культурам блошками рода Phyllotreta, свекле — Chaetocnema, конопле — конопляной блохой (Psylliodes attenuate), льну — синей льняной блошкой (Aphtona euphorbia).

е) Минирование, при котором вредитель в фазе личинки образует ходы (мины) в паренхиме листа между верхним и нижним эпидермисами. Подобного рода повреждения наносят листьям крестоцветных культур личинки светлоногой блошки (Phyllotreta nemorum), молодые личинки капустной моли (Plutella maculipennis), свеклы — личинки свекловичной мухи (Pegomyia hyosciami), дуба — гусеницы дубовой моли-крошки (Nepticula atricapitella), дубовой одноцветной моли (Tischerin comlanella) рис. 8.13.4.

ж) «Окошечки». Выгрызаются на крестоцветных растениях взрослыми гусеницами капустной моли; кутикула одной из сторон листа при этом остается нетронутой. Такие повреждения имеют вид «окошечек», затянутых прозрачной пленкой.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 8.2.** Определить интенсивность и экстенсивность заражения мучных червей грегаринами (по Н.М. Черновой, 1986).

*Материалы и оборудование:* 1. мучные черви (личинки жуков Tenebrio molitor L.); 2. предметные и покровные стекла; 3. пипетки; 4. пинцеты; 5. препаровальные иглы; 6. лезвия или скальпели; 7. бинокуляры; 8. микроскопы; 9. линейки; 10. цветные карандаши; 11. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Вскрыть по несколько личинок. У личинки мучного хрущака, помещенной на предметное стекло, отрезать голову и задний конец тела. Личинку слегка сдавить сверху и вытянуть пинцетом кишечник. Поместить кишечник в каплю воды на предметное стекло, выдавить препаровальной иглой содержимое и рассмотреть сначала под бинокуляром, а затем под микроскопом при малом увеличении (рис. 8.14).

После оценки степени пораженности личинки грегаринами стекло промыть, протереть мягкой салфеткой и использовать для следующего вскрытия.

Оценить степень заражения грегаринами в баллах по условной шкале: 0 – заражение отсутствует; 1 – в кишечнике единицы грегарин; 2 – несколько десятков; 3 – сотни грегарин. Заполнить в рабочей тетради таблицу 8.1.

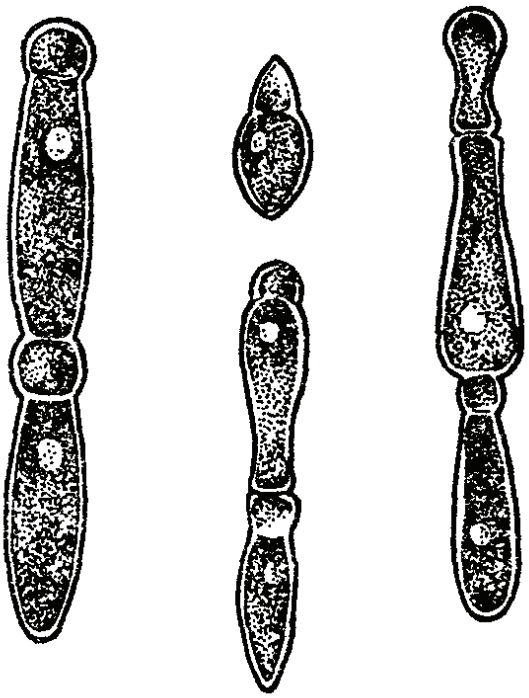


**Рисунок 8.14 — Разные формы грегарин из кишечника мучных червей - личинок большого мучного хрущака (по В.Ф. Натали, 1963)**

**Таблица 8.1 — Показатели заражения грегаринами мучных червей разных популяций**

| Популяция | Общее число вскрытых личинок | Из них заражено | Интенсивность заражения | Экстенсивность заражения |
|---|---|---|---|---|

Экстенсивность заражения определяют по формуле

$$Э = \frac{N_1}{N},$$

где $N_1$ – число зараженных хозяев,
N – число исследованных хозяев.

Интенсивность заражения определяют по формуле

$$И = \frac{E}{N_1},$$

где Е – суммарное число найденных паразитов, или сумма баллов, оценивающих пораженность хозяина.

**Задание 8.3.** Изучить линейную или стеблевую и бурую листовую ржавчину пшеницы (по В.А. Шкаликову и др., 2002).

*Материалы и оборудование:* 1. растения пшеницы, пораженные стеблевой ржавчиной (летняя и зимняя стадии); 2. растения барбариса с листьями, пораженными весенней (эцидиальной) стадией стеблевой ржавчины пшеницы; 3. растения пшеницы с листьями, пораженными бурой ржавчиной; 4. микроскопы; 5. дистиллированная вода; 6. предметные и покровные стекла; 7. препаровальные иглы; 8. скальпели; 9. окулярные микрометры; 10. линейки; 11. цветные карандаши; 12. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Ржавчину зерновых культур вызывают грибы класса Базидиомицеты (Basidiomycetes), порядка Ржавчинные (Uredinales).

*Линейная или стеблевая ржавчина.* Возбудитель Puccinia graminis Pers. f. tritici Eriks. et Henn. (рис. 8.15). Болезнь проявляется на стеблях, листовых влагалищах, иногда на остях и стержнях колоса, вначале в виде желтых (ржавых) продолговатых летних пустул (урединий) с последующим разрывом эпидермиса. Урединиоспоры в них на ножке одноклеточные, эллипсоидные, размером (20...42)х(14... 22) мкм, с желтой шиповатой оболочкой. Черные продолговатые порошащие телиопустулы образуются к концу лета. Телиоспоры в них двухклеточные, продолговатые, с перетяжкой, на длинной ножке, размером (35...60)х(12...22) мкм.

Весенняя (эцидиальная) стадия развивается на барбарисе (Berberis L.) или магонии (Mahonia Watt) в виде темно-коричневых точечных спермогониев с верхней и светло-желтых пустул (эций) с нижней стороны листа. Эциоспоры округло-многогранные, размером (14...22)х(12...18) мкм, с желтым содержимым.

*Бурая листовая ржавчина.* Возбудитель — Puccinia recondita Rob.: Desm. f. sp. tritici John. (син. Puccinia triticina Eriks.). Прояв-

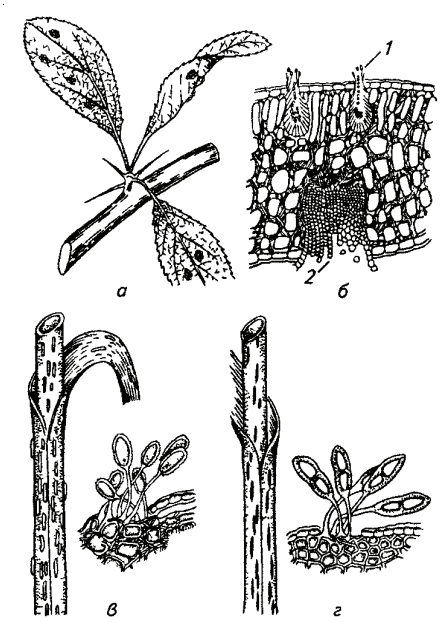



**Рисунок 8.15 — Линейная или стеблевая ржавчина злаков:**
*а - весенняя стадия на барбарисе; б - поперечный разрез листа барбариса (1 - спермогонии; 2 - эции); в - летняя стадия на стебле и урединиоспоры; г - зимняя стадия на стебле и телиоспоры*

ляется болезнь в виде бурых мелких округлых или овальных пустул, расположенных на поверхности листа (рис. 8.16а). Споры округлые, буроватые, одноклеточные, диаметром 19...20 мкм, с шиповатой оболочкой, содержащие жировые включения в виде капель оранжевой окраски. Эциостадия развивается на василистнике — Thalictrum minus и T.fluvum L. (в европейской части РФ) и лещине – Isopyrum thalictroides L. (в Восточной Сибири).

Этот вид ржавчины в европейской части России часто развивается без промежуточного растения-хозяина, перезимовывая в летней стадии на посевах озимых культур.

*Ход выполнения задания.* Студенты описывают внешний вид поражения пшеницы линейной или стеблевой и бурой листовой ржавчины. Обращают внимание на размер пустул, их окраску. Готовят препараты и рассматривают в микроскопе урединио- и телиоспоры бурой листовой и листовой ржавчины. Для этого выбирают наиболее характерные урединиопустулы с помощью препаровальной иглы или скальпеля, слегка смоченных водой, снимают споровый материал и переносят в каплю воды на предметное

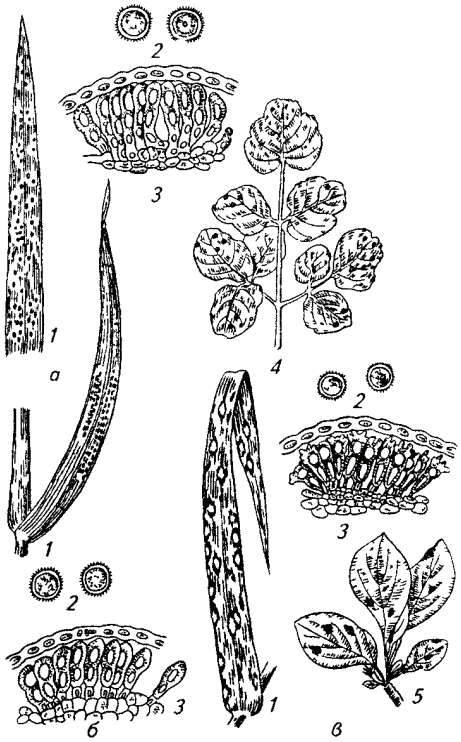



**Рисунок 8.16 — Ржавчина зерновых культур:**

*а - бурая листовая; б - желтая; в - корончатая; 1 - пораженный лист; 2,3 - спороношение возбудителя (2 - урединиоспоры; 3 - телиопустула); 4 - эции на василиснике; 5 - эции на крушине слабительной*

стекло. Для приготовления препарата с телиоспорами скальпелем вырезают маленькие кусочки пораженного листа или листового влагалища, содержащих телиопустулы, помещают в каплю воды на предметное стекло, разрыхляют и размельчают. Препараты рассматривают при малом и большом увеличении микроскопа. Делают в рабочей тетради зарисовки и подписи под ними.

Изучают признаки поражения промежуточного хозяина стеблевой ржавчины пшеницы – листьев и ягод барбариса, на которых развиваются спермагонии и эции.

Спермагонии проявляются на верхней стороне листьев в виде мелких темно-коричневых узелков, точечных пятен, эции – на нижней стороне листьев в виде желто-оранжевых пустул.

Для изучения эциостадии линейной или стеблевой ржавчины пшеницы, пораженные листья или плоды промежуточного хозяина – барбариса кладут на столик бинокулярного или обыкновенного микроскопа и рассматривают их при малом увеличении, обращая внимание на то, что каждая пустула состоит из множества ячеек – эций, наполненных «зернистым» содержимым – эциоспорами ржавчины. Делают соскоб с пустулы, готовят препарат, рассматривают эциоспоры при малом и большом увеличениях микроскопа. В рабочей тетради проводят зарисовки, обсуждение, подводят итоги работы, заполняют таблицу 8.2.

**Таблица 8.2 — Особенности поражения пшеницы линейной или стеблевой и бурой листовой ржавчиной**

| Вид ржавчины | Возбудитель | Поражаемая культура | Поражаемый орган | Особенности поражения | Форма и строение | | Промежуточный хозяин |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | уредиоспор | телиоспор | |

**Задание 8.4.** Изучить эктопаразитов растений на примере повилики европейской (Cuscuta europaea).

*Материалы и оборудование:* 1. гербарный материал повилики европейской (Cuscuta europaea) на люцерне, клевере, малине и др.; 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Одним из известных цветковых безхлорофилльных растений эктопаразитов является повилика европейская (Cuscuta europaea), паразитирующая на многих травянистых видах и невысоких кустарниках (рис. 8.17).

Тело растения представлено тонкими желтоватыми стеблями, напоминающими нити, которые обвиваются вокруг стеблей растения-хозяина, нередко переплетаясь друг с другом. Внедрение в ткани хозяина происходит с помощью гаусторий. Листья у повилик полностью отсутствуют, а после прикрепления к хозяину отмирает и слабо развитый корень, поэтому стебли повилики не имеют связи с почвой. В середине лета на них появляются шаровидные клубочки мелких бледно-розовых цветков.

Студенты рассматривают гербарный материал повилики европейской, как эктопаразита, на люцерне, клевере, малине. Изме-

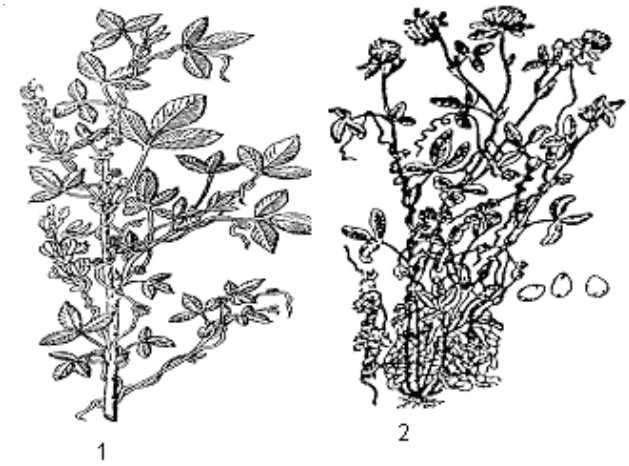



**Рисунок 8.17 — Повилика европейская:**
*1 — на люцерне, 2 — на клевере.*

ряют толщину стеблей. Описывают форму паразитизма, величину цветков и семян. Результаты отражают в рабочей тетради.

### Контрольные вопросы

1. Что понимается под определением живые организмы как среда жизни?
2. Каковы пути возникновения паразитизма?
3. В чем отличия эндопаразитов от эктопаразитов?
4. Чем отличается стационарный паразитизм от временного?
5. Среди каких организмов больше всего встречается паразитов?
6. В чем заключается многообразие и сложность жизненных циклов паразитов?
7. Что такое явление сверхпаразитизма или гиперпаразитизма?
8. Какова реакция животных и растительных организмов на вторжение паразита?

# 9. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

В отличие от абиотических факторов, охватывающих всевозможные действия неживой природы, ***биотические факторы*** — *это совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на другие.*

Среди них обычно выделяют:

1. Влияние животных организмов (зоогенные факторы).
2. Влияние растительных организмов (фитогенные факторы).
3. Влияние человека (антропогенные факторы). Действие биотических факторов может рассматриваться как действие их на среду, на отдельные организмы, населяющие эту среду, или действие этих факторов на целые сообщества. Действие биотических факторов на сообщества будут рассмотрены в разделах экологии популяций и сообществ. Здесь же мы сосредоточим внимание в большей степени на действии биотических факторов на отдельные особи, организмы; на среду, населенную этими организмами.

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

## 9.1. Гомотипические и гетеротипические реакции

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

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

*Гетеротипические реакции,* то есть взаимоотношения между особями разных видов. Влияние, которое оказывают друг на друга два вида, живущие вместе, может быть нейтральным, благоприятным или неблагоприятным. Отсюда типы взаимоотношений могут быть следующими.

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

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

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

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

*Комменсализм* — взаимоотношения видов, при которых один из партнеров получает пользу, не нанося ущерб другому.

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

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

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

Основные типы коакций приведены в таблице 9.1.

Среди взаимополезных взаимосвязей (+, +) видов (популяций) помимо мутуализма выделяют симбиоз и протокооперацию (рис. 9.33).

**Таблица 9.1 — Типы коакций, существующих между разными видами (по Р. Дажо, 1975)**

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

*Примечание: (0) — взаимоотношения между видами не сказываются на их развитии; (+) — развитие вида делается возможным или облегчается; (-) — развитие вида затрудняется или делается невозможным.*

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

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

При комменсализме как полезно-нейтральных взаимосвязях (+, 0) выделяют нахлебничество, сотрапезничество, квартирантство.

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

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

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

## 9.2. Зоогенные факторы

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

Взаимодействия между особями одного и того же вида, так называемые гомотипические реакции, как было отмечено ранее,

проявляются в групповом и массовом эффектах, внутривидовой конкуренции.

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

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

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

*Массовый эффект.* Этот термин, предложенный Грассе, обозначает эффект, вызванный перенаселением среды. Между групповым и массовым эффектами существуют в большинстве случаев переходы, но, как правило, массовый эффект влечет за собой вредные для животных последствия, в то время как групповой эффект на них воздействует благоприятно. Один из примеров массового эффекта дают исследования, проведенные Мак Лаганом и Данном (Balachowsky, 1963) на амбарном долгоносике Sitophilus (Calanda) oryzae. У этого вида число яиц, откладываемых ежедневно, достигает максимума, когда отношение числа особей (сум-

ма самцов и самок) к числу зерен становится равным 1/200. Размер кладки уменьшается, если на самку приходится меньшее число зерен. Это явление прежде всего связано с «насыщением» зерен, так как самки не решаются откладывать яйца в зерна, занятые уже другими яйцами или личинками. Оно связано и с массовым эффектом, поскольку насекомые мешают друг другу, что и тормозит кладку. Подобные явления, вызванные массовым эффектом, называют *самоограничением.*

*Внутривидовая конкуренция.* При внутривидовой конкуренции между особями сохраняются взаимоотношения, при которых они в состоянии размножаться и обеспечивать передачу свойственных им наследственных свойств.

Внутривидовая конкуренция проявляется в территориальном поведении, когда, например, животное защищает место своего гнездовья или известную площадь в его округе. Так, в период размножения птиц самец охраняет определенную территорию, на которую кроме своей самки не допускает ни одной особи своего вида. Такую же картину можно наблюдать и у многих рыб (например, колюшки), рис. 9.1.

Проявлением внутривидовой конкуренции является существование у животных социальной иерархии, которая характеризуется появлением в популяции доминирующих и подчиненных особей. Например, у майского жука личинки трехлетнего возраста подавляют личинок одно- и двухлетнего возраста. Это является

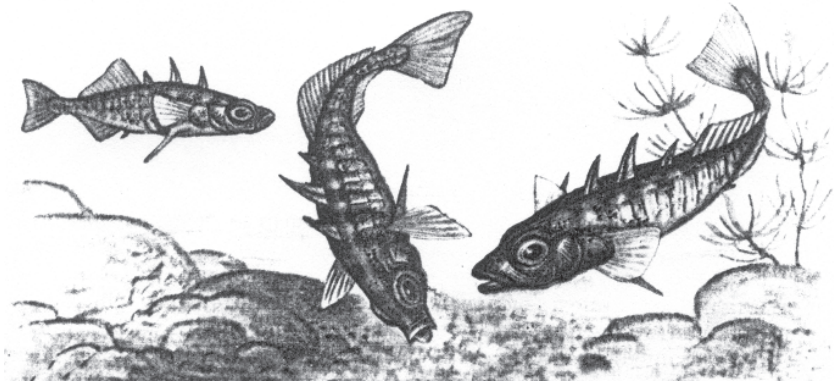


**Рисунок 9.1 — Самец колюшки защищает свою гнездовую территорию от другого самца (по Н.М. Черновой и др., 1999)**

причиной того, что вылет взрослых жуков наблюдается только раз в три года, тогда как у других насекомых (например, посевных щелкунов Agriotes) продолжительность личиночной стадии также составляет три года, а выход имаго происходит ежегодно из-за отсутствия конкуренции между личинками.

Жесткие драки известны у оленей в борьбе за самку (рис. 9.2).

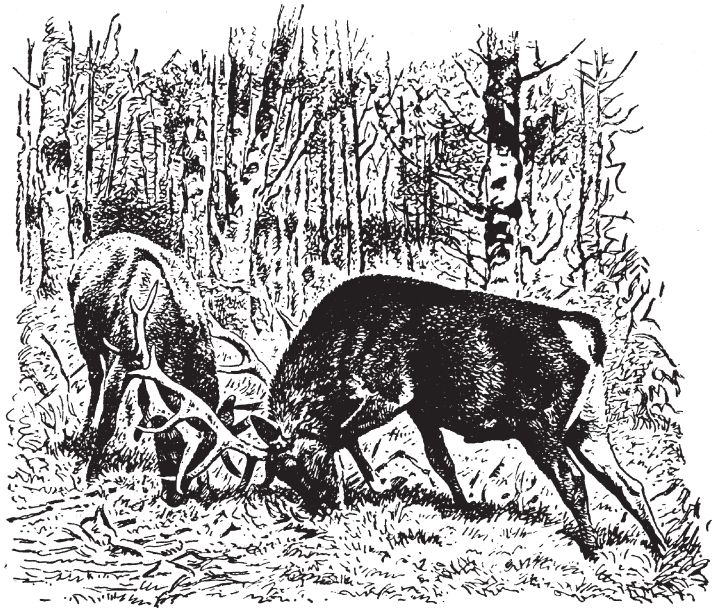


**Рисунок 9.2 — Дерущиеся олени**

Между бойцами равной силы происходят нередко весьма длительные бои, кончающиеся гибелью одного или даже обоих бойцов, безнадежно сцепившихся рогами.

Конкуренция между особями одного вида из-за пищи по мере увеличения плотности популяции становится более острой. В некоторых случаях внутривидовая конкуренция может приводить к дифференциации вида, к распадению его на несколько популяций, занимающих разные территории. Так, у саванной овсянки (Passerculus sandwichensis) один экологический подвид размещается на сухих холмах, другой — на прибрежных солончаках. Конкуренция нередко является причиной переселения части популя-

ции особей из одного географического района в другой. Этим объясняют перелеты различных зерноядных птиц, так называемых узких стенофагов тайги — кедровок, свиристелей, совершающих налеты в Западную Европу, когда не хватает пищи в районах их обычного распространения.

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

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

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

Конкурентные взаимоотношения могут быть самыми различными — от прямой физической борьбы до мирного совместного существования. И вместе с тем, если два вида с одинаковыми экологическими потребностями оказываются в одном сообществе, то обязательно один конкурент вытесняет другого. Это одно из общих экологических правил, получившее название «закона конкурентного исключения», сформулировано Г. Ф. Гаузе (1910-1986) на основании результатов опытов по содержанию двух видов инфузорий со сходным характером питания в одной пробирке (что, естественно, предполагает ограниченность пищевых ресурсов) (рис. 9.34).

Как оказалось, через некоторое время в живых остаются особи только одного вида, выжившие в борьбе за пищу, так как его популяция быстрее росла и размножалась.

Победителем в конкурентной борьбе оказывается тот вид, который в данной экологической обстановке имеет хотя бы небольшие преимущества перед другим, а следовательно, и большую приспособленность к условиям окружающей среды.

**Г. Ф. Гаузе**

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

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

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

Хищник, как правило, вначале ловит жертву, убивает ее, а затем поедает. Для этого у него имеются специальные приспособления (рис. 9.3).

Среди хищных рыб, обитающих в водах Мирового океана, есть совершенно удивительные создания – рыбы удильщики (рис. 9.3, 9.4). Внешней особенностью самок этих рыб является оригинальный первый луч спинного плавника. Он расположен на голове. Луч может быть коротким или необычайно удлиненным, например, у глубоководного гигантаксиса луч в 4 раза превышает длину самой рыбы. Удочка подвижная, имеет «наживку» на конце,

позволяющая ловить на нее в темноте, на огромных глубинах (1,5 – 2 тыс. метров).

Небольшое вздутие на конце луча-удочки покрыто прозрачной кожицей, внутри которого расположена железа, выделяю-

**Рисунок 9.3 — Приспособления к хищничеству (поимка и удержание жертвы, по Е. А. Криксунову и др., 1995):**
*1 — осьминог; 2 — челюсть акулы; 3 — удав; 4 — лев; 5 — брызгун; 6 — паук-крестовик; 7 — удильщик*

щая слизь. В слизи обитают светящиеся в темноте бактерии. С помощью червеобразных движений луча-удочки подманив какую-нибудь рыбешку поближе к своему рту, удильщик молниеносно раскрывает огромную зубастую пасть и заглатывает добычу (рис. 9.4).

А.И. Савилов, давший превосходные описания плейстона Тихого океана, указывает, что небольшие физалии могут захватывать и переваривать мальков рыб, превосходящих их по размерам в 2-3 раза (рис. 9.5).

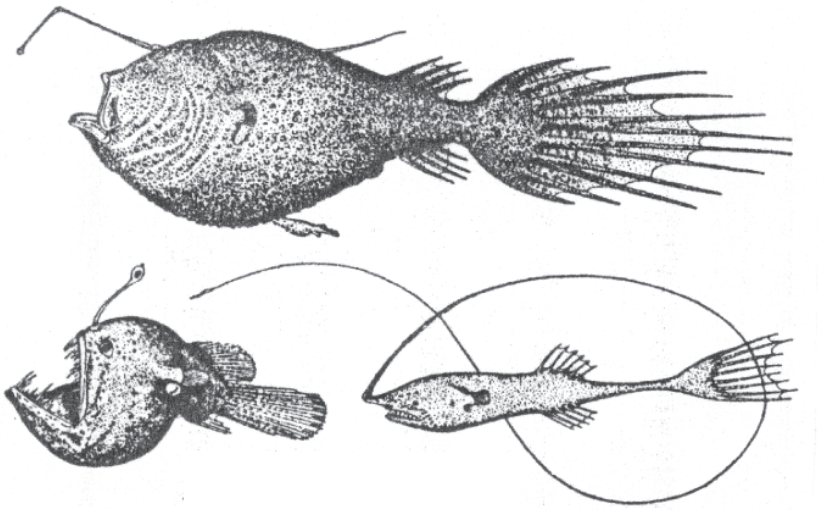


**Рисунок 9.4 — Глубоководные рыбы-удильщики**

Когда стая физалий, как флотилия снайперов, идет под ветром, то она производит настоящее опустошение в поверхностных слоях океана.

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

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

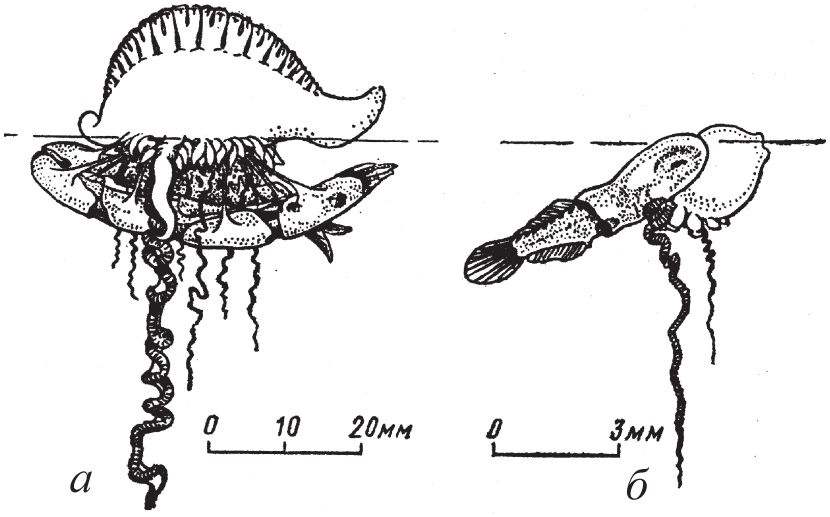



**Рисунок 9.5 — Физалии, пожирающие мальков рыб (по А.И. Савилову):**

*а – небольшая физалия, пожирающая крупного малька (более 10 см) змеиной макрели Gempylus serpens. Хорошо видна растяжимость гастрозондов; б – личинка физалии, заглотившая малька летучей рыбы Exocoetus, вдвое превышающего ее размеры*

Паразитов подразделяют на две основные категории: *микропаразитов* и *макропаразитов* (рис. 9.6).

К микропаразитам относятся те, которые непосредственно размножаются внутри тела хозяина (простейшие и др.). Микропаразиты растут в теле хозяина, но, размножаясь, образуют особые формы, которые покидают одного хозяина, чтобы заселить другого.

К макропаразитам животных относятся круглые и ленточные черви (главные макропаразиты животных), вши, блохи, клещи, грибы.

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

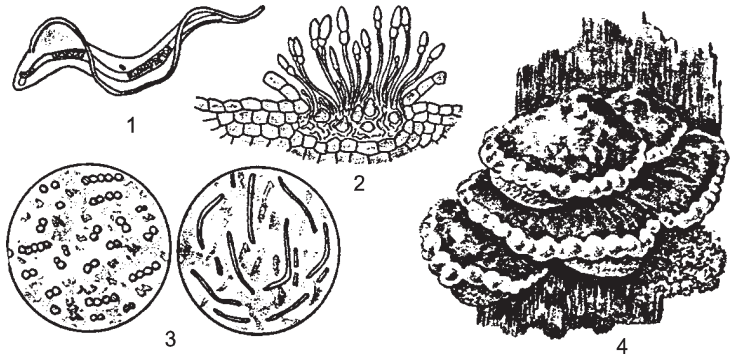



**Рисунок 9.6 — Микропаразиты:**
*1 — трипаносома (сильно увеличена); 2 — мучнистая роса; 3 — бактерии-макропаразиты; 4 — гриб-трутовик.*

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

*полифаги* — нападающие на большое число видов. К ним относятся многие хищные млекопитающие и насекомые. Насекомые-фитофаги питаются самыми различными растениями. Так, медведка обыкновенная ведет подземный образ жизни и повреждает овощные культуры в открытом и закрытом грунте, перегрызает стебли и корни растений, выедает клубни и корнеплоды. Повреждает томаты, перец, капусту, баклажаны, картофель, свеклу и многие другие культуры (рис. 9.7).

Гусеница стеблевого мотылька Pyrausta nubilabis наносит вред более чем 200 видам растений;

*олигофаги* — живущие за счет нескольких, часто близких видов. Колорадский жук питается картофелем и другими растениями, относящимися главным образом к пасленовым (рис. 9.8). Солитер эхинококк паразитирует в человеке, свинье, различных плотоядных и грызунах;

*монофаги* — живущие за счет только одного хозяина. Монофагия является правилом для многих паразитических насекомых,

например, таких, как афелинус (Aphelinus mali) на кровяной тле, грушевый цветоед (Anthonomus pyri) — на груше, шелковичный червь — на тутовом дереве.

*Принцип совпадения.* Чтобы паразит мог развиваться, необходимо совпадение во времени поражаемой стадии хозяина и агрес-

**Рисунок 9.7 — Медведка и ее яйца в почве**

**Рисунок 9.8 — Колорадский жук**

сивной стадии паразита. Паразит развиваться не может, если нет хозяина, если он не доступен или не находится на приемлемой стадии. Этот принцип был назван Таленхорстом (Thalenhorst, 1950) *совпадением.* Изучение совпадения, например между насекомыми-фитофагами и их растениями-хозяевами, имеет практическое значение. Примером может служить яблоневый цветоед. Установлено, что период кладки яиц цветоеда тесно связан со стадиями развития цветочных почек яблони, т. е. существует *фенологическое совпадение* между кладкой долгоносика и развитием его растения-хозяина (рис. 9.9).

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

В экологии паразитизм описывается математической моделью, основанной на уравнении Лотки-Вольтерры:

**Рисунок 9.9 — Яблонный цветоед: жук, личинка, личинка в бутоне, поврежденные бутоны**

$$\text{паразит} — dN_1/dt = r_1N_1(bN_2 — N_1)/bN_2;$$

$$\text{хозяин} — dN_2/dt = r_2N_2(K_2 — N_2 + aN_1)/K_1.$$

где: $N_1$ — численность популяции паразита; $N_2$ — численность популяции хозяина; a — коэффициент воздействия паразита на популяцию хозяина; b — коэффициент поддержания особи паразита за счет особи хозяина; $K_1$ и $K_2$ — допустимые численности популяций соответственно паразита и хозяина; t — время.

*Комменсализм.* Взаимоотношения, при которых один из партнеров получает пользу, не нанося ущерба другому, как уже было отмечено ранее, называются комменсализмом. Комменсализм, основанный на потреблении остатков пищи хозяев, называют еще и *нахлебничеством.* Таковы, например, взаимоотношения львов и гиен, подбирающих остатки недоеденной пищи, или акул с рыбами-прилипалами (рис. 9.10).

Наглядный пример комменсализма дают некоторые усоногие рачки, прикрепляющиеся к коже кита. Они получают при этом преимущество — более быстрое передвижение, а киту не причиняют практически никаких неудобств.

В целом же у партнеров нет никаких общих интересов и каждый отлично существует сам по себе. Однако подобные союзы обычно облегчают одному из участников передвижение или добывание пищи, поиск убежища и т. д. Иногда такие союзы могут быть абсолютно фиктивными. Так, в раковинах моллюсков и панцирях ракообразных порой встречаются различные виды мшанок.

Этот союз совершенно случаен, так как мшанки способны прикрепляться к любой твердой поверхности, и все же многие животные, ведущие сидячий образ жизни, оказываются в выигрыше, прикрепившись к живому существу. Хозяин переносит их с

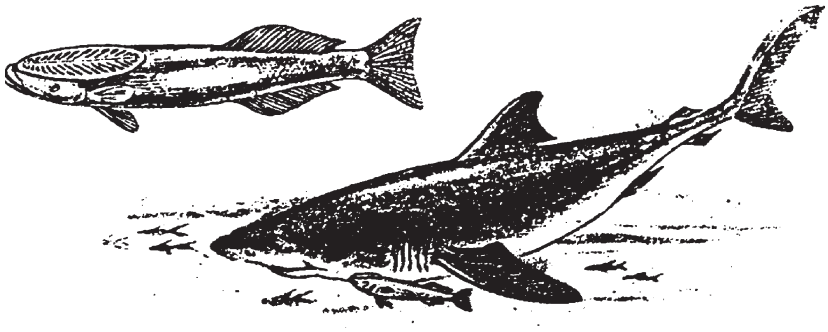


**Рисунок 9.10 — Нахлебничество (на примере взаимоотношений акулы и рыбы-прилипалы), по Е. А. Криксунову и др., 1995**

места на место. Нередко при движении возникающий поток воды облегчает им добывание пищи.

Комменсализм особенно часто встречается среди морских животных. Рыбки-лоцманы, питающиеся объедками со «стола» акулы, беспрестанно снуют небольшими косячками у ее носа. Другим примером являются животные, нора которых служит убежищем для различных «гостей», питающихся объедками со стола хозяина. В норах млекопитающих, гнездах птиц и жилищах общественных насекомых (рис. 9.11) насекомые-комменсалы представлены большим числом видов (например, в норах альпийского сурка до 110 видов жуков).

Среди комменсалов различают *фолеоксенов,* которые в норах и гнездах встречаются случайно; *фолеофилов,* встречающихся в этих убежищах чаще, чем в окружающей среде, и *фолеобистов,* которые проводят в них всю жизнь.

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

*Мутуализм, симбиоз.* Можно привести многочисленные примеры мутуализма, или обоюдовыгодных отношений особей раз-

ных видов. Таковы, например, взаимоотношения птиц и носорога. Птицы кормятся насекомыми-паразитами на коже носорога, а их взлет служит ему сигналом опасности (рис. 9.12).

Собственно *симбиоз* — неразделимые взаимополезные связи двух видов, предполагающие обязательное тесное сожительство организ-

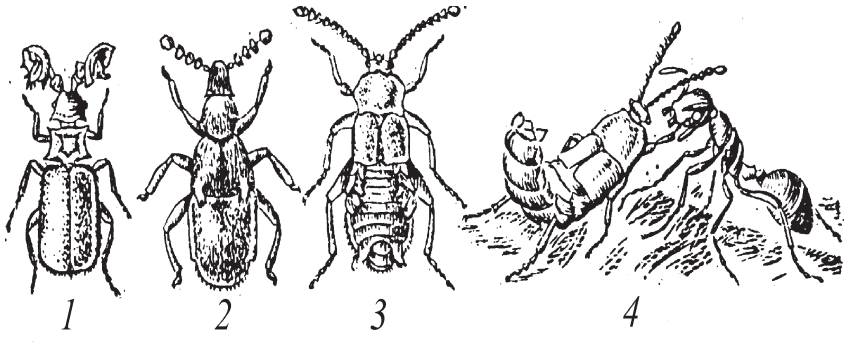



**Рисунок 9.11 — Сожители муравьев:**
*1 — пауссус; 2 — ощупник; 3 — атемелес; 4 — атемелес просит пищу у муравья*

мов, иногда даже с элементами паразитизма. Классические примеры симбиоза — сожительство рака-отшельника (Paguras bernhardus) и актинии (Sagartiaparasitica), рис. 9.13; зеленой гидры с одноклеточными водорослями.

**Рисунок 9.12 — Птицы кормятся паразитами на коже носорога (по Е. А. Криксунову и др., 1995)**

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

Форму симбиоза приобретают взаимоотношения при питании муравьев (Formica cinerea) сахаристыми выделениями гусениц бабочки-голубянки. Муравьи защищают этих гусениц от хищников и паразитов, а гусеницы перед окукliва-

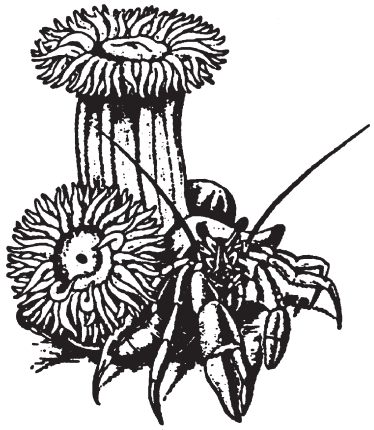


**Рисунок 9.13 — Симбиоз рака-отшельника и актинии**

нием зарываются в муравейник. Аналогичные отношения отмечаются у многих муравьев и тли: муравьи защищают тлю от врагов, а сами питаются их выделениями.

В животном мире пример наиболее совершенного симбиоза дают термиты, пищеварительный тракт которых служит приютом для жгутиковых или бактерий. Благодаря симбиозу, термиты в состоянии переваривать древесину, а микроорганизмы получают убежище, вне которого они существовать не способны.

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

## 9.3. Фитогенные факторы

В отечественной литературе наиболее распространена классификация форм взаимоотношений между растениями по В.Н. Сукачеву (табл. 9.2).

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

Взаимное давление и сцепление стволов нередко оказывает отрицательное воздействие на растения. Однако чаще такие кон-

такты встречаются в подземной сфере, где большие массы корней тесно переплетаются в небольших объемах почвы. Типы контактов могут быть различны — от простого сцепления до прочного срастания. Так, губительным в жизни многих деревьев тропического леса оказывается разрастание лиан, зачастую приводящее к обламыванию ветвей под их тяжестью и усыханию стволов в результате сдавливающего действия вьющимися стеблями или

**Таблица 9.2 — Основные формы взаимоотношений между растениями (по В. Н. Сукачеву, Н. В. Дылису и др., 1964)**

| Взаимоотношения между растениями | | |
|---|---|---|
| **Прямые (контактные) механические** (охлестывание ветвями, эпифитизм, давление и сцепление стволов и корней) | **Косвенные трансбиотические** (через животных и микроорганизмы) | **Косвенные трансабиотические** (средообразующие влияния, конкуренция, аллелопатия) |
| **Физиологические** (симбиоз, паразитизм и полупаразитизм, срастание корней) | | |

корнями. Неслучайно некоторые лианы называют «душителями» (рис. 9.14).

К форме механических контактов относится и использование в качестве субстрата одним растением другого. Растения, живущие на других растениях (на ветвях, стволах деревьев), без связи с почвой, получили название *эпифитов,* а поселяющиеся на листьях — *эпифиллов.* В отличие от паразитов они не вступают в прямой физиологический контакт с растением-субстратом, а самостоятельно существуют как автотрофные организмы. По мнению ученых, около 10% всех видов растений ведет эпифитный образ жизни. Наиболее богаты эпифитами тропические леса. К ним относятся многие виды бромелиевых, орхидейных (рис. 9.15).

Экологический смысл эпифитизма состоит в своеобразной адаптации к световому режиму в густых тропических лесах: возможность выбраться к свету в верхних ярусах леса без больших затрат веществ на рост. Само происхождение эпифитного образа жизни связывают с борьбой растений за свет. Эволюция многих

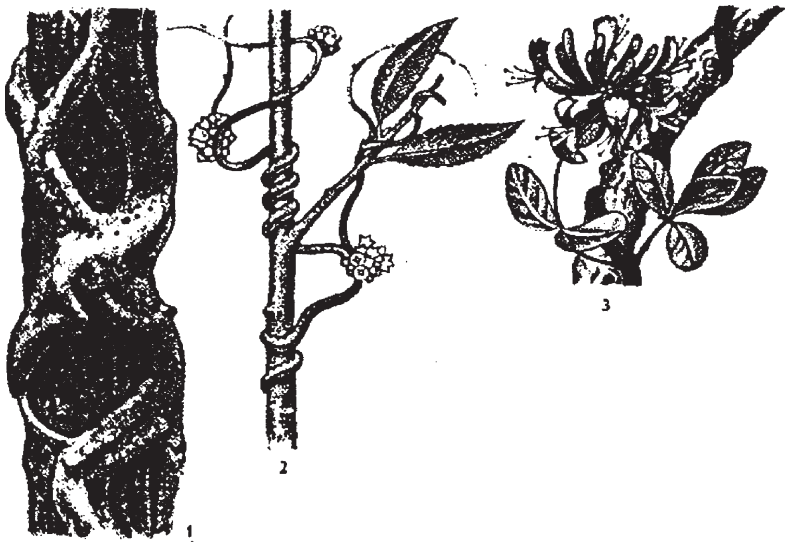



**Рисунок 9.14 — Растения-лианы (по Н. М. Черновой и др., 1995)**
*1 — фикус-душитель, 2 — повилика, 3 — жимолость вьющаяся*

эпифитов зашла так далеко, что они уже потеряли способность расти вне растительного субстрата, т. е. являются облигатными эпифитами. Вместе с тем есть виды, которые в оранжерейных условиях могут расти и в почве.

*Физиологические контакты* между растениями включают паразитизм, симбиоз, сапрофитизм, срастание корней. Паразитизм — наиболее яркий пример прямых физиологических воздействий между растениями — переход одного из партнеров на гетеротрофный способ питания и существование за счет организма-хозяина. Например, повилика, питающаяся соками клевера, угнетает его, не только подавляя развитие вегетативной массы, но и заметно задерживая развитие растения. Как правило, урожай семян пораженного клевера невысокий. Через несколько лет на лугу, где появилась повилика, клевер полностью выпадает из травостоя.

У растений встречаются и внутренние паразиты. Раффлезия (Rafflezia arnoldii), обитающая в тропиках, является паразитом лианы циссус (Cissus), имеет расчлененное на тонкие нити тело, ко-

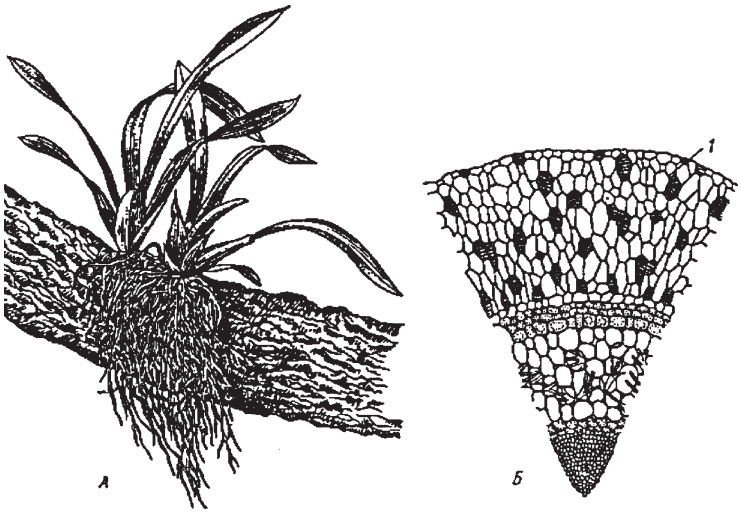



**Рисунок 9.15 — Эпифитная орхидея с воздушными корнями (по В. Л. Комарову, 1949)**

*А — общий вид. Б — поперечный срез воздушного корня с наружным слоем всасывающей ткани (1)*

торое погружено в ткани питающего растения, а снаружи развиваются лишь крупные цветки до одного метра в диаметре и массой до 5 кг (рис. 9.16).

Паразиты, как уже было отмечено ранее, многочисленны среди грибов и бактерий, значительно меньше распространены среди цветковых растений.

Характерным примером тесного симбиоза, или мутуализма между растениями, является сожительство водоросли и гриба, которые образуют особый целостный организм — лишайник (рис. 9.17). Связи между партнерами-симбионтами довольно сложны, и некоторые авторы называют симбиоз «хорошо урегулированным взаимным паразитизмом». Фотосинтезирующие водоросли в лишайнике снабжают гриб углеводами и другими органическими веществами (нуклеиновые кислоты, протеины, активаторы роста и др.). Грибы поставляют водоросли влагу и минеральные вещества. При недостатке же света и других неблагоприятных условиях, угнетающих фотосинтез, водоросли могут получать от грибов и органические вещества, которые они поглощают из субстрата. Лишайники интересны тем, что на их примере можно наблюдать постепенную эволюцию

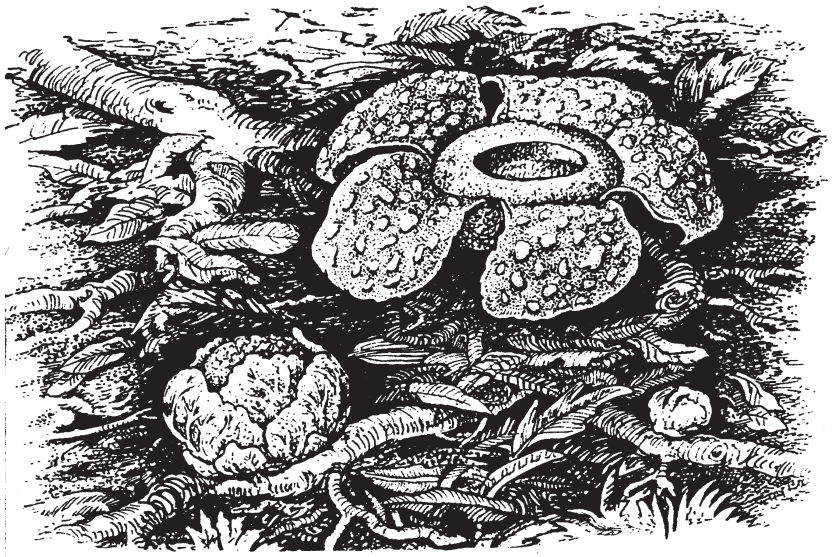


**Рисунок 9.16 — Раффлезия Rafflezia arnoldii паразит лианы циссус (Cissus)**

от паразитизма к мутуализму. У более примитивных лишайников гриб фактически проникает в клетки водоросли и по существу является паразитом (рис. 9.18 А). У эволюционно более развитых видов водоросль и гриб живут в гармоничных отношениях, принося друг другу взаимную пользу (рис. 9.18 Б и В).

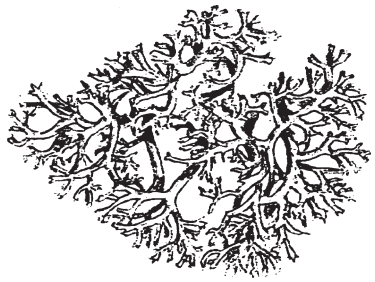


**Рисунок 9.17 — Лишайник-кладония (по Н. М. Черновой и др., 1995).**

Другой пример симбиоза — это сожительство высших растений с бактериями, так называемая *бактериотрофия.* Симбиоз с клубеньковыми бактериями-азотофиксаторами широко распространен среди бобовых (93% изученных видов) и мимозовых (87%). Так, бак-

терии из рода Rhizobium, живущие в клубеньках на корнях бобовых растений, обеспечиваются пищей (сахара) и местообитанием, а растения получают от них взамен доступную форму азота (рис. 9.36).

Встречается симбиоз мицелия гриба с корнем высшего растения, или микоризообразование. Такие растения называют *микотрофными,* или *микотрофами.* Поселясь на корнях растений, гифы гриба обеспечивают высшему растению колоссальную всасывающую способность. Поверхность соприкосновения клеток корня и гиф в эктотрофной микоризе в 10—14 раз больше, чем поверхность контакта с почвой клеток «голого» корня, тогда как всасывающая поверхность корня за счет корневых волосков увеличивает поверхность корня лишь в 2—5 раз. Из изученных в нашей

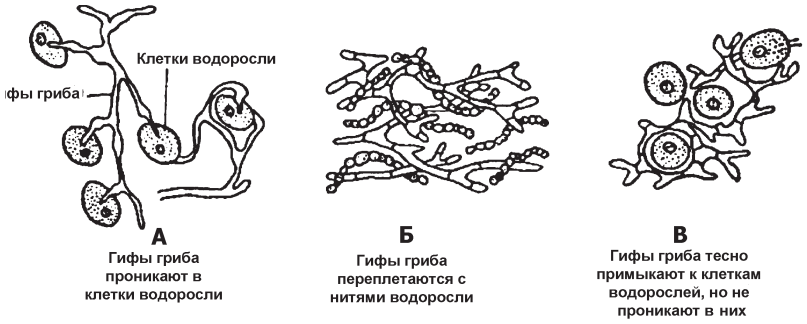



**Рисунок 9.18 — Направление эволюции от паразитизма к мутуализму у лишайников (по Е. Одуму, 1963)**

стране 3425 видов сосудистых растений микориза обнаружена у 79 % (рис. 9.19).

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

Отдельную группу растений с гетеротрофным питанием составляют *сапрофиты* — виды, которые используют в качестве источника углерода органические вещества отмерших организмов. В биологическом круговороте это важное звено, осуществляющее разложение органических остатков и перевод сложных соединений в более простые, представлено большей частью гри-

бами, актиномицетами, бактериями. Встречаются среди цветковых у представителей семейств грушанковых, орхидных и других. Примерами цветковых, полностью утративших хлорофилл и перешедших на питание готовыми органическими веществами, являются сапрофиты хвойных лесов — подъельник обыкновен-

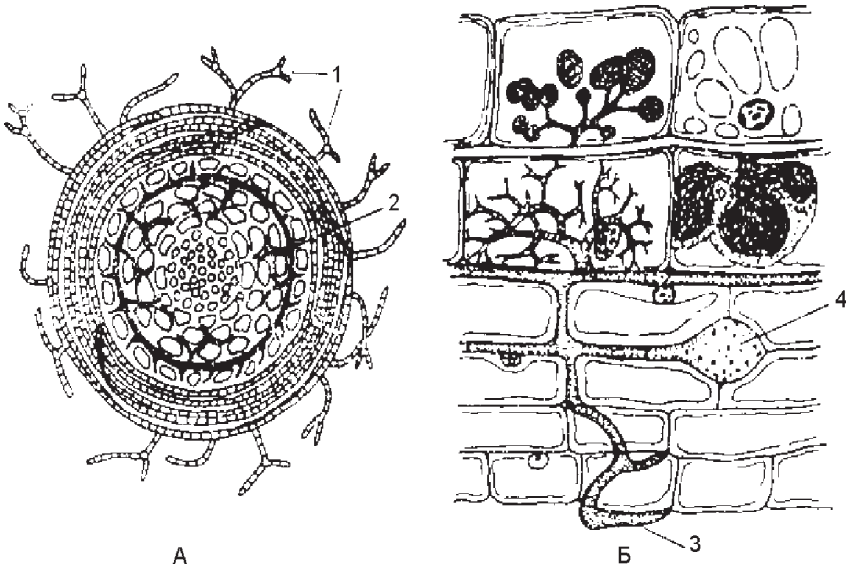



**Рисунок 9.19 — Эктотрофная (А) и эндотрофная (Б) микориза:**
*1 — гифы, замещающие корневые волоски; 2 — сеть Гартига; 3 — проникающая в корень гифа; 4 — везикул; 5 — арбускул*

ный (Monotropa hypopitis), надбородник безлистный (Epipogon aphylluon). Среди мхов и папоротников сапрофиты редки.

*Срастание корней* близко растущих деревьев (одного и того же вида или родственных видов) относится также к прямым физиологическим контактам между растениями. Явление не столь уж редкое в природе. В густых насаждениях ели Picea alies срастаются корнями около 30% всех деревьев. Установлено, что между сросшимися деревьями существует обмен через корни в виде переноса питательных веществ и воды. В зависимости от степени различия или сходства потребностей сросшихся партнеров меж-

ду ними не исключены отношения как конкурентного характера в виде перехвата веществ более развитым и сильным деревом, так и симбиотические. Определенное значение имеет форма связей в виде *хищничества.* Хищничество широко распространено не только между животными, но и между растениями и животными.

Около 500 видов насекомоядных растений насчитывают сейчас во всех частях света. Насекомые, попадающие в их ловушки, жертвы не только собственной неосторожности, но и преднамеренного коварства растений-хищников. Эти растения настоящие охотники, способные совершать скоординированные движения и захватывать жертву. Листья насекомоядных растений превратились в приспособления для привлечения и ловли насекомых. Одни из таких приспособлений запутывают добычу в ароматном клейком соке. Этим способом пользуются росянки (рис. 9.20). Около 100 видов росянок насчитывают в климатических поясах обоих полушарий.

Другие — представляют собой мгновенно действующие ловушки, как у венериной мухоловки (рис. 9.21).

Третьи — улавливают яркими, как цветы, кувшинками, источающими сладкий сок, например, непентесы (рис. 9.22). Обитают насекомоядные растения в воде пресных водоемов, на заболоченных лугах, болотах, влажных поверхностях скал — на почвах бедных азотом. «Мясная» диета не только снабжает их азотом, но и восполняет недостающие фосфор, калий, кальций, магний. Если охота не удается, растения не погибают, но становятся более чахлыми.

**Рисунок 9.20 — Хищное растение росянка**

Среди растений — хищников менее известны грибы, которые ловят обитающих в почве нематод с помощью клейких петель-ловушек (рис. 9.23). Так, пойманная нематода прочно удерживается петлями-ловушками гриба. Обычно в течение суток гифы гриба прорастают внутрь и быстро заполняют все тело нематоды. Возникновение сложного ловчего ап-

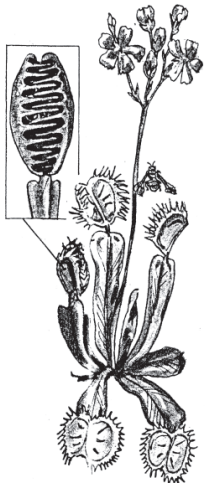


**Рисунок 9.21 — Венерина мухоловка**

парата стимулируется химически, продуктами жизнедеятельности червей. В отсутствие нематод грибы не образуют ловушек.

**Косвенные трансбиотические взаимоотношения между растениями** (через животных и микроорганизмы). Важная экологическая роль животных в жизни растений состоит в участии в процессах опыления, распространения семян и плодов. Опыление растений насекомыми, получившее название *энтомофилии*, способствовало выработке ряда приспособлений как у растений,так и насекомых. Назовем здесь такие интересные адаптации энтомофильных цветков как узоры, образующие «путевые нити» к нектарникам и тычинкам, нередко видимые только в ультрафиолетовых

**Рисунок 9.22 — Непентесы**

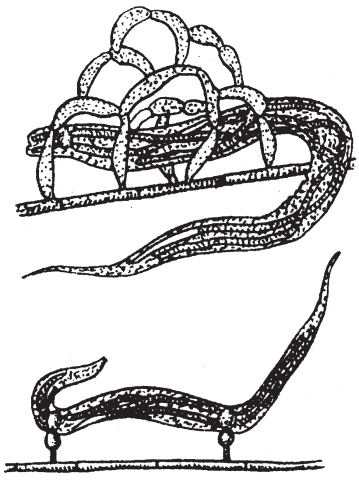


**Рисунок 9.23 — Хищничество у грибов**

лучах, доступных для зрения насекомых; различие окраски цветков до и после опыления; синхронизация суточных ритмов раскрывания венчика и тычинок, обеспечивающие безошибочное попадание пыльцы на тело насекомого, а с него — на рыльце другого цветка, и т. д. (рис. 9.24).

Разнообразное и сложное строение цветков — различная форма лепестков, симметричное или несимметричное их расположение, наличие определенных соцветий, называемое *гетеростилией* (рис. 9.25), — все это приспособления к строению тела и поведению конкретного вида насекомых. Например, цветки дикой моркови (Daucus carota), тмина (Carum carvi) приспособлены к опылению муравьями. Цветки копытня Asarum europaeum, также опыляемые муравьями, не поднимаются из-под лесной подстилки. В опылении растений принимают участие и птицы. Опыление растений с помощью птиц, или *орнитофилия,* находит широкое распространение в тропических и субтропических областях южного полушария. Известно около 2000 видов птиц, которые опыляют цветки при поисках нектара или ловле насекомых, прячущихся в их венчиках. Среди них наиболее известны опылители-нектарницы (Африка, Австралия, Южная Азия) и колибри (Южная Америка), рис. 9.26. Цветки орнитофильных растений крупные, ярко окрашенные. Преобладает ярко-красная окраска, наиболее привлекательная для колибри и других птиц. В некоторых орнитофильных цветках существуют специальные защитные устройства, которые не дают нектару вылиться при движении цветка.

**Рисунок 9.24 — Способы переноса пыльцы пчелой**

Реже встречается опыление растений млекопитающими, или *зоогамия.* Большей частью зоогамия отмечается в

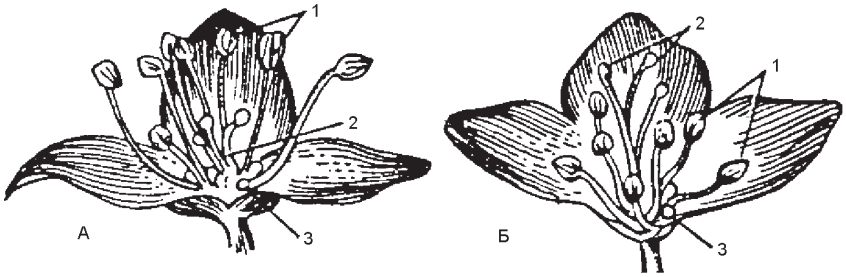



**Рисунок 9.25 — Гетеростилия цветков гречихи обыкновенной (по П. М. Жуковскому, 1940):**

*А — цветки с сильно развитыми тычинками (1) и коротким столбиком (2); Б — с сильно развитым столбиком (2) и короткими тычинками (1); 3 — нектарники*

Австралии, в лесах Африки и Южной Америки. Например, австралийские кустарники из рода Driandra опыляются с помощью кенгуру, охотно пьющих их обильный нектар, переходя от цветка к цветку.

Распространение семян, плодов, спор растений при помощи животных называют *зоохорией.* Среди растений, чьи семена, плоды разносятся животными, в свою очередь различают эпизоохорные, эндозоохорные и синзоохорные.

*Эпизоохорные растения* большей частью открытых мест обитания имеют у семян, плодов всевозможные приспособления для закрепления и удерживания на поверхности тела животных (выросты, крючки, прицепки и др.), например, лопухи большой и паутинистый, липучка обыкновенная и т. д. (рис. 9.27).

**Рисунок 9.26 — Сбор нектара: колибри (справа) и колибриевый бражник (слева)**

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

Съедобные плоды и семена (дуба, сосны сибирской, кедра) животные не поедают сразу, а растаскивают и складывают в запас. Значительная их часть при этом теряется и дает при благоприятных условиях начало новым растениям. Данный способ распространения семян и плодов получил название *синзоохории.*

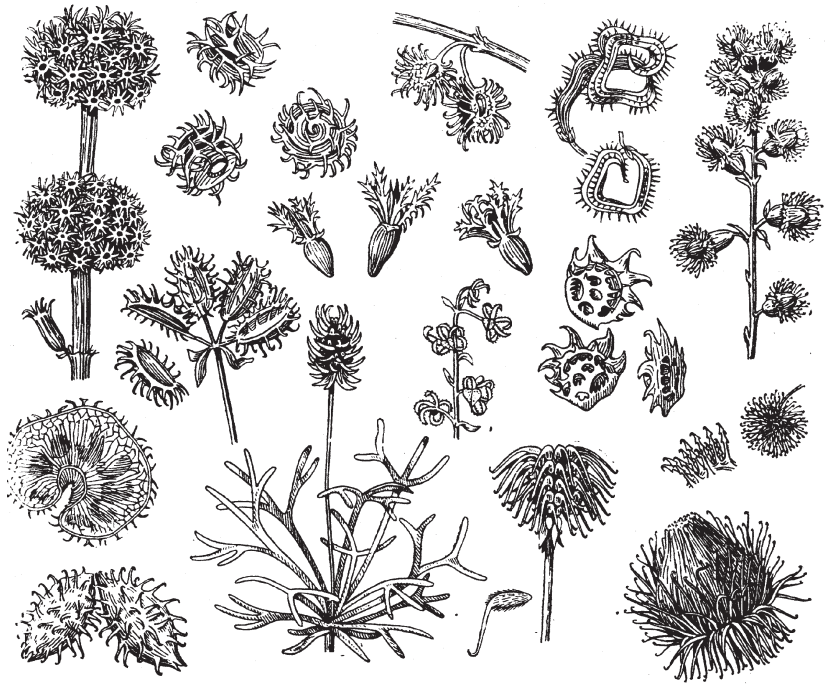


**Рисунок 9.27 — Приспособление семян и плодов для распространения млекопитающими**

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

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

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

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

Существенный путь взаимного влияния растений — это взаимодействие через химические выделения. Растения выделяют в окружающую среду (воздух, воду, почву) разнообразные химические вещества в процессе гуттации, секреции нектара, эфирных масел, смол и т. д.; при вымывании минеральных солей дождевыми водами листья, например, деревьев, теряют калий, натрий, магний и другие ионы; в ходе метаболизма (корневые выделения, газообразные вещества, выделяемые надземными органами, — непредельные углеводороды, этилен, водород и др.); при нарушении целостности тканей и органов растения выделяют летучие вещества, так называемые фитонциды, и вещества из отмерших частей растений (рис. 9.28).

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

Химические выделения растений могут служить одним из способов взаимодействия между растениями в сообществе, оказывая на организмы либо токсичное, либо стимулирующее действие. Такие химические взаимовлияния получили название *аллелопатии.* В качестве примера можно назвать выделения соплодий свеклы, тормозящие прорастание семян куколя (Agrostemma githago). Нут (Cicer arietinum) подавляюще действует на картофель, кукурузу, подсолнечник, томаты и другие культуры; фасоль — на рост яровой пшеницы; корневые выделения пырея (Agropyron repens) и костреца (Bromus inermis) — на растущие вблизи с ними другие травянистые растения и даже деревья.  Как

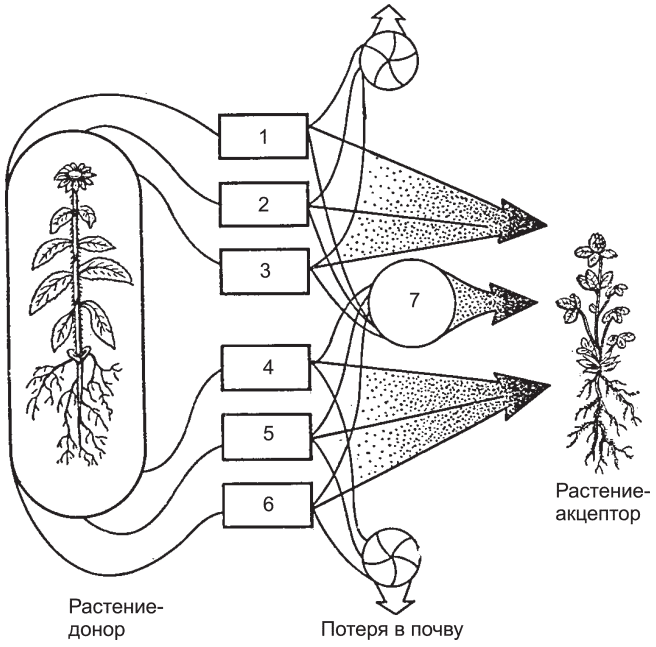



**Рисунок 9.28 — Влияние одного растения на другое (по А. М. Гродзинскому, 1965)**

*1 — миазмины, 2 — фитонцидные вещества, 3 — фитогенные вещества, 4 — активные прижизненные выделения, 5 — пассивные прижизненные выделения, 6 — посмертные выделения, 7 — переработка гетеротрофными организмами*

крайнюю форму аллелопатии или невозможность существования того или иного вида в присутствии другого в результате интоксикации среды, называют *аменсализмом.* Аменсализм соответствует прямой конкуренции, антибиозу и антагонизму. Так, благодаря выделению корнями токсических веществ ястребянка (Hieracium pilosella) из семейства сложноцветных вытесняет другие однолетние растения и нередко образует чистые заросли на довольно больших площадях. Многие грибы и бактерии синтезируют антибиотики, которые тормозят рост других бактерий. Аменсализм широко распространен в водной среде.

Итак, аллелопатия — воздействие одних растений на другие с помощью производимых ими химических веществ — *колинов*. Ве-

щества, с помощью которых растения действуют на микроорганизмы, называются фитонцидами; вещества, с помощью которых микроорганизмы влияют друг на друга, называются *антибиотиками*; вещества, образующиеся в микроорганизмах, которыми они действуют на высшее растение, вызывая их увядание, называются *маразминами* (рис. 9.29).

У разных видов растений степень воздействия на среду и, таким образом, на жизнь обитателей неодинакова в соответствии с особенностями их морфологии, биологии, сезонного развития и др. Растения, наиболее активно и глубоко преобразующие среду и определяющие условия существования для других сообитателей, называют *эдификаторами.* Различают сильные и слабые эдификаторы. К сильным эдификаторам относят ель (сильное затенение, обеднение почв питательными веществами и др.), сфагновые мхи (задержание влаги и создание избыточного увлажнения, увеличение кислотности, особый температурный режим и т. д.). Слабыми эдификаторами являются лиственные породы с ажурной кроной (береза, ясень), растения травянистого покрова лесов.

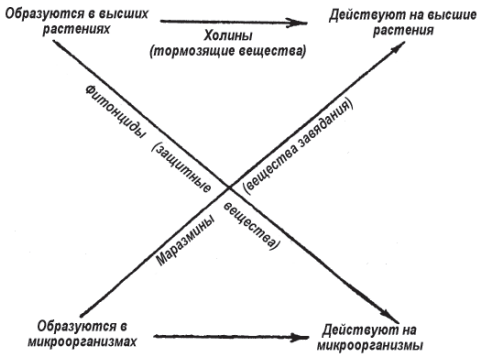



**Рисунок 9.29 — Схема аллелопатических реакций растений и микроорганизмов (по Грюммер, 1957)**

В качестве особой формы трансбиотических взаимоотношений растений выделяют *конкуренцию.* Это те взаимные или односторонние отрицательные влияния, которые возникают на основе использования энергетических и пищевых ресурсов местообитания. Сильное влияние на жизнь растений оказывает конкуренция за почвенную влагу (особенно четко выражена в областях с недостаточным увлажнением) и конкуренция за питательные вещества почвы, более заметная на бедных почвах. Примером конкуренции могут служить взаимоотношения лисохвоста лугового (Alopecurus pratensis) и тип-

чака (Festuca sulcata). Типчак может произрастать во влажной почве, однако в сообществе лисохвостного луга не растет из-за подавления теневыносливым и быстро растущим лисохвостом. В формировании типчакового или лисохвостного фитоценоза решающее значение имеет не влажность почвы, а конкурентные взаимоотношения типчака и лисохвоста. В более сухих местообитаниях типчак заглушает лисохвост, а на увлажненных лугах выходит победителем лисохвост.

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

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

### 9.4. Антропогенные факторы

Действие человека как экологического фактора в природе огромно и чрезвычайно многообразно. В настоящее время ни один из экологических факторов не оказывает столь существенного и всеобщего, т. е. планетарного влияния, как человек, хотя это наиболее молодой фактор из всех действующих на природу. Влияние антропогенного фактора постепенно усиливалось, начиная от эпохи собирательства (где оно мало чем отличалось от влияния животных) до наших дней, эпохи научно-технического прогресса и демографического взрыва. В процессе своей деятельности человек создал большое количество самых разнообразных видов животных и растений, существенным образом преобразовывал естественные природные комплексы. На значительных территориях создал особые, нередко практически оптимальные условия жизни многим видам. Создавая огромное разнообразие сортов и видов растений и животных, человек способствовал появлению у них новых свойств и качеств, обеспечивающих им выживание в неблагоприятных условиях, как в борьбе за существование с другими видами, так и невосприимчивости к воздействию патогенных организмов. Изменения, производимые человеком в природной среде, создают для одних видов благоприятные условия для размножения и развития, для других — неблагоприятные. И как результат, между видами создаются но-

вые численные отношения, перестраиваются пищевые цепи, возникают приспособления, необходимые для существования организмов в измененной среде.

Однако, в конце XX — начале XXI столетия создали критическую ситуацию следующие негативные тенденции:

1. Потребление ресурсов Земли настолько превысило темпы их естественного воспроизводства, что истощение природных богатств стало оказывать заметное влияние на их использование, на национальную и мировую экономику, привело к необратимому обеднению литосферы и биосферы.

2. Отходы, побочные продукты производства и быта загрязняют биосферу, вызывают деформации экологических систем, нарушают *глобальный круговорот веществ* и создают угрозу для здоровья человечества (рис. 9.30).

Антропогенные воздействия нарушают замкнутость круговорота веществ в экостстемах (рис. 9.31).

Часть вещества в агроценозах безвозвратно изымается из экосистемы. При высоких нормах внесения удобрений для отдельных элементов может наблюдаться явление, когда величина входа элементов питания в растения из почвы оказывается меньше величины поступления элементов питания в почву из разлагающихся растительных остатков и удобрений. С хозяйственно полезной продукцией в агроценозах отчуждается 50-60 % органического вещества от его количества, аккумулированного в продукции.

Таким образом, действия человека обогащают или обедняют сообщества. Влияние антропогенного фактора в природе может быть как *сознательным,* так и *случайным,* или *неосознанным.* Человек, распахивая целинные и залежные земли, создает сельскохозяйственные угодья (агроценозы), выводит высокопродуктивные и устойчивые к заболеваниям формы, расселяет одних и уничтожает других. Эти воздействия часто являются положительными, но нередко носят отрицательный характер, например, необдуманное расселение многих животных, растений, микроорганизмов, хищническое уничтожение целого ряда видов, загрязнение среды и др.

К случайным относятся воздействия, происходящие в природе под влиянием человеческой деятельности, но не были заранее предусмотрены и запланированы им, и таких примеров немало: распространение различных вредителей, паразитов, случайный

**Рисунок 9.30 — Пути нарушения деятельностью человека устойчивого уровня эксплуатации ресурсов естественной биоты (по Б. Небелу, 1993)**

завоз различных организмов с грузом, непредвиденные последствия, вызванные сознательными действиями в природе, например, нежелательные явления, вызванные осушением болот, постройкой плотин, распашкой целины и др.

Человек может оказывать на животных и растительный покров Земли как *прямое влияние,* так и *косвенное.* Разнообразие современных форм воздействия человека на растительность представлено в таблице 9.3.

Если к вышеуказанному добавить воздействие человека на животных: промысел, их акклиматизацию и реакклиматизацию, многообразные формы растениеводческой и животноводческой

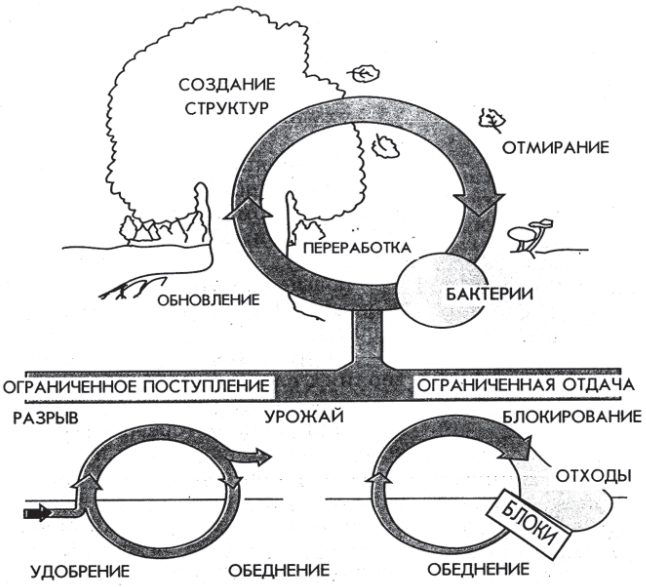



**Рисунок 9.31 — Круговороты питательных веществ в естественной и аграрной экосистемах (по А. Тарабрину, 1981)**

деятельности, мероприятия по защите растений, охране редких и экзотических видов и т. д., то только одно перечисление этих воздействий на природу показывает грандиозность антропогенного фактора.

Изменения происходят не только в крупных масштабах, но и на примере отдельных видов. Так, на освоенных землях, на посевах злаковых культур стали в больших количествах размножаться пшеничный трипс, злаковые тли, некоторые виды клопов (например, вредная черепашка), различные виды стеблевых блошек, толстоножка и другие (рис. 9.37).

Многие из этих видов стали доминирующими, а ранее существовавшие здесь виды исчезли или были оттеснены в крайние условия. Изменения коснулись не только растительного и животного мира, но и микрофлоры и микрофауны, изменились многие звенья в цепях питания.

Деятельность человека вызывает целый ряд приспособительных реакций и со стороны организмов. Появление сорняков, придорожных растений, амбарных вредителей и других подобных им

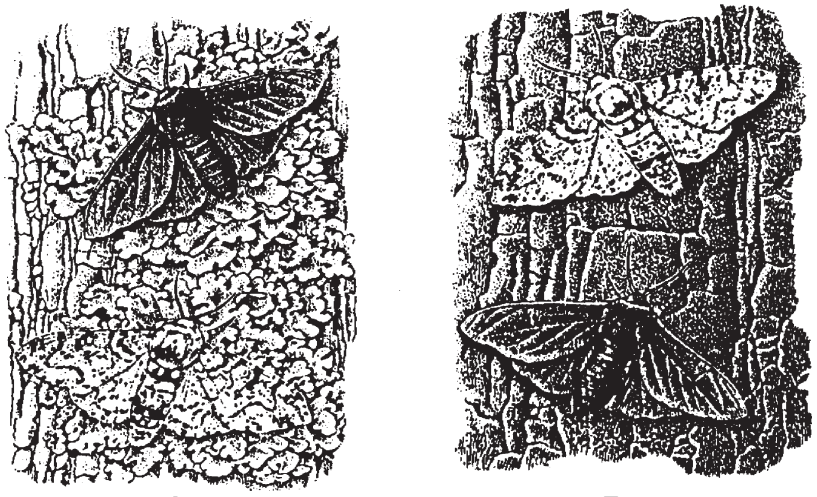
**Таблица 9.3 — Основные формы влияния человека на растения и растительный покров (по А. Г. Воронову, 1973)**

| Изменение ареалов растений | Непосредственное воздействие человека на растительный покров | Создание новых местообитаний, не свойственных ненарушенной природе | Создание культурных фитоценозов | Охрана растительного покрова |
|---|---|---|---|---|
| Завоз растений | Распашка | Создание рудеральных местообитаний | Создание культурных фитоценозов | Охрана растительного покрова |
| Сокращение ареалов и уничтожение растений | Осушение<br>Вырубка лесов<br>Орошение и обводнение<br>Выжигание<br>Выпас диких животных<br>Выкашивание<br>Действие дымов и других вредных примесей в воздухе | Создание отвалов и других промышленных выбросов | | |

является следствием приспособления организмов к человеческой деятельности в природе. Появились организмы, частично или полностью утратившие связь со свободной природой, например, амбарный долгоносик (Calandra granaria L.), мучные жуки из рода (Tribolium) и другие. Многие местные виды приспосабливаются не только к жизни в условиях агроценозов, но вырабатывают особые приспособительные черты строения, приобретают ритмы развития, которые соответствуют условиям жизни на обрабатываемых территориях, способные выдерживать уборку урожая, различные агротехнические мероприятия (систему обработки почв, севообороты), химические средства борьбы с вредителями. Одним из наиболее ярких примеров приспособления к результатам человеческой деятельности является так называемый индустриальный механизм, порожденный промышленной революцией. Так, до 1850 года в Англии были известны только светлые бабочки березовой пяденицы (рис. 9.32А), окрашенные под цвет лишай-

ников, покрывающих стволы деревьев. После того, как светлые лишайники основательно прокоптились фабричным дымом, светлая пяденица стала все более вытесняться темной, менее заметной и поэтому лучше укрывающейся от глаз хищников на потемневших стволах деревьев (рис. 9.32Б). Всего за несколько десятилетий темная форма пяденицы полностью вытеснила светлую везде, за исключением сельских местностей.

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



А Б

**Рисунок 9.32 — Маскировка бабочки березовой пяденицы (по П. Фарбу, 1971)**

далеких от «привычных» кормовых объектов, встречающихся им в условиях леса.

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

### Задания к практическим занятиям

**Задание 9.1.** Изучить основные типы экологических взаимодействий.

*Материалы и оборудование:* 1. коллекции; 2. плакаты; 3. линейки; 4. цветные карандаши; 5. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Используя коллекцию живых организмов, плакаты, рисунок 9.33, рассмотреть основные типы экологических взаимодействий, дать им характеристику.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 9.2.** Изучить конкурентные взаимоотношения между организмами на примере обилия разных групп простейших в сенном настое (по Н.М. Черновой, 1986 с изменениями).

*Материалы и оборудование:* 1. стаканы с сенным настоем разных сроков экспозиции; 2. микроскопы; 3. предметные и покровные стекла; 4. пипетки; 5. пустые химические стаканы; 6. дистиллированная вода; 7. линейки; 8. цветные карандаши; 9. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Сенной настой приготавливают кипячением в течение 10—15 мин порции сухих трав (лучше брать сено с участием бобовых и разнотравья) в воде, после чего жидкость охлаждают, наливают в колбы или химические стаканы и выдерживают 2—3 дня до образования на поверхности бактериальной пленки. Затем настой заражают малым объемом воды 1—2 мл, взятой из естественного водоема (лучше стоячего) или из аквариума, для инокуляции обитающими в воде простейшими. Для занятия готовят серию стаканов с сенным настоем разных сроков экспозиции: за 2, 3, 5, 7, 14, 30 и 60 дней.

Отбирают пипеткой по капле жидкости из стаканов на предметные стекла. Накрывают покровными стеклами в порядке увеличения экспозиции настоя. Просматривая под малым увеличени-

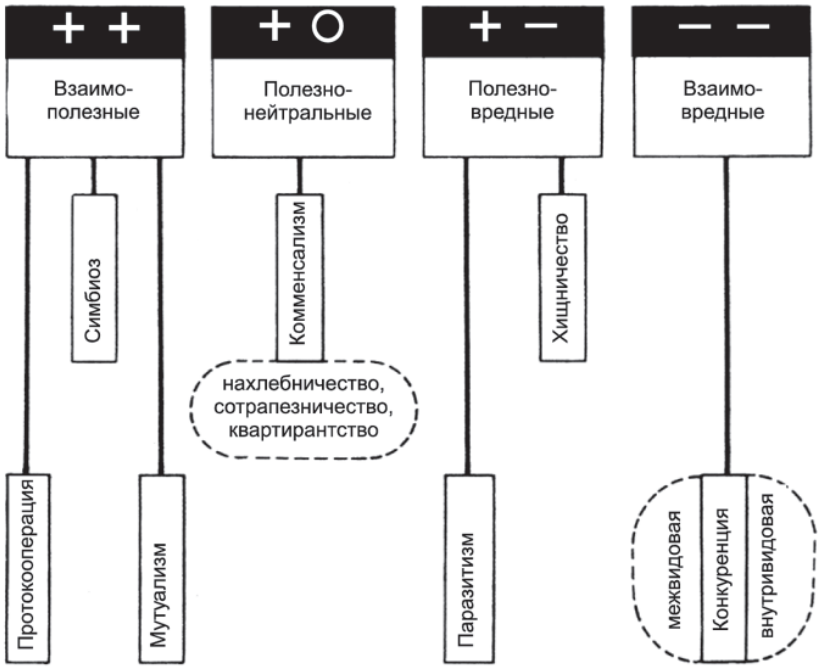



**Рисунок 9.33 — Основные типы экологических взаимодействий**

ем микроскопа, обнаруживают отличия в заселенности капель из разных стаканов. Продолжают просмотр под большим увеличением, определяют, используя вспомогательные таблицы, массовые формы простейших. Оценивают обилие каждой формы простейших и мелких многоклеточных, сравнив численность этой формы в разных каплях, и выражают ее в баллах, для чего используют относительную шкалу: очень много – 5, много – 4, средне – 3, мало – 2, очень мало – 1. Заполняют в рабочей тетради таблицу 9.4.

Составляют схематический график смены доминирующих форм простейших. Сравнивают с графиком, полученным Г.Ф. Гаузе (рис. 9.34).

Через некоторое время в живых остаются особи только одного вида, выжившие в борьбе за пищу, так как его популяция быстрее росла и размножалась.

Победителем в конкурентной борьбе оказывается тот вид, который в данной экологической обстановке имеет хотя бы небольшие преимущества перед другим, а следовательно, и большую приспособленность к условиям окружающей среды.

**Задание 9.3.** Изучить симбиоз как форму экологических отношений.

*Материалы и оборудование:* 1. коллекция и плакаты симбиоза животные-бактерии, растения-насекомые, насекомые-насекомые; 2. гербарный материал бобовых растений с клубеньками – клевер красный, фасоль, соя, люпин; 3. линейки; 4. цветные карандаши; 5. рабочая тетрадь.

**Таблица 9.4 — Обилие разных групп простейших в сенном настое**

| Группа | Баллы по экспозициям | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 3 | 5 | 7 | 14 | 30 | 60 |
| | | | | | | | |

*Выполнение задания.* Пользуясь коллекциями, гербарным материалом, плакатами и схемой симбиотических взаимоотношений, изучают различные формы симбиоза (рис. 9.35).

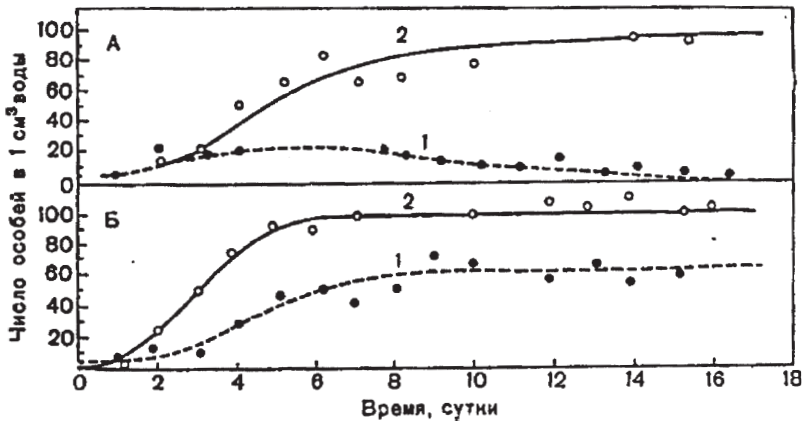



**Рисунок 9.34 — Рост численности инфузорий (по Г. Ф. Гаузе из Н. М. Черновой, А. М. Быловой, 1988)**
*Paramecium candatum (1) и P. aurelia (2) А — в смешанной культуре, Б — в раздельных*

Рассматривают гербарный материал бобовых растений с клубеньковыми бактериями (рис. 9.36).

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 9.4.** Изучить антропогенные факторы на примере насекомых, ставшими опасными вредителями сельскохозяйственных культур.

*Материалы и оборудование:* 1. коллекция и плакаты опасных вредителей сельскохозяйственных культур: шведская муха, озимая совка, гессенский комарик, луговой мотылек, жук-кузька, клоп вредная черепашка, хлебный пилильщик, злаковая тля; 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь коллекцией, плакатами, изучают виды насекомых, ставших опасными вредителями сельскохозяйственных культур (рис. 9.37).

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Рисунок 9.35 — Схема симбиотических взаимоотношений (по Т.А. Козловой, Т.С. Суховой, В.И. Сивоглазову, 1996)**

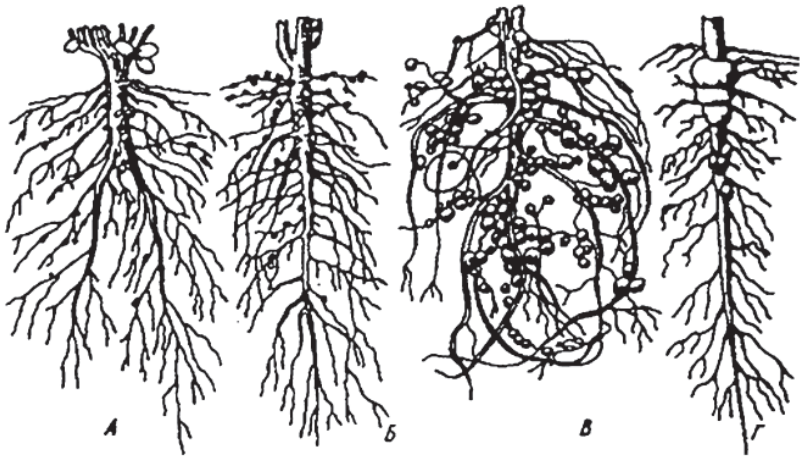



**Рисунок 9.36 — Клубеньки на корнях бобовых растений (по А. П. Шенникову, 1950):**

*А — клевера красного, Б — фасоли, В — сои, Г — люпина*

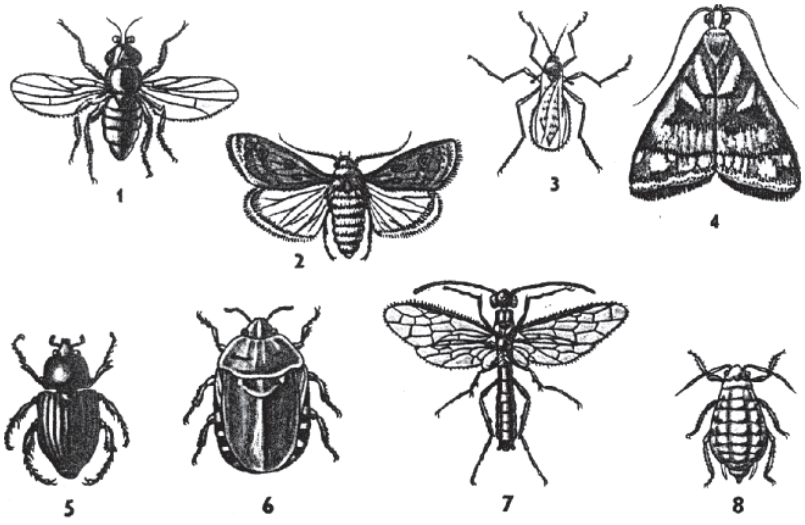



**Рисунок 9.37 — Виды насекомых, ставшие опасными вредителями сельского хозяйства:**

*1 — шведская муха; 2 — озимая совка; 3 — гессенский комарик; 4 — луговой мотылек; 5 — жук-кузька; 6 — клоп вредная черепашка; 7 — хлебный пилильщик; 8 — злаковая тля*

**Контрольные вопросы**

1. Дайте характеристику биотическим факторам.
2. Дайте определение *коакциям* по Клементсу и Шелфорду.
3. Каковы взаимодействия между особями одного вида?
4. Каковы взаимодействия между особями разных видов?
5. Какова роль зоогенных факторов в жизнедеятельности организмов?
6. Назовите основные формы взаимоотношений между растениями.
7. Что такое аллелопатия?
8. Назовите причины усиления отрицательного воздействия на природу антропогенного фактора.
9. Назовите основные формы влияния человека на растения и растительный покров.

# 10. БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ

Одно из фундаментальных свойств живой природы — это цикличность большинства происходящих в ней процессов. Между движением небесных тел и живыми организмами на Земле существует связь.

Живые организмы обладают различными механизмами, точно определяющими положение Солнца, реагирующими на ритм приливов, фазы Луны и движение нашей планеты. Они растут и размножаются в ритме, который приурочен к продолжительности дня и смене времени года, обусловленном в свою очередь движением Земли вокруг Солнца. Совпадение фаз жизненного цикла с временем года, к условиям которого они приспособлены, имеет решающее значение для существования вида. В процессе исторического развития циклические явления, происходящие в природе, были восприняты и усвоены живой материей, и у организмов выработалось свойство периодически изменять свое физиологическое состояние.

Равномерное чередование во времени каких-либо состояний организма называется *биологическим ритмом.*

Различают внешние (экзогенные), имеющие географическую природу и следующие за циклическими изменениями во внешней среде, и внутренние (эндогенные), или физиологические, ритмы организма.

## 10.1. Внешние ритмы

Внешние ритмы имеют географическую природу, связаны с вращением Земли относительно Солнца и Луны относительно Земли (рис. 10.1).

Множество экологических факторов на нашей планете, в первую очередь световой режим, температура, давление и влажность воздуха, атмосферное электромагнитное поле, морские приливы и отливы и др. под влиянием этого вращения закономерно изменяются. На живые организмы воздействуют и такие космические ритмы, как периодические изменения солнечной активности. Для Солнца характерен 11-летний и целый ряд других циклов. Существенное влияние оказывают на климат нашей планеты изменения солнечной радиации. Помимо циклического воздействия абиотических факторов внешними ритмами для любого организма

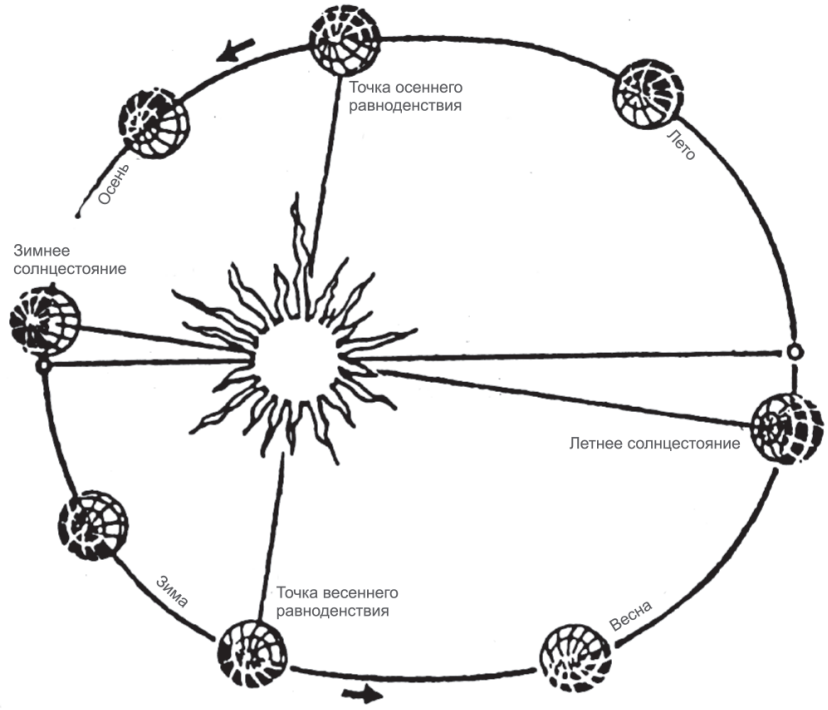



**Рисунок 10.1— Путь Земли вокруг Солнца**

являются и закономерные изменения активности, а также поведение других живых существ.

### 10.2. Внутренние, физиологические ритмы

Внутренние, физиологические ритмы возникли исторически. Ни один физиологический процесс в организме не осуществляется непрерывно. Обнаружена ритмичность в процессах синтеза ДНК и РНК в клетках, в синтезе белков, в работе ферментов, деятельности митохондрий. Деление клеток, сокращение мышц, работа желез внутренней секреции, биение сердца, дыхание, возбудимость нервной системы, т. е. работа всех клеток, органов и тканей организма подчиняется определенному ритму. Каждая система имеет свой собственный период. Действиями факторов внеш-

ней среды изменить этот период можно лишь в узких пределах, а для некоторых процессов практически невозможно. Данную ритмику называют *эндогенной.*

Внутренние ритмы организма соподчинены, интегрированы в целостную систему и выступают в конечном итоге в виде общей периодичности поведения организма. Организм как бы отсчитывает время, ритмически осуществляя свои физиологические функции. Как для внешних, так и для внутренних ритмов наступление очередной фазы прежде всего зависит от времени. Отсюда время выступает как один из важнейших экологических факторов, на который должны реагировать живые организмы, приспосабливаясь к внешним циклическим изменениям природы.

Изменения в жизнедеятельности организмов нередко совпадают по периоду с внешними, географическими циклами. Среди них такие, как адаптивные биологические ритмы — суточные, приливно-отливные, равные лунному месяцу, сезонные, годовые, многолетние (рис. 10.2).

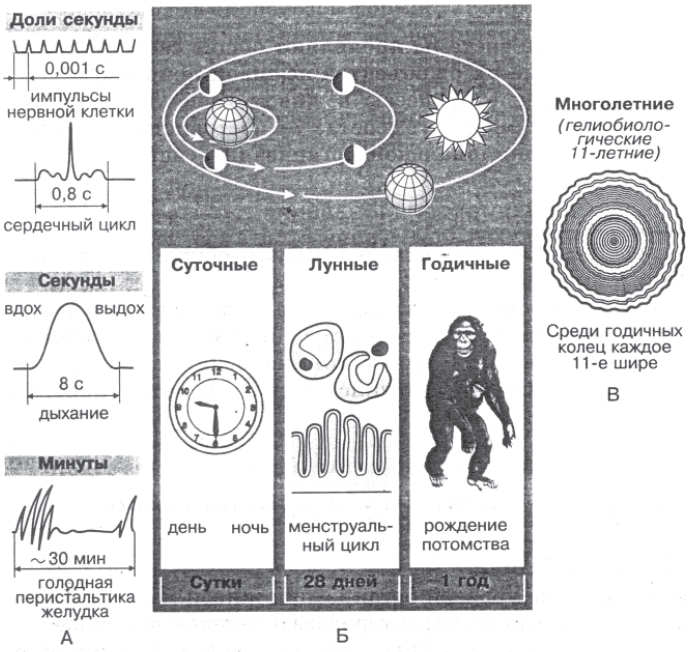



**Рисунок 10.2 — Ритмичность в живой природе:**
*А — амплитуда колебаний биологических ритмов, Б — суточные, месячные и годовые ритмы, В — многолетние ритмы*

Самые важные биологические функции организма (питание, рост, размножение и т. д.) благодаря им совпадают с наиболее благоприятным для этого временем суток и года.

**Суточный ритм.** Дважды в сутки, на рассвете и на закате, активность животных и растений на нашей планете меняется так сильно, что приводит нередко к практически полной, образно выражаясь, смене «действующих лиц». Это так называемый суточный ритм, обусловленный периодическим изменением освещенности из-за вращения Земли вокруг своей оси. В зеленых растениях фотосинтез идет только в светлое (дневное) время суток. У растений нередко открывание и закрывание цветков, поднятие и опускание листьев, максимальная интенсивность дыхания, скорость роста колеоптиля и др. приурочены к определенному времени суток (рис. 10.3).

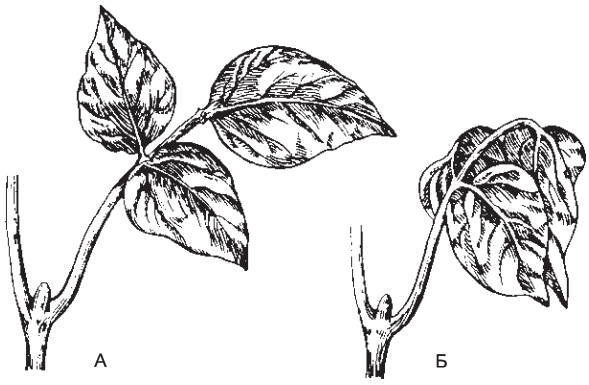



**Рисунок 10.3 — Суточные движения листьев фасоли (по Т. К. Горышиной, 1979)**

*Примечание: А — лист днем; Б — ночью*

Некоторые виды животных активны лишь при солнечном свете, напротив, другие его избегают. Различия между дневным и ночным образом жизни — явление сложное и связано оно с разнообразными физиологическими и поведенческими адаптациями, которые выработаны в процессе эволюции. Млекопитающие обычно более активны ночью, но существуют и исключения, например, человек. Зрение человека, так же, как и человекообразных обезьян, приспособлено к дневному свету. Свыше 100 физиологических фун-

кций, затронутых суточной периодичностью, отмечено у человека: сон и бодрствование, изменение температуры тела, ритма сердечных сокращений, глубины и частоты дыхания, объема и химического состава мочи, потоотделения, мышечной и умственной работоспособности и т. д. Таким образом, большинство животных включают в себя две группы видов — *дневную* и *ночную,* — практически не встречающихся друг с другом (рис. 10.4).

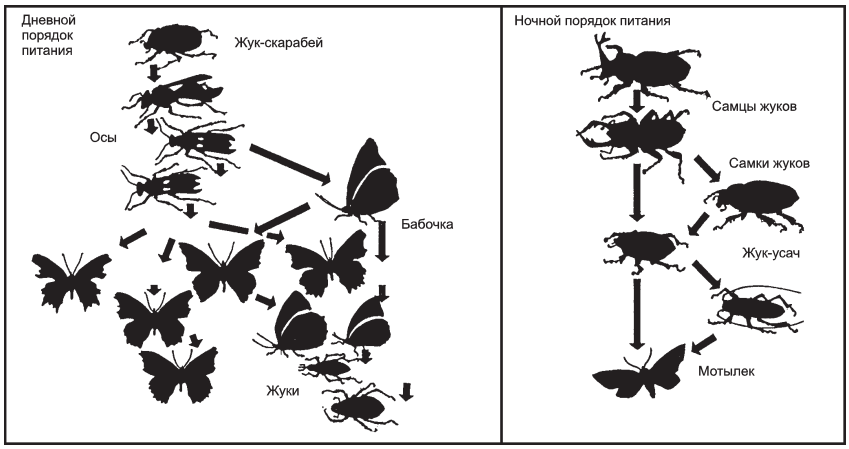



**Рисунок 10.4 — Дневной и ночной порядок питания у животных**

Дневные животные (большая часть птиц, насекомых и ящериц) на закате солнца отправляются спать, а мир заполняют ночные животные (ежи, летучие мыши, совы, большинство кошачьих, травяные лягушки, тараканы и др.). Имеются виды животных с приблизительно одинаковой активностью как днем, так и ночью, с чередованием коротких периодов покоя и бодрствования. Такой ритм называют *полифазным* (ряд хищников, многие землеройки и т. д.).

Суточный ритм четко прослеживается в жизни обитателей крупных водных систем — океанов, морей, больших озер. Зоопланктон ежедневно совершает вертикальные миграции, поднимаясь к поверхности на ночь и опускаясь днем (рис. 10.5).

Вслед за зоопланктоном вверх-вниз перемещаются питающиеся им более крупные животные, а за ними — еще более крупные

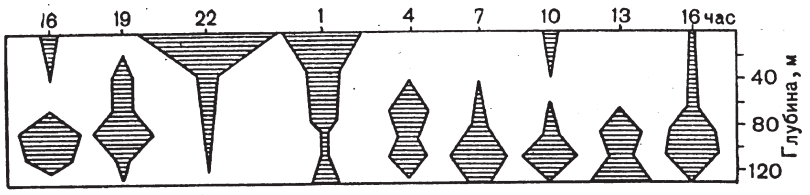



**Рисунок 10.5 — Ежедневные вертикальные миграции самок веслоногого рачка Calanus finmarchicus (по Р. Дажо, 1975)**

хищники. Считается, что вертикальные перемещения планктонных организмов происходят под влиянием многих факторов: освещенности, температуры, солености воды, гравитации, наконец, просто голода. Однако первичным все же является, по мнению большинства ученых, освещенность, так как ее изменение может вызывать изменение реакции животных на гравитацию.

У многих животных суточная периодичность не сопровождается существенными отклонениями физиологических функций, а проявляется в основном изменениями двигательной активности, например, у грызунов. Наиболее четко физиологические сдвиги в течение суток можно проследить у летучих мышей. В период дневного покоя летом многие из летучих мышей ведут себя, как пойкилотермные животные. Температура их тела в это время практически совпадает с температурой среды. Пульс, дыхание, возбудимость органов чувств резко понижены. Для взлета потревоженная летучая мышь долго разогревается за счет химической теплопродукции. Вечером и ночью — это типичные гомойотермные млекопитающие с высокой температурой тела, активными и точными движениями, быстрой реакцией на добычу и врагов.

Периоды активности у одних видов живых организмов приурочены к строго определенному времени суток, у других могут сдвигаться в зависимости от обстановки. Например, активность жуков-чернотелок или пустынных мокриц сдвигается .на разное время суток в зависимости от температуры и влажности на поверхности почвы. Из норок они выходят рано утром и вечером (двухфазный цикл), или только ночью (однофазный цикл), или в течение всего дня. Другой пример. Открывание цветков шафрана зависит от температуры, соцветий одуванчика от освещенности: в пасмурный день корзинки не раскрываются. Эндогенные суточные ритмы от экзогенных можно отличить экспериментальным

путем. При полном постоянстве внешних условий (температура, освещенность, влажность и др.) у многих видов продолжают сохраняться длительное время циклы, близкие по периоду к суточному. Так, у дрозофил такой эндогенный ритм отмечается в течение десятков поколений. Следовательно, живые организмы приспосабливались воспринимать колебания внешней среды и соответственно им настраивали свои физиологические процессы. Это происходило в основном под влиянием трех факторов — вращение Земли по отношению к Солнцу, Луне и звездам. Эти факторы, накладываясь друг на друга, воспринимались живыми организмами как ритмика, близкая, но не точно соответствующая 24-часовому периоду. Это и явилось одной из причин некоторого отклонения эндогенных биологических ритмов от точного суточного периода. Данные эндогенные ритмы получили название *циркадных* (от лат. circa — около и dies — день, сутки), т. е. приближающимися к суточному ритму.

У разных видов и даже у разных особей одного вида циркадные ритмы, как правило, различаются по продолжительности, но под влиянием правильного чередования света и темноты могут стать равными 24 часам. Так, если летяг (Pebromys volans) содержать в абсолютной темноте беспрерывно, то все они просыпаются и ведут активный образ жизни вначале одновременно, но вскоре — в разное время, и при этом каждая особь сохраняет свой ритм. При восстановлении правильного чередования дня и ночи периоды сна и бодрствования летяг снова становятся синхронными. Отсюда вывод, что внешний раздражитель (смена дня и ночи) регулируют врожденные циркадные ритмы, приближая их к 24-часовому периоду.

Стереотип поведения, обусловленный циркадным ритмом, облегчает существование организмов при суточных изменениях среды. Вместе с тем при расселении растений и животных, попадании их в географические условия с другой ритмикой дня и ночи прочный стереотип может быть неблагоприятным. Расселительные возможности тех или иных видов живых организмов нередко ограничены глубоким закреплением их циркадных ритмов.

Кроме Земли и Солнца, есть еще одно небесное тело, движение которого заметно сказывается на живых организмах нашей планеты, — это Луна. У самых различных народов существуют приметы, говорящие о влиянии Луны на урожайность сельскохо-

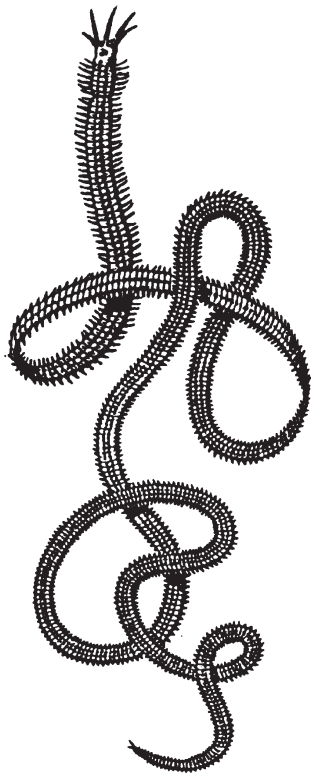


**Рисунок 10.6 — Многощетинковый червь палоло (Eunice viridis) (по П. Фарбу, 1971)**

зяйственных культур, естественных лугов и пастбищ, поведение человека и животных. *Периодичность, равная лунному месяцу,* в качестве эндогенного ритма выявлена как у наземных, так и водных организмов. В приуроченности к определенным фазам Луны периодичность проявляется в роении ряда комаров-хирономид и поденок, размножении японских морских лилий и многощетинковых червей *палоло* (Eunice viridis). Так, в необычном процессе размножения морских многощетинковых червей палоло, которые обитают в коралловых рифах Тихого океана, роль часов играют фазы Луны. Половые клетки червей созревают раз в год примерно в одно и то же время — в определенный час определенного дня, когда Луна находится в последней четверти. Задняя часть тела червя (рис. 10.6), набитая половыми клетками, отрывается и всплывает на поверхность. Яйца и сперма выходят наружу, и происходит оплодотворение. Верхняя половина тела, оставшаяся в норе кораллового рифа, к следующему году снова наращивает нижнюю половину с половыми клетками.

Периоды размножения коралловых полипов практически совпадают во всех частях Мирового океана и связаны с фазами Луны.

Периодическое изменение интенсивности лунного света в течение месяца влияет на размножение и других животных. Начало двухмесячной беременности гигантских лесных крыс Малайзии обычно приходится на полнолуние. Не исключено, что яркий лунный свет стимулирует зачатие у этих ночных животных.

Дождевые черви в своей жизни также следуют положениям Луны на небе. Активность и состояние червя разбиты на четыре ритма: один соответствует солнечным суткам (24 часа), другой — лунным суткам (24,8 часа), третий — лунному месяцу (29,5 дня), четвертый — половине лунного месяца (14,76 дня). Примерно за три часа до захода Луны за горизонт у червя наступает самый активный период. Особенно энергично он прокладывает свои подземные ходы в часы полнолуния и новолуния.

У пчел, жизнь которых привязана к Солнцу и его движению по небосводу, одно из важнейших событий в жизни роя связано с фазами Луны. Так, пчелы, обитающие на юго-востоке Европы, сильнее всего роятся в полнолуние при условии, что леток смотрит на север.

Периодичность, равная лунному месяцу, выявлена у ряда животных в реакции на свет, на слабые магнитные поля, в скорости ориентации. Высказывается мнение, что на полнолуние приходятся периоды максимальной эмоциональной приподнятости у людей; 28-дневный менструальный цикл женщин, возможно, унаследован от предков млекопитающих, у которых синхронно со сменой фаз Луны менялась и температура тела.

Серьезными могут быть последствия полнолуния для людей, страдающих болезнями сердца. Профессором Ф. Зессе (Швейцария) установлено, что в полнолуние инфаркты случаются чаще, чем в иные периоды.

**Приливно-отливные ритмы.** Влияние Луны прежде всего сказывается на жизни водных организмов морей и океанов нашей планеты, связано с приливами, которые обязаны своим существованием совместному притяжению Луны и Солнца. Движение Луны вокруг Земли приводит к тому, что существует не только суточная ритмика приливов, но и месячная. Максимальной высоты приливы достигают примерно раз в 14 дней, когда Солнце и Луна находятся на одной прямой с Землей и оказывают максимальное воздействие на воды океанов. Сильнее всего ритмика приливов сказывается на организмах, обитающих в прибрежных водах. Чередование приливов и отливов для живых организмов здесь важнее, чем смена дня и ночи, обусловленная вращением Земли и наклонным положением земной оси. Этой сложной ритмике приливов и отливов подчинена жизнь организмов, обитающих в первую очередь в прибрежной зоне. Так, физиология

рыбки-грунина, обитающей у побережья Калифорнии, такова, что в самые высокие ночные приливы они выбрасываются на берег. Самки, зарыв хвост в песок, откладывают икру, затем самцы оплодотворяют ее, после чего рыбы возвращаются в море. С отступлением воды оплодотворенная икра проходит все стадии развития. Выход мальков происходит через полмесяца и приурочен к следующему высокому приливу.

На суше отливы и приливы проявляют себя на уровне почвенной влаги. Когда Луна проходит через небосвод, на материках – в грунте, в скалах – так же, как в океанах, проходит приливная волна. Она невысока – всего до полуметра. Люди не чувствуют, что под ними целый континент «вздувается и опадает». Деревья же «измеряют» это, изменяя свой диаметр. Изменения размеров ствола происходят циклически: два раза в месяц они принимают максимальное значение и два раза – минимальное. Такие колебания исследователи объясняют тем, что в клетки растения поступает то больше соков, то меньше – своеобразный отголосок приливов и отливов.

Установлено существование связи между взаимным положением Земли и Луны и атмосферными осадками. Известно, что Луна занимает крайние северное и южное положение относительно земного экватора раз в 18,6 лет. Р. Карри (Центр космических полетов имени Годдарда Национального управления по аэронавтике и исследованию космического пространства США) на основании изучения архивов метеорологических данных выявил определенную цикличность в количестве выпадаемых осадков для «подветренной» стороны скалистых гор в Северной Америке, имеющую период 18,6 лет.

Французский астроном Ж. Ласкар пришел к выводу – притяжение Луны стабилизирует климат нашей планеты. Одним только своим присутствием по соседству с Землей Луна ограничивает колебание оси земного шара относительно плоскости эклиптики. В настоящее время ось наклонена к этой плоскости на 23 градуса. Наклон оси, как известно, определяет смену времен года, то есть количество солнечной энергии, приходящей на те или иные широты в Северном и Южном полушариях.

**Сезонная периодичность** относится к числу наиболее общих явлений в живой природе. Непрекращающаяся смена времени года, обусловленная вращением Земли вокруг Солнца, всегда восхищает и поражает человека (рис. 10.1, 10.2).

Весной все живое пробуждается от глубокого сна по мере того, как тают снега и ярче светит солнце. Лопаются почки и распускается молодая листва, молодые зверята выползают из нор, в воздухе снуют насекомые и вернувшиеся с юга птицы. Смена времен года наиболее заметно протекает в зонах умеренного климата и северных широтах, где контрастность метеорологических условий разных сезонов года весьма значительна. Периодичность в жизни животных и растений является результатом приспособления их к годичному изменению метеорологических условий. Она проявляется в выработке определенного ежегодного ритма в их жизнедеятельности, согласованного с метеорологическим ритмом (рис. 10. 7). Потребность в пониженных температурах в осенний период и в тепле в период вегетации означает, что для растений умеренных широт имеет значение не только общий уровень тепла, но и определенное распределение его во времени. Так, если растениям дать одинаковое количество тепла, но по-разному распределенного: одному теплое лето и холодную зиму, а другому соответствующую постоянную среднюю температуру, то нормальное развитие будет только в первом случае, хотя общая сумма тепла в обоих вариантах одинакова (рис. 10.8).

Потребность растений умеренных широт в чередовании в течение года холодных и теплых периодов получила название *сезонного термопериодизма.*

Нередко решающим фактором сезонной периодичности является увеличение продолжительности дня. Продолжительность дня меняется на протяжении всего года: дольше всего солнце светит в день летнего солнцестояния в июне, меньше всего — в день зимнего солнцестояния в декабре.

У многих живых организмов имеются специальные физиологические механизмы, реагирующие на продолжительность дня и в соответствии с этим изменяющие их образ действий. Например, пока продолжительность дня составляет 8 часов, куколка бабочки-сатурний спокойно спит, так как на дворе еще зима, но как только день становится длиннее, особые нервные клетки в мозге куколки начинают выделять специальный гормон, вызывающий ее пробуждение.

Сезонные изменения мехового покрова некоторых млекопитающих также определяются относительной продолжительностью дня и ночи, мало или не зависят от температуры. Так, посте-

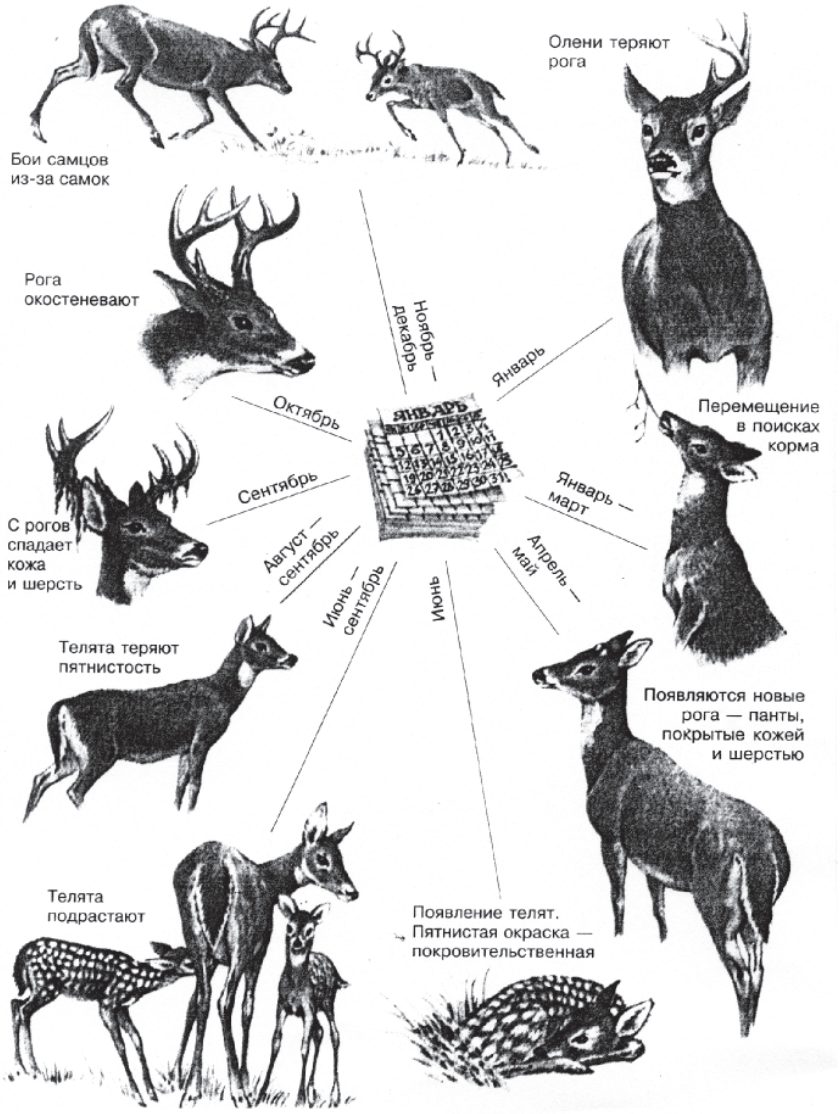



**Рисунок 10.7 — Годовой цикл жизни оленей (из Н.М. Черновой и др., 1999)**

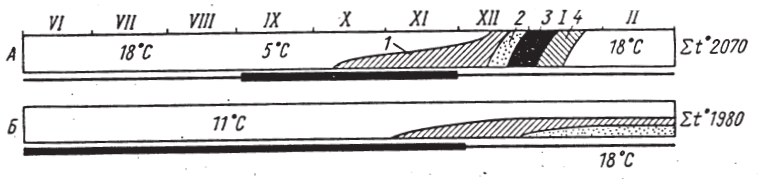



**Рисунок 10.8 — Сезонный термопериодизм на примере пролески Scilla sibirica (по Т. К. Горышиной, 1979)**

*А — нормальная сезонная смена температур: теплое лето и холодная осень; Б — постоянная средняя температура. Фенофазы: 1 — прорастание, бутонизация, 3 — цветение и плодоношение, 4 — отмирание. Жирные линии — периоды холода или средней температуры.*

пенно искусственно сокращая светлое время суток в вольере, ученые как бы имитировали осень и добивались того, что содержащиеся в неволе ласки и горностаи раньше времени меняли свой коричневый летний наряд на белый зимний. Это относится в полной мере и к зайцу-беляку, обитающему в лесной и лесостепной зонах России (рис. 10.9).

Общепринято считать, что существует четыре времени года (весна, лето, осень, зима). Экологи же, изучающие сообщества умеренного пояса, обычно выделяют шесть времен года, различающиеся по набору видов в сообществах: зима, ранняя весна, поздняя весна, раннее лето, позднее лето и осень. Общепринятого деления года на четыре сезона не придерживаются птицы: со-

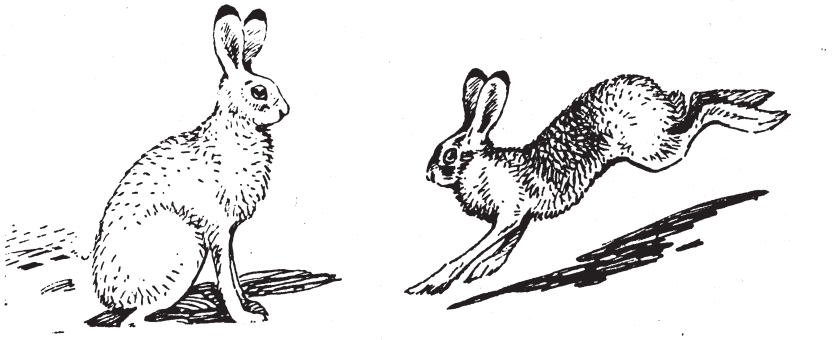


**Рисунок 10.9 — Заяц-беляк в летнем (справа) и зимнем (слева) мехе**

став сообщества птиц, куда входят как постоянные обитатели данной местности, так и птицы, проводящие здесь зиму или лето, все время меняется, при этом максимальной численности птицы достигают весной и осенью во время пролетов. В Арктике, по сути дела, существует два времени года: девятимесячная зима и три летних месяца, когда солнце не заходит за горизонт, почва оттаивает и в тундре просыпается жизнь. По мере продвижения от полюса к экватору смена времени года все меньше определяется температурой, а все больше и больше влажностью. В пустынях умеренного пояса лето — это период, когда жизнь замирает, и расцветает ранней весной и поздней осенью.

Смена времени года связана не только с периодами обилия или недостатка пищи, но и с ритмом размножения (рис. 10.7). У домашних животных (коров, лошадей, овец) и животных в естественной природной среде умеренного пояса потомство обычно появляется весной и подрастает в наиболее благоприятный период, когда больше всего растительной пищи. Поэтому может возникнуть мысль, что весной размножаются вообще все животные.

Однако размножение многих мелких млекопитающих (мышей, полевок, леммингов) часто не имеет строго сезонной приуроченности. В зависимости от количества и обилия кормов размножение может идти как весной, так и летом, и зимой.

В природе наблюдается кроме суточных и сезонных ритмов *многолетняя периодичность* биологических явлений. Она определяется изменениями погоды, закономерной ее сменой под влиянием солнечной активности и выражается чередованием урожайных и неурожайных лет, лет обилия или малочисленности популяций (рис. 10.10, 10.11).

Д. И. Маликов за 50 лет наблюдений отметил 5 крупных волн изменений поголовья скота или столько, сколько было солнечных циклов (рис. 10.12). Такая же связь проявляется в цикличности изменений удоев молока, годовом приросте мяса, шерсти у овец, а также в других показателях сельскохозяйственного производства.

Периодичность изменений свойств вируса гриппа связывают с солнечной активностью (рис. 10.13).

Согласно прогнозу, после относительно спокойного по гриппу периода начала 80-х годов XX столетия к концу XX- началу XXI в. ожидается резкое усиление интенсивности его распространения.

Пчела-мегахила помещает яйца и запасы в стаканчики, которые сооружены из мягких листьев различных кустарников (акации, сирени, шиповника и др.).

Каждый конкретный вид из-за сложности межвидовых взаимоотношений может преуспевать не везде, где складываются подходящие для него условия физической среды. Отмечают физиологический и синэкологический оптимумы в распространении вида.

*Физиологический оптимум* — благоприятное для вида сочетание всех видов абиотических факторов, при котором возможны наиболее быстрые темпы роста и размножения. *Синэкологический оптимум* — биотическое окружение, при котором вид испытывает наименьшее давление со стороны врагов и конкурентов, что позволяет успешно ему размножаться. Физиологический и синэкологический оптимумы далеко не всегда совпадают. Большинство листостебельных растений — амфитолерантные формы с широким оптимумом от слабокислых до слабощелочных значений pH и с диапазоном толерантности от 3,5 до 8,5 pH при выращивании в одновидовых посевах. В естественном же распространении некоторые из них ограничены относительно низкими пределами pH. В таком случае их синэкологический оптимум не совпадает с физиологическим оптимумом (рис. 14.18).

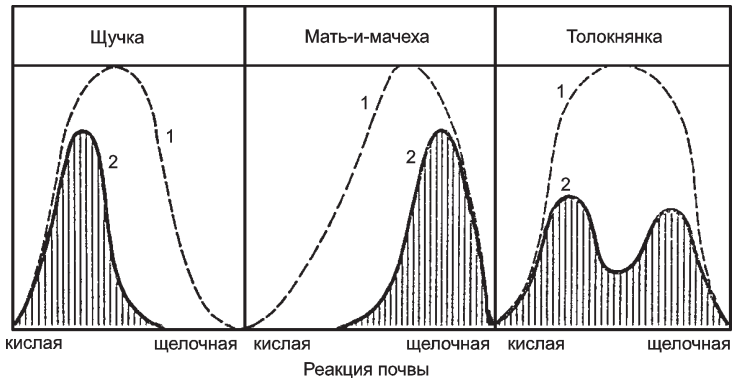



**Рисунок 14.18 — Влияние pH на рост различных растений при выращивании в одновидовых посевах и в условиях конкуренции (по В. Лархеру, 1978)**

*Примечание: кривые физиологического (1) и синэкологического (2) оптимумов*

В отличие от видов, которые могут выдерживать конкуренцию в пределах своего физиологического оптимума, некоторые виды оттесняются в места с меньшей интенсивностью конкуренции. Тогда они полностью используют границы своей толерантности по отношению pH почвы. В результате, например, такой амфитолерантный вид растения, как толокнянка, распространен в большинстве своем на кислых и щелочных почвах.

Другой пример несовпадения физиологического и синэкологического оптимумов — массовое размножение вредителя зерновых культур гессенской мухи, после особенно суровых зим, которые должны были бы неблагоприятно сказаться на численности данного насекомого. В нормальные по условиям годы гессенскую муху сильно истребляют несколько видов ее естественных врагов — паразитических перепончатокрылых наездников. Из-за слабой морозоустойчивости в суровые зимы враги гессенской мухи погибают практически полностью. Это дает возможность вредителю восстановить собственную численность, уменьшенную низкими температурами в зимний период, и беспрепятственно размножаться в угрожающем для урожая количестве.

Межвидовые связи, формирующие биоценоз, обусловливают закономерные соотношения в нем видов, их экологических особенностей, численности, распределения в пространстве или, по-другому можно сказать, создать определенную структуру биоценоза.

## 14.5. Экологические ниши

*Экологической нишей* называют положение вида, которое он занимает в общей системе биоценоза, комплекс его биоценотических связей и требований к абиотическим факторам среды.

Экологическая ниша отображает участие вида в биоценозе. При этом имеется в виду не территориальное его размещение, а функциональное проявление организма в сообществе. По выражению Ч. Элтона (1934), экологическая ниша— «это место в живом окружении, отношение вида к пище и к врагам». Концепция экологической ниши оказалась весьма плодотворной для понимания законов совместной жизни видов. Помимо Ч. Элтона над ее развитием работали многие экологи, среди них Д. Гриннелл, Г. Хатчинсон, Ю. Одум и др.

Существование вида в сообществе определяется сочетанием и действием многих факторов, но в определении принадлежности

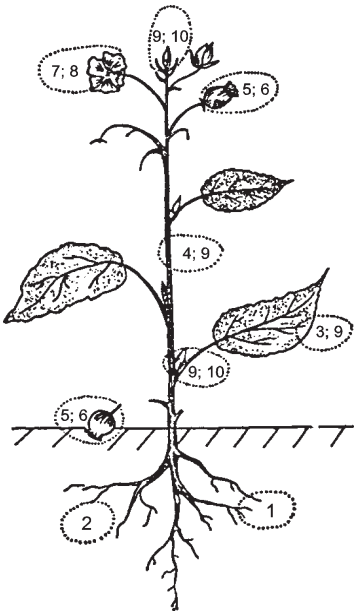



**Рисунок 14.19 — Размещение экологических ниш, приуроченных к растению (по И. Н. Пономаревой, 1975)**
*1 — корнееды, 2 — поедающие корневые выделения, 3 — листоеды, 4 — стволоеды, 5 — плодоеды, 6 — семяеды, 7 — цветкоеды, 8 — пыльцееды, 9 — сокоеды, 10 — почкоеды.*

организмов к той или иной нише исходит из характера питания этих организмов, из их способности добывать или поставлять пищу. Так, зеленое растение, принимая участие в сложении биоценоза, обеспечивает существование целому ряду экологических ниш. Это могут быть ниши, охватывающие организмы, питающиеся тканями корней или тканями листьев, цветками, плодами, выделениями корней и т. д. (рис. 14.19).

Каждая из этих ниш включает в себя разнородные по видовому составу группы организмов. Так, в экологическую группу корнеедов входят и нематоды, и личинки некоторых жуков (щелкуна, майского хруща), а в нишу сосущих соки растения — клопы, тли. Экологические ниши «стеблееды» или «стволоеды» охватывают большую группу животных, среди которых особенно многочисленны насекомые (древоточцы, древесинники, короеды, усачи и др.).

Следует отметить, что среди них имеются и такие, которые питаются только древесиной живых растений или только корой — те и другие принадлежат к разным экологическим нишам. Специализация видов в отношении пищевых ресурсов уменьшает конкуренцию, увеличивает стабильность структуры сообщества.

Существуют различные типы разделения ресурсов:

1. Специализация морфологии и поведения в соответствии с родом пищи, например, клюв у птиц может быть приспособлен для ловли насекомых, долбления отверстий, раскалывания орехов, разрывания мяса и др.

2. Вертикальное разделение, например, между обитателями полога и лесной подстилки.

3. Горизонтальное разделение, например, между обитателями различных микроместообитаний. Каждый из этих типов или их комбинация приводит к разделению организмов на группы, менее конкурирующих между собой, так как каждая из них занимает свою нишу. Например, существует разделение птиц на экологические группы, основанное на месте их питания: воздух, листва, ствол, почва. Дальнейшее подразделение этих групп в зависимости от основного типа пищи показано на рисунке 14.20.

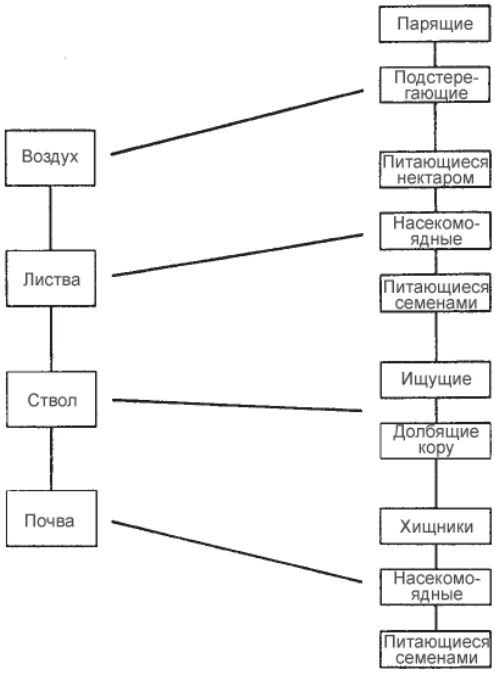



**Рисунок 14.20 — Разделение птиц на экологические группы, основанное на месте их питания: воздух, листва, ствол, земля (по Н.Грину и др., 1993)**

Специализация вида по питанию, использованию пространства, времени активности и другим условиям характеризуется как сужение его экологической ниши, а обратные процессы как его расширение. На сужение или расширение экологической ниши вида в сообществе большое влияние оказывают конкуренты. Сформулированное Г.Ф. Гаузе правило конкурентного исключения для близких по экологии видов может быть выражено таким образом, что два вида не уживаются в одной экологической нише. Выход из конкуренции достигается расхождением требований к среде, изменению образа жизни или, другими словами, является разграничением эколо-

гических ниш видов. В этом случае они приобретают способность сосуществовать в одном биоценозе. Так, в мангровых зарослях побережья Южной Флориды обитают самые разные цапли и нередко на одной и той же отмели кормятся рыбой до девяти разных видов. При этом они практически не мешают друг другу, так как в их поведении — в том, какие охотничьи участки они предпочитают и как ловят рыбу, — выработались приспособления, позволяющие им занимать различные ниши в пределах одной и той же отмели (табл. 14.1).

**Таблица 14.1 — Приспособленность разных видов цапель к поиску пищи**

| Вид цапли | Приспособленность |
|---|---|
| Зеленая кваква | пассивно поджидает рыбу |
| Луизианская цапля | делает резкие движения, взбалтывая воду и вспугивая затаившихся рыбок |
| Снежная цапля | в поисках добычи медленно передвигается с места на место |
| Красная цапля | взбаламучивает воду, чтобы вспугнуть рыбу, а затем широко распахивает крылья; рыбы принимают тень распахнутых крыльев за надежное убежище, устремляются к нему и попадают в рот цапле |
| Большая голубая цапля | охотится в местах, недоступных для ее более мелких и коротконогих сородичей |

Зеленая кваква пассивно поджидает рыбу, сидя на выступающих из воды корнях мангровых деревьев. Луизианская цапля делает резкие движения, взбалтывая воду и вспугивая затаившихся рыбок. Снежная цапля в поисках добычи медленно передвигается с места на место.

Наиболее утонченным способом лова пользуется красная цапля, которая сначала взбаламучивает воду, а затем широко раскрывает крылья, создавая тень. При этом, во-первых, она сама хорошо видит все происходящее в воде, а во-вторых, вспугнутые рыбы принимают тень за укрытие, устремляются к нему, попадая прямо в клюв врага. Размеры большой голубой цапли позволяют ей охотиться в местах, не доступных для ее более мелких и коротконогих сородичей.

Насекомоядные птицы в зимних лесах России, кормящиеся на деревьях, за счет разного характера поиска пищи также избегают конкуренции друг с другом. Поползни и пищухи собирают пищу на стволах. Поползни стремительно обследуют деревья, быстро схватывая насекомых, семена, оказавшиеся в крупных трещинах коры, а мелкие пищухи тщательно обшаривают на поверхности ствола малейшие щелки, в которые проникает их тонкий шиловидный клюв. В Европейской части России существуют близкие виды синиц, изоляция которых друг от друга обусловлена различиями в местообитаниях, местах кормежки и размерах добычи. Экологические различия отражаются и в ряде небольших деталей внешнего строения, в том числе в изменениях длины и толщины клюва (рис. 14.21).

Зимой в смешанных стайках большие синицы ведут широкий поиск пищи на деревьях, в кустах, на пнях, а часто и на снегу. Синицы-гаички обследуют большей частью крупные вет-

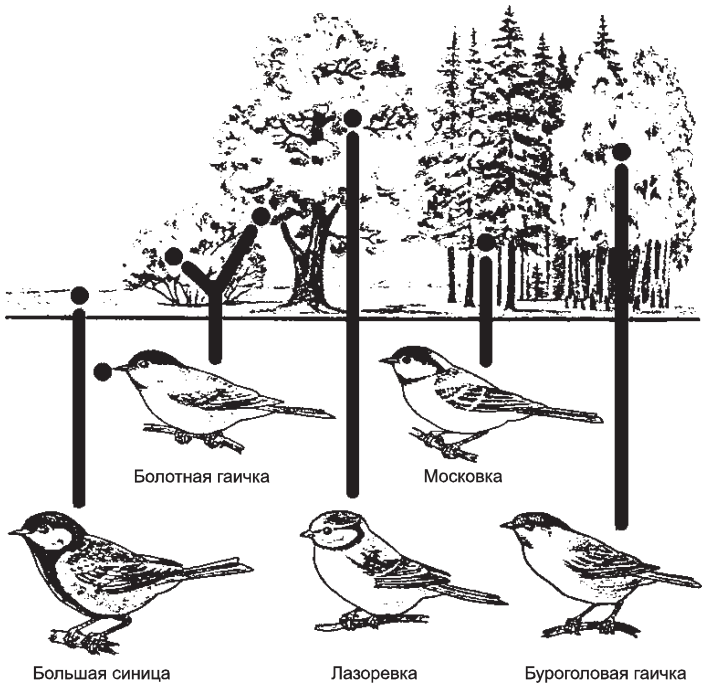



**Рисунок 14.21 — Пищевые угодья у различных видов синиц (по Е. А. Криксунову и др., 1995)**

ви. Длиннохвостые синицы ищут корм на концах ветвей, а мелкие корольки тщательно обследуют верхние части крон хвойных.

Многочисленные отряды животных, питающихся травой, имеют в своем составе степные биоценозы. Среди них много крупных и мелких млекопитающих, таких, как копытные (лошади, овцы, козы, сайгаки) и грызуны (суслики, сурки, мышевидные). Все они составляют одну большую функциональную группу биоценоза (экосистемы) — травоядных животных. Вместе с тем исследования показывают, что роль этих животных в потреблении растительной массы не одинакова, так как они используют в своем питании разные составные части травяного покрова. Так, крупные копытные (в настоящее время это домашние животные и сайгаки, а до освоения человеком степей — только дикие виды) лишь частично, выборочно выедают корм, главным образом, высокие наиболее питательные травы, откусывая их на значительной высоте (4-7 см) от поверхности почвы. Сурки, живущие здесь же, выбирают корм среди травостоя, изреженного и измененного копытными, поедая его, что было им недоступно. Сурки поселяются и кормятся только там, где нет высокотравья. Более мелкие животные — суслики — предпочитают собирать корм там, где еще сильнее нарушен травостой. Здесь они собирают то, что осталось от кормления копытных и сурков. Между этими тремя группами травоядных животных, образующих зооценоз, наблюдается разделение функций в использовании биомассы травянистого покрова. Отношения, сложившиеся между этими группами животных, не носят конкурентного характера. Все эти виды животных используют разные составные части растительного покрова, «доедая» то, что не является доступным другим травоядным (рис. 14.22).

Разнокачественное участие в поедании травостоя или размещение организмов по разным экологическим нишам создает более сложную структуру биоценоза на данной территории, обеспечивая более полное использование условий жизни в природных экосистемах и максимальное потребление ее продукции. Совместное существование этих животных характеризуется не только отсутствием конкурентных связей, а наоборот, обеспечивает высокую их численность. Так, отмечающееся в

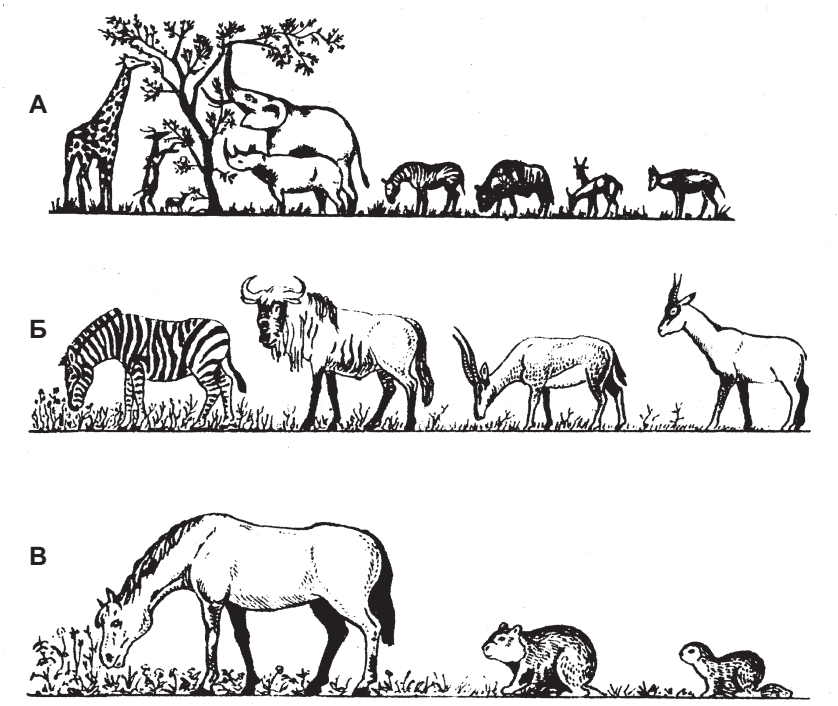



**Рисунок 14.22 — Избирательное использование травяного покрова животными**

*Примечание: А, Б — саванна, В — степь*

последние десятилетия увеличение сусликов и их расселение — результат усиления выпаса домашних животных в степных районах в связи с увеличением поголовья скота. В местах же, лишенных выпаса (например, заповедные земли), наблюдается сокращение численности сурков и сусликов. На участках с быстрым отрастанием трав (особенно на высокотравных участках) сурки уходят совсем, а суслики остаются в незначительном количестве.

Экологические ниши видов изменчивы в пространстве и во времени. Нередко в биоценозе один и тот же вид в разные периоды развития может занимать различные экологические ниши. Так, головастик питается растительной пищей, а взрослая лягушка — типичное плотоядное животное, и им свойственны различ-

ные экологические ниши и специфические трофические уровни. Разными экологическими нишами зимой и летом в связи с миграциями характеризуются и перелетные птицы. У насекомоядных птиц зимние экологические ниши отличаются от летних. В разные экологические ниши входят личинки оводов, паразитирующие на крупных млекопитающих, и их взрослые особи, не принимающие совсем пищу, или некоторые бабочки, у которых чрезвычайно активными являются гусеницы, пожирающие листья, хвою, а взрослые потребляют нектар или вообще не питаются. То же и у майского хруща: взрослое насекомое относится к экологической нише листоедов, а личинка — корнеед. Среди водорослей имеются виды, которые функционируют то как автотрофы, то как гетеротрофы, тем самым занимая в определенные периоды жизни те или иные экологические ниши.

У растений, живущих в одном ярусе, экологические ниши сходны, что способствует ослаблению конкуренции между растениями разных ярусов и обусловливает освоение ими различных экологических ниш. В биоценозе разные виды растений занимают разные экологические ниши, что ослабляет межвидовую конкурентную напряженность. Один и тот же вид растений в различных природных зонах может занимать разные экологические ниши. Так, сосна и черника в бору — черничнике, водные растения рдесты, кубышка, водокрас, ряски поселяются вместе, но распределяются по различным нишам. Седмичник и черника в лесах умеренной полосы являются типичными теневыми формами, а в лесотундре и тундре растут на открытых пространствах и становятся световыми. На экологическую нишу вида оказывают влияние межвидовая и внутривидовая конкуренции.

При наличии конкуренции с близкородственными или экологически сходными видами зона местообитания сокращается до оптимальных границ (рис. 14.23), т. е. вид распространяется в наиболее благоприятных для него зонах, где он обладает преимуществом по сравнению со своими конкурентами. Если межвидовая конкуренция сужает экологическую нишу вида, не давая проявиться в полном объеме, то внутривидовая конкуренция, напротив, способствует расширению экологических ниш. При возросшей численности вида начинается использование дополнительных кормов, освоение новых местообитаний, появление новых биоценотических связей.

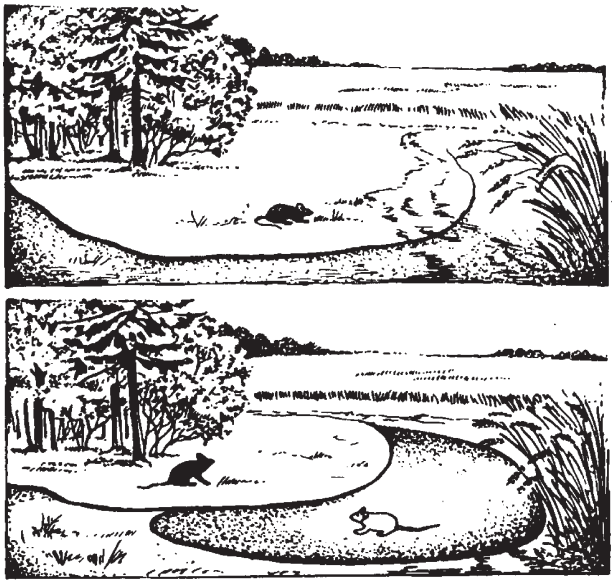


**Рисунок 14.23 — Разделение мест обитания вследствие конкуренции (по Е. А. Криксунову, 1995)**

## 14.6. Экологическая структура биоценоза

Биоценозы слагаются из определенных экологических групп организмов, выражающих экологическую структуру сообщества. Экологические группы организмов, занимая сходные экологические ниши, в разных биоценозах могут иметь разный видовой состав. Так, на увлажненных территориях доминируют гигрофиты, в сухих аридных условиях — склерофиты и суккуленты. Отражает экологическую структуру биоценоза и соответствие групп организмов, которые объединяются сходным типом питания, (рис. 14.24). Например, в лесах преобладают сапрофаги, в степных и полупустынных зонах — фитофаги. В глубинах океана основной тип питания животных — хищничество, тогда как в поверхностной зоне пелагиали, более освещенной, много фильтратов или видов со смешанным характером питания.

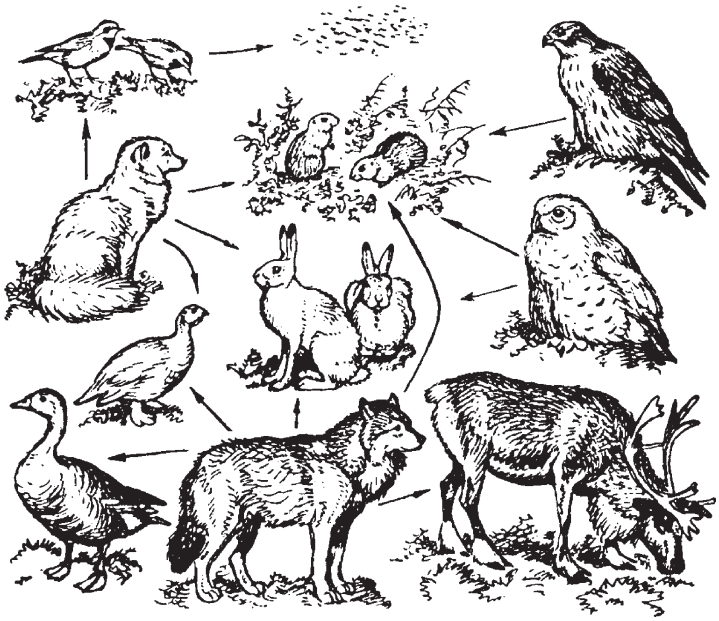


**Рисунок 14.24 — Пищевые взаимоотношения между животными тундры**

*Стрелки направлены в сторону источника питания. Верхний ряд: мелкие воробьиные, различные двукрылые насекомые, мохноногий канюк. Второй ряд: песец, лемминги, полярная сова. Третий ряд: белая куропатка, зайцы-беляки. Четвертый ряд: гусь, волк, северный олень*

Различия в экологической структуре биоценоза наиболее четко проявляются при сравнении сообществ организмов в сходных биотопах разных регионов. К примеру, куница в европейской и соболь в азиатской тайге, дикие лошади и куланы в степях Азии занимают сходные экологические ниши и выполняют одни и те же функции. Данные виды определяют экологическую структуру сообщества и называются *замещающими* или *викарирующими.*

Таким образом, ***экологическая структура биоценоза*** *— это его состав из экологических групп организмов, выполняющих в сообществе в каждой экологической нише определенные функции.*

Экологическая структура биоценоза в комплексе с видовой, пространственной, с особенностями экологической ниши служит его макроскопической характеристикой (рис. 14.25).

**Рисунок 14.25 —Биоценоз пруда**

Макроскопическая характеристика в отличие от микроскопической характеристики, дающей представление о связях каждой популяции и вида в сообществе, дает возможность определить свойства того или иного биоценоза, выяснить его устойчивость в пространстве и во времени, а также предвидеть последствия изменений, вызванных влиянием антропогенных факторов.

## 14.7. Пограничный эффект

Важнейшим признаком структурной характеристики биоценозов является наличие границ сообществ. Вместе с тем следует отметить, что они весьма редко бывают четкими. Как правило, соседние биоценозы постепенно переходят один в другой. И как результат, образуются обширнее пограничные, или переходные зоны, отличающиеся особыми условиями (рис. 14.26).

Так, границы между лесом и степью, лесом и лугом, лесом и болотом, между лесами с различными видами-эдификаторами выражены обычно хорошо. Заметим, что когда озеро окружено

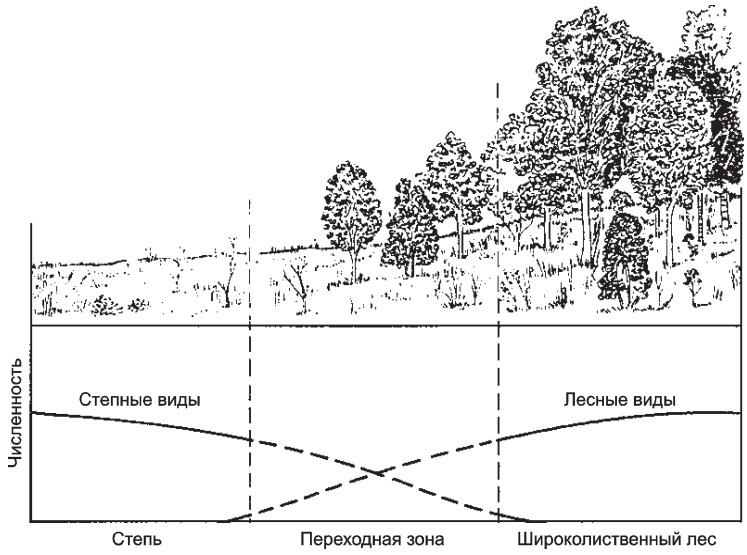



**Рисунок 14.26 — Переходные пограничные зоны между биоценозами (по Б. Небелу, 1993)**

болотом, переходящим в сухой лес, границы между озером и болотом, болотом и лесом продвигаются в связи с влажностью, меняющейся в течение сезона. Однако независимо от сезонного изменения условий границы между этими биоценозами не являются резкими, так как растения и животные, характерные для каждого из них, проникая на соседние территории, создают специфическую «опушку», пограничную полосу, называемую *экотоном.*

Между двумя биоценозами пограничная зона занимает промежуточное положение, отличаясь от них температурным режимом, влажностью, освещенностью. Здесь как бы переплетаются типичные условия соседствующих биоценозов. По-другому, в переходной зоне произрастают растения, характерные для обоих биоценозов. Обилие растений привлекает сюда и разнообразных животных, поэтому пограничная зона обычно более богата жизнью, чем каждый из смежных биоценозов.

Пограничная зона нередко представляет собой особое местообитание со своими специализированными видами, например, в переходной зоне между наземными и водными биоценозами (рис. 14.27).

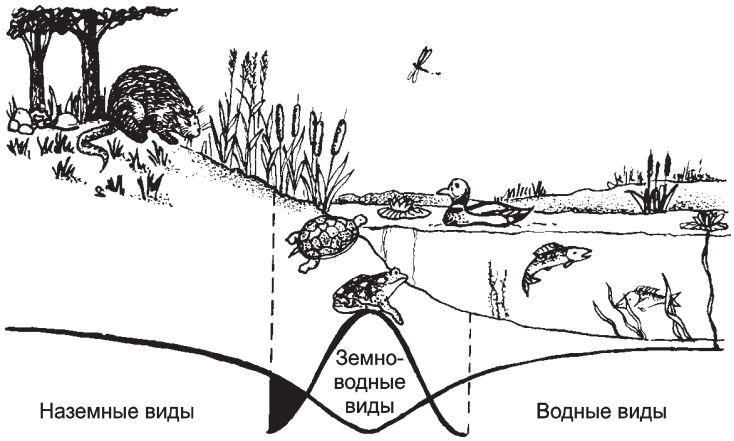



**Рисунок 14.27 — Переходная (пограничная) зона между наземными и водными биоценозами (по Б. Небелу, 1993)**

Таким образом, при пространственном переходе одного биоценоза в другой число экологических ниш возрастает, т. к. это случается на границах биотопов, обладающих свойствами стыкующихся ценозов, нередко дающих не простую сумму, а новое системное качество.

В таких переходных зонах возникает сгущение видов и особей, наблюдается так называемый краевой эффект, или эффект опушки. *Правило экотона,* или краевого эффекта, и состоит в том, что на стыках биоценозов увеличивается число видов и особей в них.

## Задания к практическим занятиям

**Задание 14.1.** Изучить основные консорты зерновых и бобовых культур.

*Материалы и оборудование: 1*. вегетационные сосуды с растениями яровой пшеницы (ячменя, овса), гороха (фасоли, сои); 2. бинокуляры или лупы; 3. пинцеты; 4. пульверизаторы; 5. кисточки; 6. белая бумага; 7. линейки; 8. цветные карандаши; 9. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* В лабораторных условиях в вегетационных сосудах выращивают яровую пшеницу (ячмень, овес), горох (фасоль, сою) при температуре 22-25°С. Изучение основных кон-

сортов проводят в фазу цветения культуры. Студенты, используя схему строения консорций по В.В. Мазингу, 1996 (рис. 14.6) и основные консорты посева озимой пшеницы по Н.Н. Боташевой, 2001 (рис. 14.28), устанавливают видовой состав энтомофагов, паразитов и хищников. Отмечают взаимосвязь их фенологии с онтогенезом растений и фенологией их фагов.

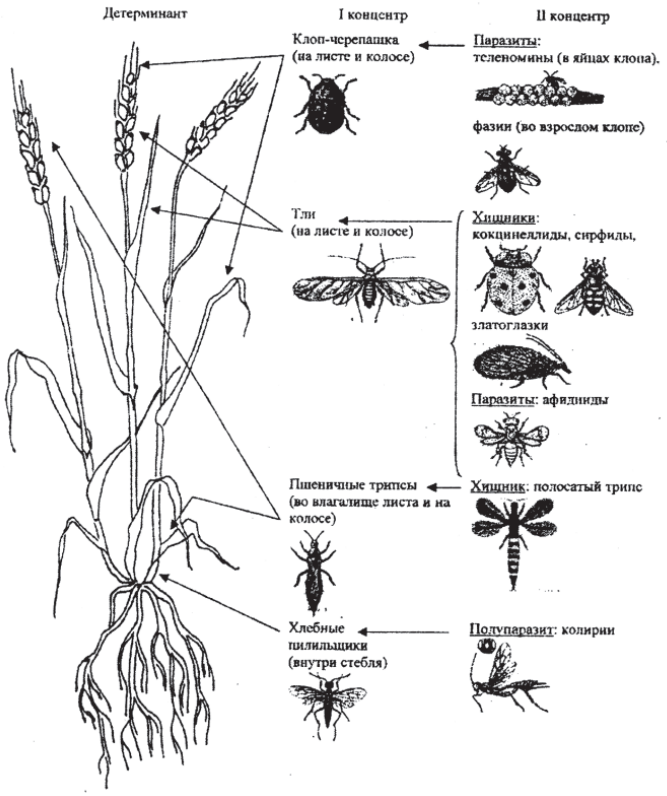



**Рисунок 14.28 — Основные консорты посева озимой пшеницы в зоне неустойчивого увлажнения Ставрополья (по Н.Н. Боташевой, 2001)**

Выявляют наличие прямых и обратных связей между трофическими звеньями. Количественный состав энтомофагов и фитофагов определяют путем встряхивания или кисточкой с растения на лист белой бумаги и дальнейшим подсчетом.

Подводят итоги работы, результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 14.2.** Изучить форезию клещей на насекомых (по Н.М. Черновой, 1986).

*Материалы и оборудование:* 1. чашки Петри с тироглифоидными клещами; 2. насекомые (тараканы, муравьи); 3. бинокуляры; 4. лупы; 5. фильтры; 6. пинцеты; 7. вата; 8. эфир; 9. линейки; 10. цветные карандаши; 11. рабочая тетрадь.

*Вводные пояснения.* Удобным объектом при проведении лабораторных исследований являются тироглифоидные клещи из-за их высокого репродуктивного потенциала, большой скорости оборота генераций, приспособительных изменений жизненного цикла, неприхотливости (рис. 14.29).

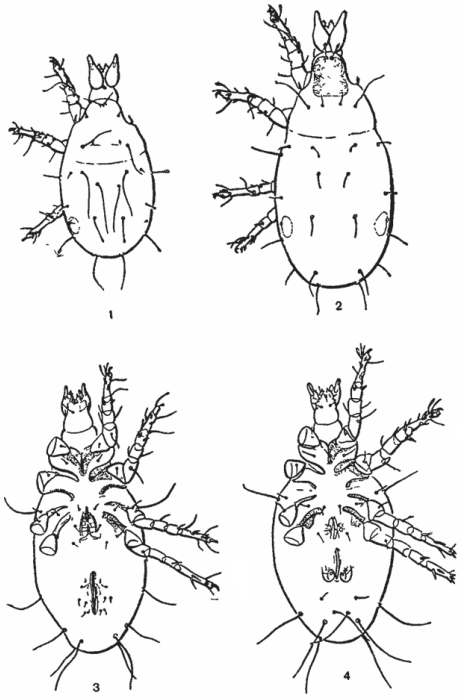



**Рисунок 14.29 — Тироглифоидные клещи Acotyledon absoloni : 1 – личинка; 2 телеонимфа (со спинной стороны); 3 – самка; 4 – гомеоморфный самец (с брюшной стороны) (по А.Д. Петровой, Е.М. Шахановой, 1979)**

Жизненный цикл клеща в нормальных условиях включает стадии яйца, личинки, протонимфы, телеонимфы и половозрелой формы. При ухудшении условий протонимфа линяет на дополнительную стадию – гипопуса или дейтонимфы (рис. 14.30).

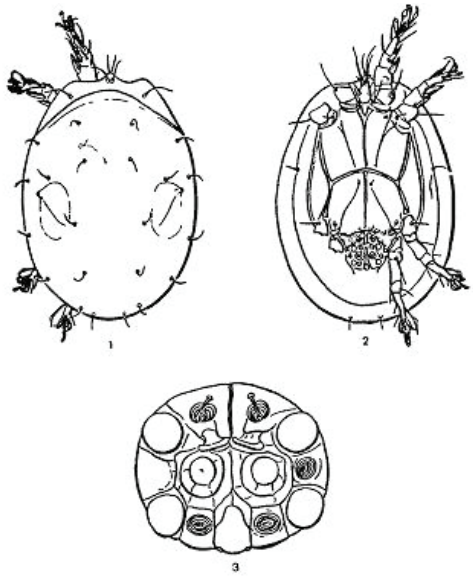


**Рисунок 14.30 — Гипопусы клеща Acotyledon absoloni:**
**1 – спинная сторона; 2 – брюшная сторона; 3 – присасывательный диск – рисунок с микрофотографии, сделанной на сканирующем микроскопе при увеличении около 3000**
**(по А.Д. Петровой, Е.М. Шахановой, 1979)**

Гипопусы выполняют функцию переживания и расселения. Сроки развития клещей от яйца до половозрелой фазы при температурах 18-22°С составляет 6-7 дней.

В лабораторных условиях содержание тироглифоидных клещей Acotyledon absoloni проводят при 100% влажности воздуха. Культуру рекомендуется держать в эксикаторах, на вложенных в них пористых пластинках, состоящих из смеси гипса с активированным углем, поверх которых настилают в несколько слоев фильтровальную бумагу. На дно эксикатора наливают воду, которая поддерживает влажность воздуха и гипсовой пластинки.

Клещей кормят длительное время хлебом. Иногда целесообразно использовать в качестве корма и мертвых насекомых (муравьи,

тараканы и др.), так как в естественных условиях наряду с растительной пищей они питаются остатками погибших насекомых.

*Выполнение задания.* В чашках Петри с культурой тироглифоидных клещей A. absoloni приоткрывают крышки, вызывая тем самым подсыхание среды. Через несколько дней после массового появления гипопусов и за сутки (или несколько часов) до лабораторного занятия помещают в чашки Петри с клещами живых активных насекомых тараканов или муравьев.

Используя бинокуляр, наблюдают через верхнее стекло чашек Петри за поведением клещей и насекомых. Затем помещают на край фильтра ватку, смоченную эфиром, подержав ее несколько минут, убирают. Выбирают пинцетом насекомых из чашки Петри на предметное стекло, рассматривают в бинокуляр или лупу на белом фоне. Подсчитывают сколько гипопусов в среднем приходится на одно насекомое.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 14.3.** Изучить принципы конкурентного вытеснения вида.

*Материалы и оборудование:* 1. коллекции; 2. гербарный материал; 3. плакаты; 4. линейки; 5. цветные карандаши; 6. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь гербарным материалом, коллекциями, плакатами и опорной схемой, изучают принципы конкурентного выживания вида (рис. 14.31).

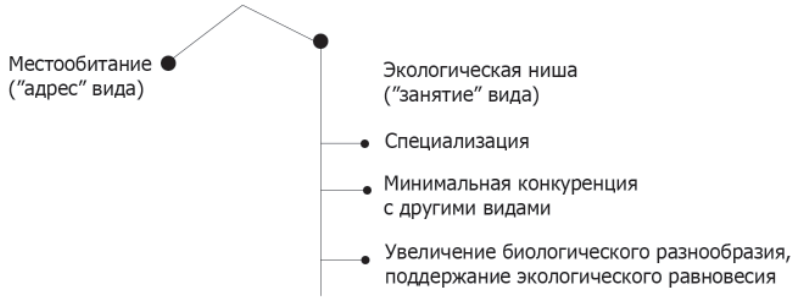



**Рисунок 14.31 — Изучение принципов конкурентного вытеснения вида (по Т.А. Козловой, Т.С. Суховой, В.И. Сивоглазову, 1996).**

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 14.4.** Изучить распределения (ниши) малого мучного хрущака и суринамского мукоеда в толще зерна (по Н.М. Черновой, 1986).

*Материалы и оборудование:* 1. жуки малого мучного хрущака и суринамского мукоеда; 2. стеклянные цилиндры высотой 40 см и диаметром 10-15 см; 3. пшеничная или овсяная крупа; 4. бинокуляры; 5. лупы; 6. препаровальные иглы; 7. пинцеты; 8. белая бумага; 9. линейки; 10. цветные карандаши; 11. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* В цилиндры засыпают пшеничную или овсяную крупу до высоты 30-35 см, заражают культурой малого мучного хрущака и суринамского мукоеда совместно. Содержат в течение нескольких месяцев при относительной влажности воздуха 70% в темном и теплом месте.

При проведении лабораторного занятия студенты выявляют распределение видов жуков по высоте колонки крупы пшеницы (овса). Высыпают крупу из верхней и нижней частей цилиндра раздельно на листы белой бумаги. Подсчитывают абсолютное количество жуков каждого вида в верхнем и нижнем слоях. В рабочей тетради подводят итоги работы, заполняют таблицу 14.2.

**Таблица 14.2 — Распределение малого мучного хрущака и суринамского мукоеда в толще крупы пшеницы (овса)**

| Слой зерна | Количество жуков | | % от общей численности | |
|---|---|---|---|---|
| | хрущак | мукоед | хрущак | мукоед |
| Верхний (0-15 см) | | | | |
| Нижний (16-30 см) | | | | |

## Контрольные вопросы

1. Что такое биоценоз, его состав, структура?
2. Что понимают под видовой структурой биоценоза?
3. Дайте определение консорции, консорту, концентру.
4. Что такое ярусность?
5. Каковы прямые и косвенные межвидовые взаимоотношения организмов в биоценозе по классификации В.Н. Беклемишева?
6. Что такое экологическая ниша?
7. Дайте определение понятиям «пограничная зона», «пограничный эффект».

# 15. ЭКОСИСТЕМЫ

## 15.1. Понятие об экосистемах

Живые организмы и их неживое (абиотическое) окружение неразделимо связаны друг с другом, находятся в постоянном взаимодействии. Любая единица (биосистема), включающая все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество) на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями, представляет собой экологическую систему. Экологическая система или экосистема — основная функциональная единица в экологии, так как в нее входят организмы и неживая среда — компоненты, взаимно влияющие на свойства друг друга и необходимые условия для поддержания жизни в той ее форме, которая существует на Земле. Термин «экосистема» впервые был предложен в 1935 году английским экологом А. Тенсли (1871-1955). Само же представление об экосистеме возникло значительно раньше. Упоминание об единстве организмов и среды можно найти в самых древних письменных памятниках истории. Однако только в конце XIX столетия стали появляться высказывания такого рода, при этом практически одновременно в американской, европейской и русской литературе (К. Мебиус, 1877, С. Форбс, 1877, В. Докучаев, 1886 и др.).

**А. Тенсли**

В настоящее время широкое распространение получило следующее определение экосистемы. ***Экосистема*** *— это любая совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может осуществляться круговорот веществ.* По Н. Ф. Реймерсу *(1990), экосистема — это любое сообщество живых су-*

*ществ и его среда обитания, объединенные в единое функциональное целое, возникающее на основе взаимозависимости и причинно-следственных связей, существующих между отдельными экологическими компонентами.* Следует подчеркнуть, что совокупность специфического физико-химического окружения (биотопа) с сообществом живых организмов (биоценозом) и образует экосистему. А. Тенсли (1935) предложил следующее соотношение:

Экосистема = Биотоп + Биоценоз

В отечественной литературе широко применяется термин *«биогеоценоз»,* предложенный в 1940 году В. Н. Сукачевым. По его определению, биогеоценоз — «это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии». Существует мнение, будто содержание «биогеоценоз» в значительно большей степени отражает структурные характеристики изучаемой макросистемы, тогда как в понятие «экосистема» вкладывается прежде всего ее функциональная сущность. Фактически же между этими терминами различий нет.

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

## 15.2. Классификация экосистем

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

Крупные наземные экосистемы называют *биомами.* Каждый биом включает в себя целый ряд меньших по размерам, связанных друг с другом экосистем. Существует несколько классификаций экосистем. Например, одна из них, основанная на особенностях макроструктуры, приведена в таблице 15.1.

**Таблица 15.1 — Основные типы природных экосистем и биомов (по Ю. Одуму, 1986)**

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

Наземные биомы здесь выделены по естественным или исходным чертам растительности, а типы водных экосистем — по геологическим и физическим особенностям. Перечисленные в таблице 15.1 шестнадцать основных типов экосистем представляют собой ту среду, на которой развилась человеческая цивилизация, представляют основные биотические сообщества, поддерживающие жизнь на Земле. Мировое распределение основных видов биомов для растительного покрова представлено на рисунке 15.1.

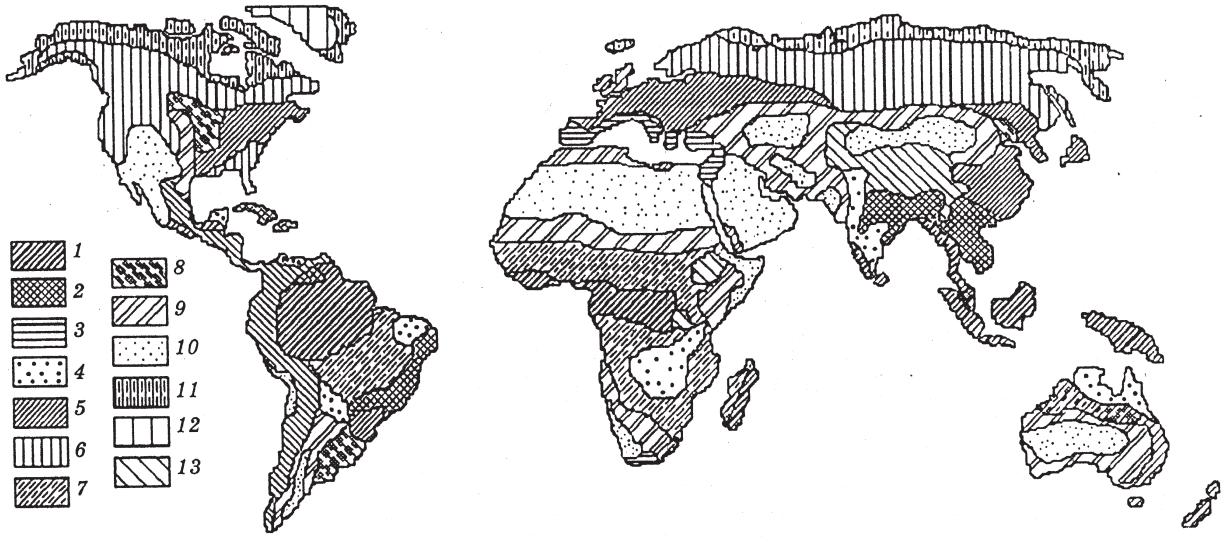



**Рисунок 15.1 — Мировое распределение основных видов биомов для растительного покрова (Ю. Одум, 1986).**

*Низкоширотные леса: 1 — тропический дождевой лес; 2 — осветленный тропический лес (полулистопадный); 4 — кустарники и колючие леса. Среднеширотные леса: 3 — средиземноморский кустарниковый лес; 5 — широколиственный и смешанный широколиственно-хвойные леса. Злаковые сообщества: 7 — саванна; 8 — прерия; 9 — степь (тропические и средние широты). Пустыни: 10 — кустарниковая и полная; 11 — тундра; 12 — ледяной покров; 13 — недифференцированные высокогорья*

## 15.3. Зональность макроэкосистем

Изучение географического распределения экосистем может быть предпринято только на уровне крупных экологических единиц — макроэкосистем, которые рассматриваются в континентальном масштабе. Экосистемы не разбросаны в беспорядке, наоборот, сгруппированы в достаточно регулярных зонах, как по горизонтали (по широте), так и по вертикали (по высоте). Это подтверждается *периодическим законом географической зональности А. А. Григорьева — М. И. Будыко:* со сменой физико-географических поясов Земли аналогичные ландшафтные зоны и их некоторые общие свойства периодически повторяются. Об этом шла речь и при рассмотрении наземно-воздушной среды жизни. Установленная законом периодичность проявляется в том, что величины индекса сухости меняются в разных зонах от 0 до 4—5, трижды между полюсами и экватором они близки к единице. Этим значениям соответствует наибольшая биологическая продуктивность ландшафтов (рис. 15.2).

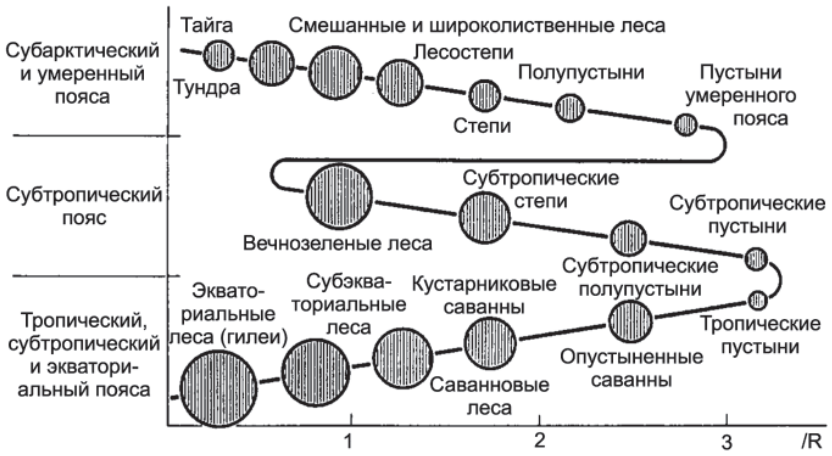



**Рисунок 15.2 — Периодический закон географической зональности А. А. Григорьева — М. И. Будыко (по Н. Ф. Реймерсу, 1994)**

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

Периодическое повторение свойств в рядах систем одного иерархического уровня, вероятно, является общим законом мироздания, сформулированного как *закон периодичности строения системных совокупностей, или системно-периодический закон* — конкретные природные системы одного уровня (подуровня) организации составляют периодический или повторяющийся ряд морфологически аналогичных структур в пределах верхних и нижних системных пространственно-временных границ, за которыми существование систем данного уровня делается невозможным. Они переходят в неустойчивое состояние или превращаются в иную системную структуру, в том числе другого уровня организации.

Два абиотических фактора—температура и количество осадков — определяют размещение по земной поверхности основных наземных биомов. Режим температуры и осадков на некоторой территории в течение достаточно долгого периода времени и есть то, что мы называем *климатом.* Климат в разных районах земного шара неодинаков. Годовая сумма осадков меняется от 0 до 2500 мм и более (рис. 15.3).

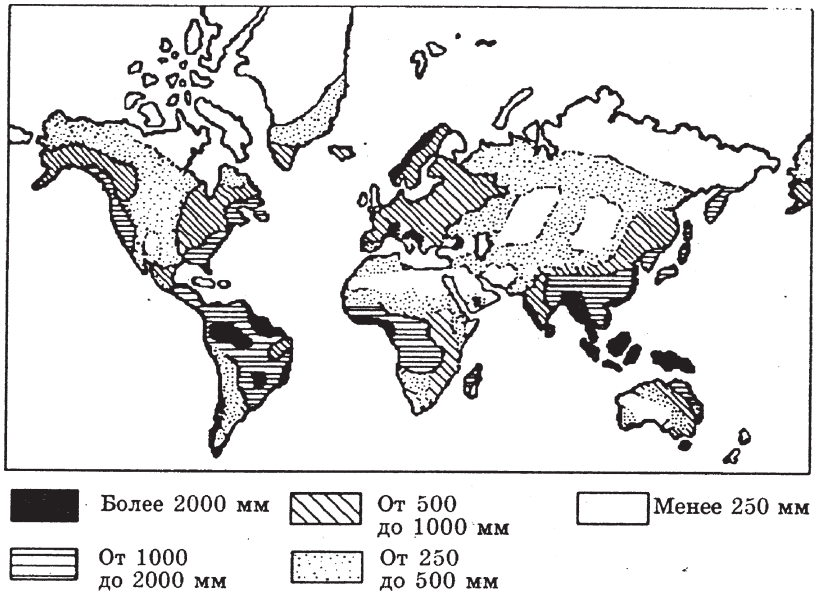



**Рисунок 15.3 — Распределение годичного количества осадков по земному шару**

При этом они выпадают равномерно в течение года или их основная доля приходится на определенный период — влажный сезон. Среднегодовая температура также варьирует от отрицательных величин до 38°С. Температуры могут быть практически постоянными в течение всего года (у экватора) или меняться по сезонам. Следует отметить, что режимы температуры и осадков сочетаются между собой весьма неодинаковым образом.

Специфика климатических условий в свою очередь определяет развитие того или иного биома (рис. 15.4).

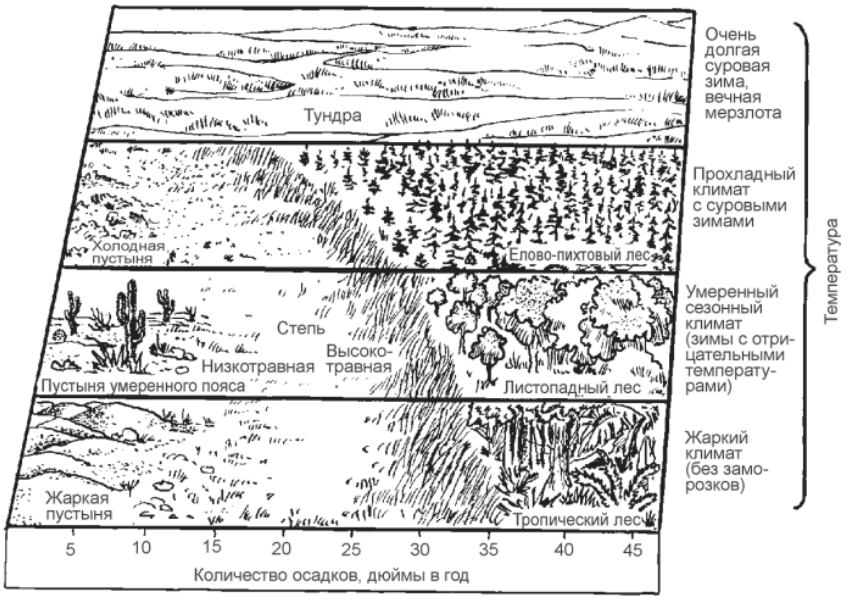



**Рисунок 15.4 — Абиотические факторы и основные биомы (по Б. Небелу, 1993)**

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

1. *Дождевые тропические леса* (север Южной Америки, Центральная Америка, западная и центральная части экваториальной Африки, Юго-Восточная Азия, прибрежные районы северо-запада Австралии, острова Индийского и Тихого океанов). Климат — без смены сезонов (близость к экватору), температура — сред-

негодовая выше 17°С (обычно 28°С), осадки — среднегодовое количество превышает 2400 мм.

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

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

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

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

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

4. *Степи* (центр Северной Америки, Россия, отдельные районы Африки и Австралии, юго-восток Южной Америки). Климат — сезонный. Температура — летние от умеренного теплого

до жаркого, зимние температуры ниже 0°С. Осадки — 750-2000 мм/год. Растительность: господствуют мятликовые (злаковые) высотой до 2 м и выше в некоторых прериях Северной Америки или до 5,0 см, например, в степях России, с отдельными деревьями и кустарниками на влажных участках. Животный мир: крупные растительноядные млекопитающие — бизоны, вилорогие антилопы (Северная Америка), дикие лошади (Евразия), кенгуру (Австралия), жирафы, зебры, белые носороги, антилопы (Африка); из хищников — койоты, львы, леопарды, гепарды, гиены, разнообразные птицы и мелкие роющие млекопитающие, такие, как кролик, суслик, трубкозуб.

5. *Леса умеренного пояса* (Западная Европа, Восточная Азия, восток США). Климат — сезонный с зимними температурами ниже 0°С. Осадки — 750-2000 мм/год. Растительность: господствуют леса из широколиственных листопадных пород деревьев высотой до 35—45 м (дуб, гикори, клен), кустарниковый подлесок, мхи, лишайники. Животный мир: млекопитающие (белохвостый олень, дикобраз, енот, опоссум, белка, кролик, землеройки), птицы (славки, дятлы, дрозды, совы, соколы), змеи, лягушки, саламандры, рыбы (форель, окунь, сом и др.), обильная почвенная микрофауна (рис. 15.5).

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

6. *Хвойные леса, тайга* (северные районы Северной Америки, Европы и Азии). Климат — долгая и холодная зима, много осадков выпадает в виде снега. Растительность: господствуют вечнозеленые хвойные леса, большей частью еловые, сосновые, пихтовые. Животный мир: крупные травоядные копытные (олень-мул, северный олень), мелкие растительноядные млекопитающие (заяц-беляк, белка, грызуны), волк, рысь, лисица, черный медведь, гризли, росомаха, норка и другие хищники, многочисленные кровососущие насекомые во время короткого лета.

Множество болот и озер. Толстая лесная подстилка.

7. *Тундра* (в северном полушарии к северу от тайги). Климат — очень холодный с полярным днем и полярной ночью. Температура — среднегодовая ниже — 5°С. За несколько недель короткого лета земля оттаивает не более одного метра в глубину. Осадки — менее 250 мм/год. Растительность: господствуют медленно растущие лишайники, мхи, злаки и осоки, карликовые кустарники. Животный мир: крупные травоядные копытные (се-

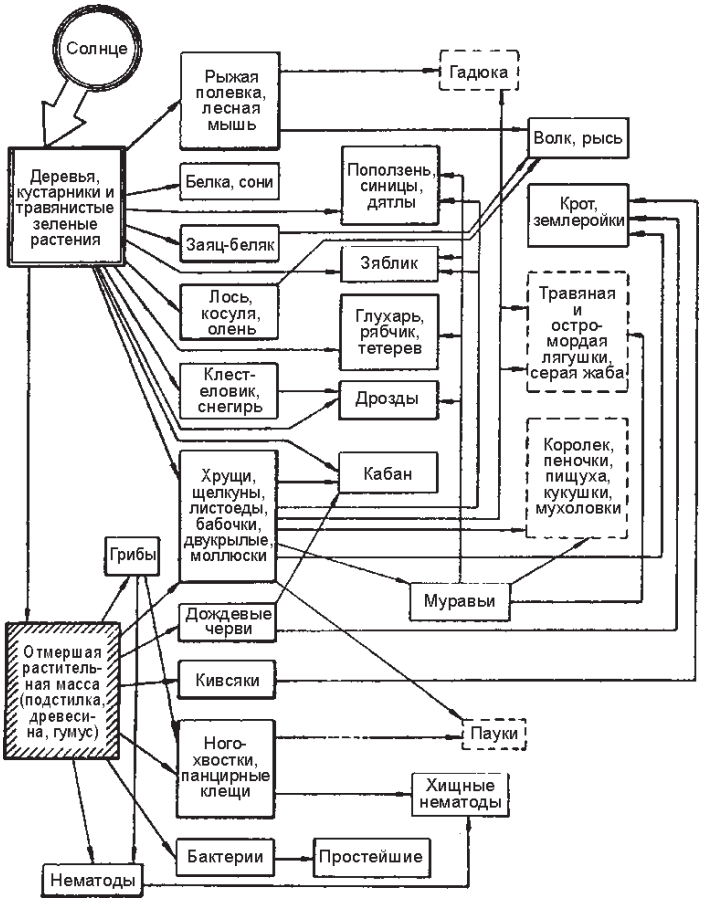



**Рисунок 15.5 — Основные потоки энергии в сообществах смешанных и широколиственных лесов (по А. Г. Воронову и др., 1985)**

верный олень, мускусный бык), мелкие роющие млекопитающие (круглогодично, например, лемминги), хищники, приобретающие зимой маскирующую белую окраску (песец, рысь, горностай, полярная сова), рис. 15.6.

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

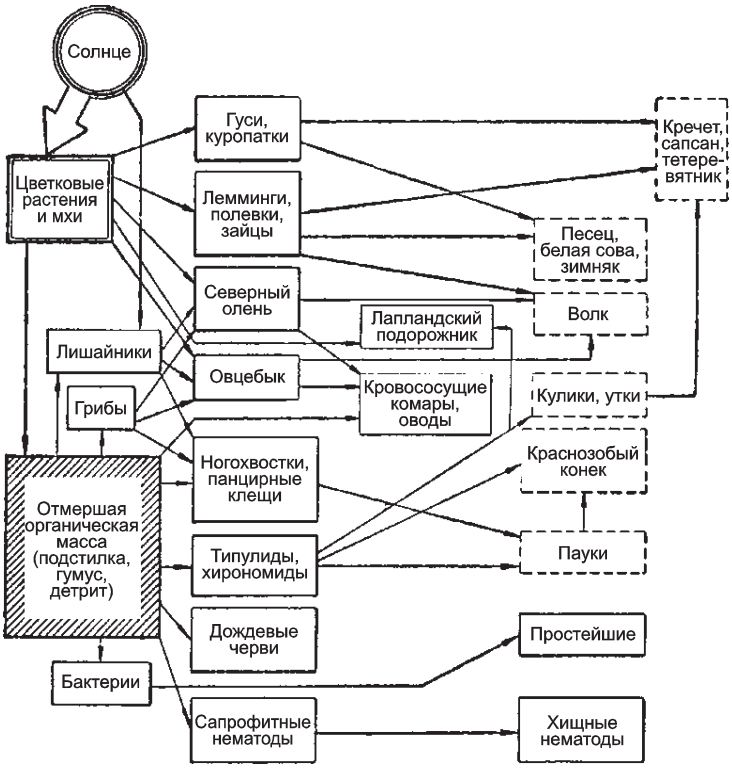



**Рисунок 15.6 — Основные потоки энергии в сообществах тундры (по А. Г. Воронову и др., 1985)**

Вертикальная зональность экосистем суши, особенно в местах с резко выраженным рельефом, также весьма четкая. Высотная ярусность сообществ живых организмов во многих отношениях сходна с широтным распределением крупных биомов (рис. 15.7).

Влажность является основным фактором, определяющим тип биома. При достаточно большом количестве осадков, как правило, развивается лесная растительность. Температура при этом определяет тип леса. Точно так же обстоит дело в биомах степи и пустыни. Смена типов растительности в холодных регионах происходит при меньших годовых суммах осадков, так как при низких температурах меньше воды теряется на испарение. Температур-

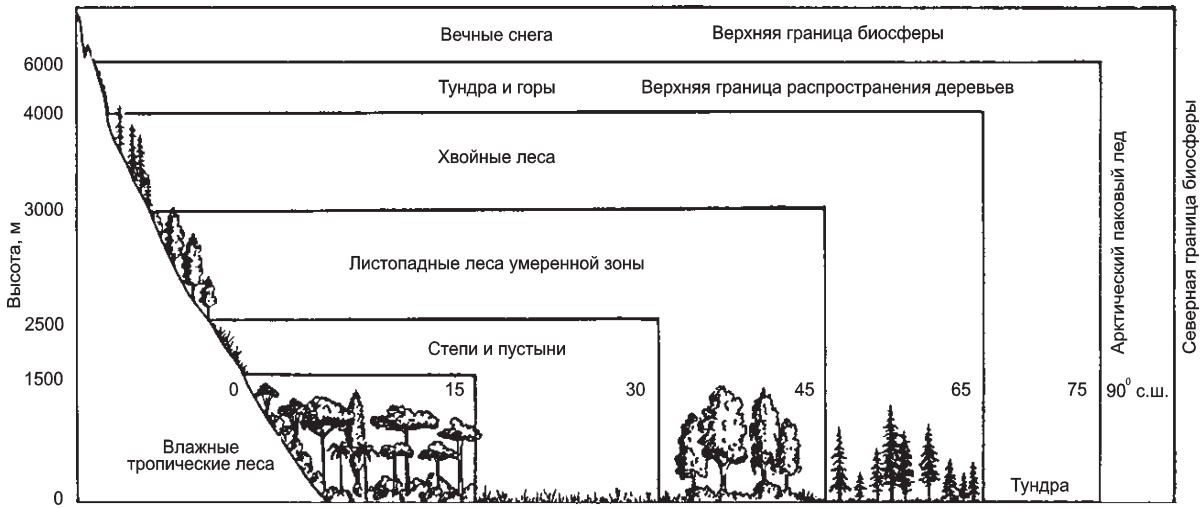



**Рисунок 15.7 — Соответствие между высотным и широтным распределением биомов (по Ф. Рамаду, 1981)**

ный фактор становится главным только в очень холодных условиях с вечной мерзлотой. Так, в тундре тепла хватает лишь на то, чтобы сошел снег и оттаяли самые верхние горизонты почвы. Ниже в ней постоянно сохраняется лед. Это явление и называется вечной мерзлотой. Она ограничивает распространение на север еловых и пихтовых лесов из-за препятствия глубокому проникновению в почву их корневой системы и в то же время не мешает произрастанию карликовых морозоустойчивых растений тундры.

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

Каждый биом характеризуется специфическим составом не только растений, но и животных. Так, белый полярный медведь водится только во льдах Арктики (рис. 15.8). Почему бы ему не жить в других биомах?

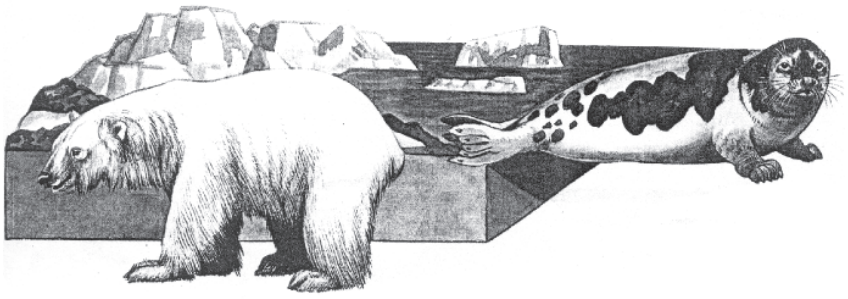


**Рисунок 15.8 — Белый медведь**

Причина в том, что белый медведь приспособился к определенному комплексу условий. Он живет только там, где одновременно есть холодная вода, соответствующая пища (питается он в первую очередь тюленями, молодыми моржами, рыбой и выброшенными на мель китами) и дрейфующие льды. Там, где хоть одно из этих трех условий отсутствует, нет и медведей.

Таким образом, сложение экосистем в значительной мере зависит от их функциональной «предназначенности» и наоборот. По Н. Ф. Реймерсу (1994), это находит отражение в *принципе экологической комплементарности (дополнительности),* никакая

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

## 15.4. Структура экосистем

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

С точки зрения *трофической структуры* (от греч. trophe — питание), экосистему можно разделить на два яруса: 1. Верхний — *автотрофный* (самостоятельно питающийся) *ярус,* или «зеленый пояс», включающий растения или их части, содержащие хлорофилл, где преобладают фиксация энергии света, использование

простых неорганических соединений. 2. Нижний — *гетеротрофный* (питаемый другими) *ярус,* или «коричневый пояс» почв и осадков, разлагающихся веществ, корней и т. д., в котором преобладают использование, трансформация и разложение сложных соединений (рис. 15.9).

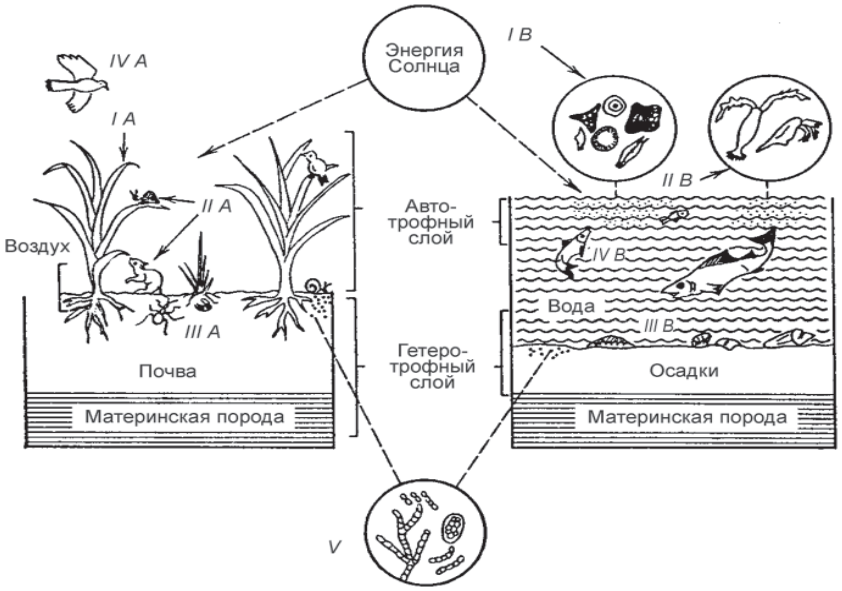



**Рисунок 15.9 — Общая структура наземной (лугопастбищной) и водной (озерной или морской) экосистем (по Ю. Одуму, 1986)**

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

С биологической точки зрения, в составе экосистемы выделяют следующие компоненты:

1) *неорганические вещества* (C, N, $CO_2$, $H_2O$ и др.), включающиеся в круговороты;

2) *органические соединения* (белки, углеводы, липиды, гумусовые вещества и т. д.), связывающие биотическую и абиотические части;

3) *воздушную, водную и субстратную среду,* включающую климатический режим и другие физические факторы;

4) *продуцентов, автотрофных* организмов (зеленые растения, сине-зеленые водоросли, фото- и хемосинтезирующие бактерии), производящих пищу из простых неорганических веществ (рис. 15.10).

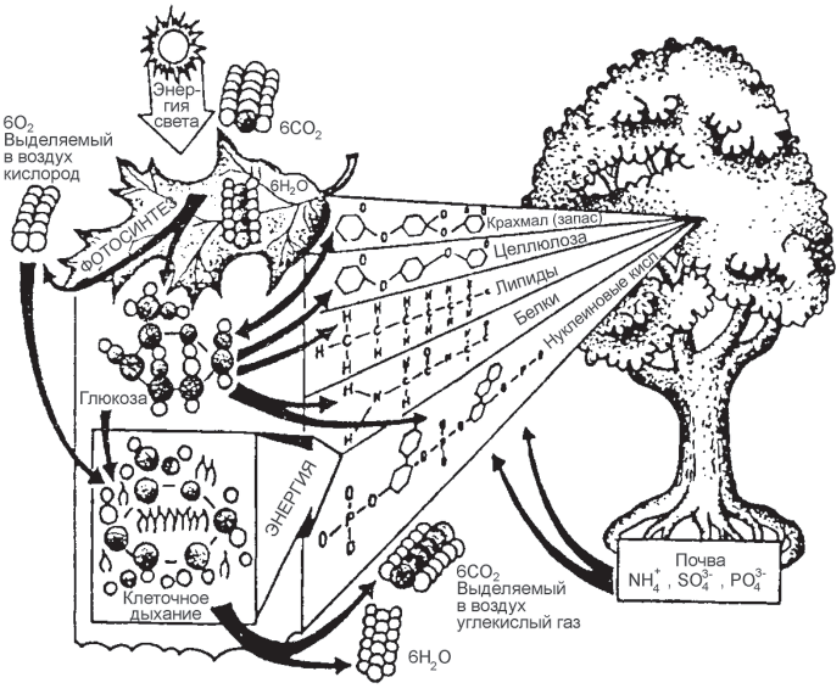



**Рисунок 15.10 — Продуценты (по Б. Небелу, 1993)**

5) *консументов,* или фаготрофов (от греч. phagos — пожиратель), — гетеротрофных организмов, главным образом животных, питающихся другими организмами или частицами органического вещества;

6) *редуцентов и детритофагов* — гетеротрофных организмов, в основном бактерий и грибов, получающих энергию либо путем разложения мертвых тканей, либо путем поглощения растворенного органического вещества, выделяющегося самопроиз-

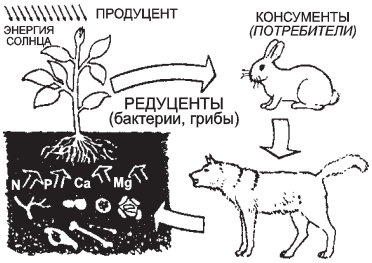



**Рисунок 15.11 — Категории организмов экосистемы**

вольно или извлеченного сапрофитами из растений и других организмов (рис. 15.11).

Консументы питаются живым *(биофаги)* или мертвым *(сапрофаги)* органическим материалом. Среди биофагов могут быть выделены *растительноядные* организмы или фитофаги *(первичные консументы,* к ним относятся и повреждающие растения вирусы, грибы и паразитические сосудистые растения), *хищники* (вторичные консументы, в том числе и паразиты первичных консументов) и конечные потребители — *вершинные хищники* (третичные консументы). Один из способов изображения главных составных частей экологической системы представлен на рисунке 15.12.

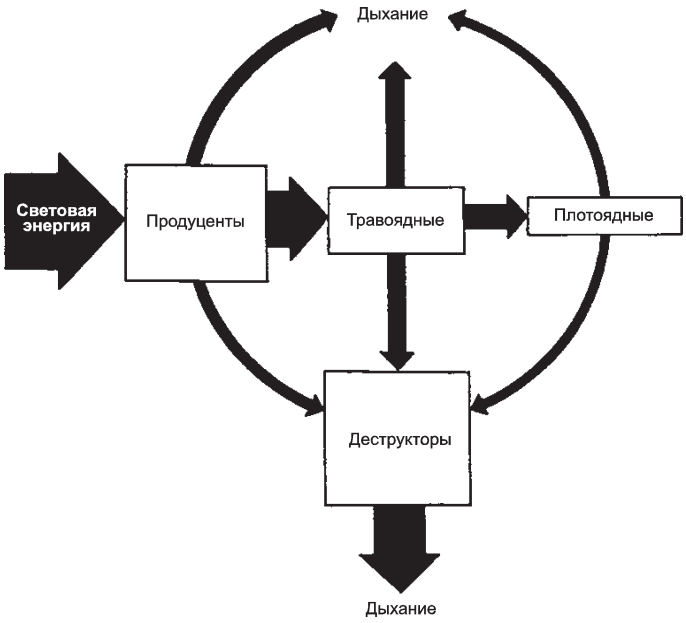



**Рисунок 15.12 — Схема главных составных частей экосистемы (по Е. А. Криксунову и др., 1995)**

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

автотрофы → гетеротрофы

или в более полном виде:

автотрофы → консументы → редуценты (деструкторы)

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

### 15.5. Солнце как источник энергии

Первоисточником энергии для экосистем служит Солнце. Поток энергии (по Т.А. Акимовой, В.В. Хаскину, 1994), посылаемый солнцем к планете Земля, превышает 20 млн. ЭДж в год. Из-за шарообразности земли к границе всей атмосферы подходит только четверть этого потока. Из нее около 70% отражается, поглощается атмосферой, излучается в виде длинноволнового инфракрасного излучения. Падающая на поверхность Земли солнечная радиация составляет 1,54 млн. ЭДж в год. Это огромное количество энергии в 5000 раз превышает всю энергетику человечества конца XX- начала XXI столетия и в 5,5 раза — энергию всех доступных ресурсов ископаемого топлива органического происхождения, накопленных в течение, как минимум, 100 млн. лет.

Поток солнечной энергии на Земле и ее трансформации показаны на рис 15.13.

Большая часть солнечной энергии, достигающей поверхности планеты, превращается непосредственно в тепло, нагревая воду или почву, от которых в свою очередь нагревается воздух. Это тепло служит движущей силой круговорота воды, воздушных потоков и

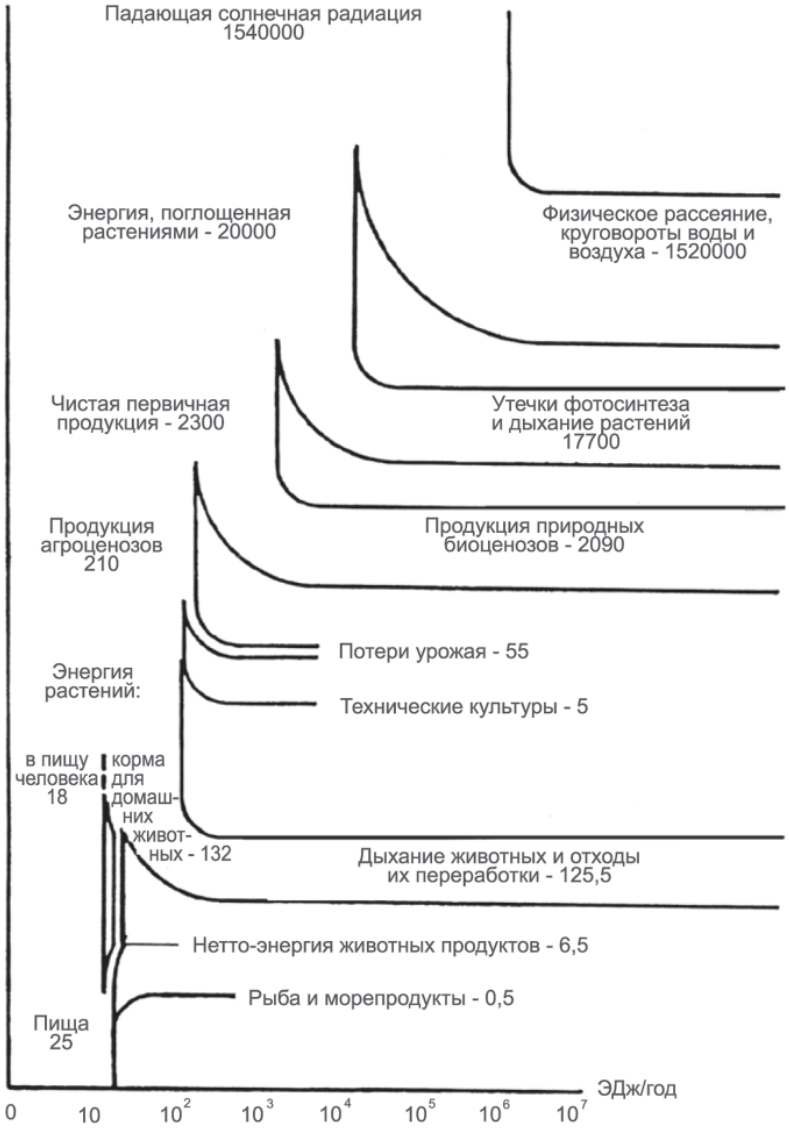



**Рисунок 15.13 — Поток солнечной энергии на Земле и ее трансформации (по Т. А. Акимовой, В. В. Хаскину, 1994)**

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

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

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

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

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

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

## 15.6. Круговороты веществ

Солнечная энергия на Земле вызывает два круговорота веществ: большой, или геологический, наиболее ярко проявляющийся в круговороте воды и циркуляции атмосферы, и малый, биологический (биотический), развивающийся на основе большого и со-

стоящий в непрерывном, циклическом, но неравномерном во времени и пространстве, и сопровождающийся более или менее значительными потерями закономерного перераспределения вещества, энергии и информации в пределах экологических систем различного уровня организации (рис. 15.14).

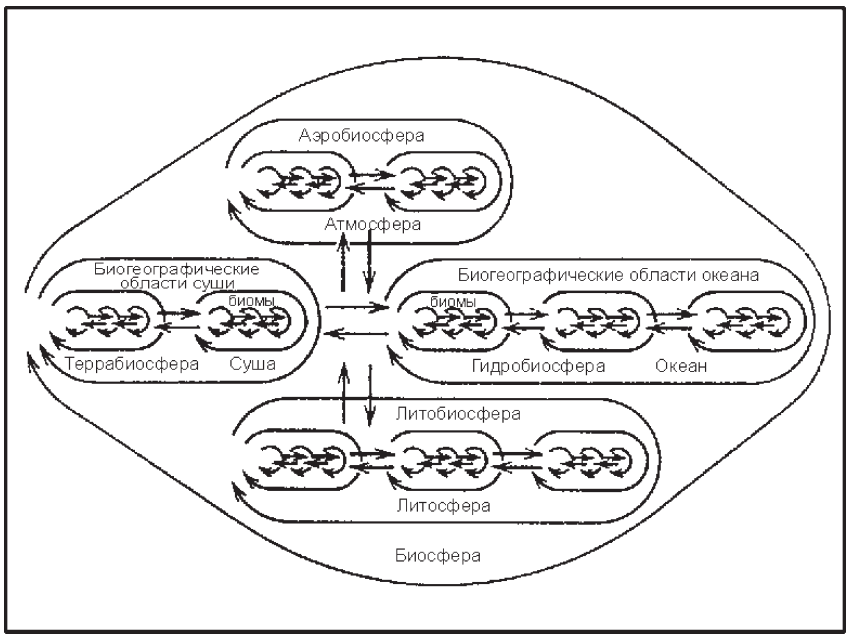



**Рисунок 15.14 — Принципиальная схема биологического (биотического) круговорота (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

Оба круговорота взаимно связаны и представляют как бы единый процесс. Подсчитано, что весь кислород, содержащийся в атмосфере, оборачивается через организмы (связывается при дыхании и высвобождается при фотосинтезе) за 2000 лет, углекислота атмосферы совершает круговорот в обратном направлении за 300 лет, а все воды на Земле разлагаются и воссоздаются путем фотосинтеза и дыхания за 2000000 лет (рис. 15.15).

Взаимодействие абиотических факторов и живых организмов экосистемы сопровождается непрерывным круговоротом вещества между биотопом и биоценозом в виде чередующихся то органических, то минеральных соединений. Обмен химических элемен-

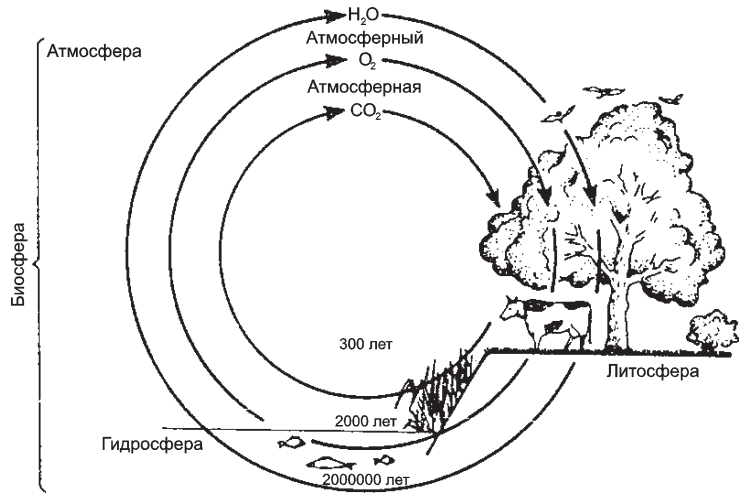



**Рисунок 15.15 — Круговороты воды, кислорода и углекислого газа (по П. Клауду и А. Джибору, 1972)**

тов между живыми организмами и неорганической средой, различные стадии которого происходят внутри экосистемы, называют *биогеохимическим круговоротом, или биогеохимическим циклом.*

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

Рассмотрим более подробно основные биохимические круговороты.

**Круговорот воды.** Самый значительный по переносимым массам и по затратам энергии круговорот на Земле — это планетарный гидрологический цикл — круговорот воды (рис. 15.16).

Каждую секунду в него вовлекается 16,5 млн. $м^3$ воды и тратится на это более 40 млрд. МВт солнечной энергии, (по Т.А. Акимовой В.В. Хаскину, (1994)). Но данный круговорот—это не только перенос водных масс. Это фазовые превращения, образование

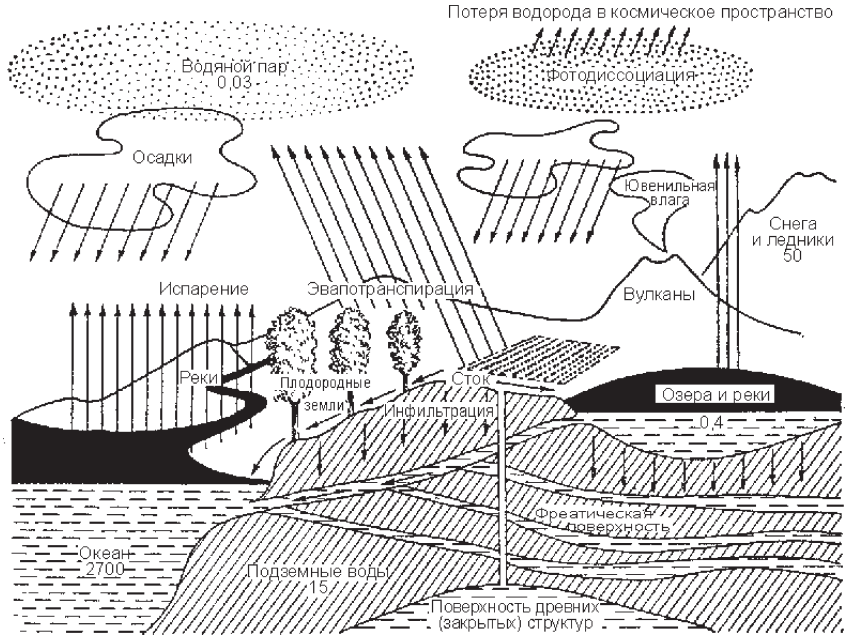



**Рисунок 15.16 — Общая схема круговорота воды (по Ф. Рамаду, 1981)**

*Примечание: цифры — толщина слоя в метрах*

растворов и взвесей, выпадение осадков, кристаллизация, процессы фотосинтеза, а также разнообразные химические реакции. В этой среде возникла и продолжается жизнь. Вода — основной элемент, необходимый для жизни. Количественно это самая распространенная неорганическая составляющая живой материи. У человека вода составляет 63% массы тела, грибов — 80%, растений — 80—90%, а у некоторых медуз — 98%.

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

В жидком, твердом и парообразном состояниях вода присутствует во всех трех главных составных частях биосферы: атмосфере, гидросфере, литосфере. Все воды объединяются общим понятием «гидросферы» (табл. 2.3). Составные части гидросферы связаны между собой постоянным обменом и взаимодействием. Вода, непрерывно переходя из одного состояния в другое, совершает

малый и большой круговороты. Испарение воды с поверхности океана, конденсация водяного пара в атмосфере и выпадение осадков на поверхность океана образует *малый круговорот.* Когда водяной пар переносится воздушными течениями на сушу, круговорот становится значительно сложнее. При этом часть осадков испаряется и поступает обратно в атмосферу, другая — питает реки и водоемы, но в итоге вновь возвращается в океан речным и подземным стоками, завершая тем самым *большой круговорот.* Интенсивность годового круговорота воды на земном шаре показана в таблице 15.2.

**Таблица 15.2 — Годовой водный баланс Земли (по М. И. Львовичу, 1986)**

| Элементы водного баланса | Объем, км$^3$ | Слой, мм |
|---|---|---|
| **Периферическая часть суши (116800 км$^2$)** | | |
| Осадки | 106000 | 910 |
| Речной сток | 44230 | 380 |
| Испарение | 61770 | 530 |
| **Замкнутая (бессточная) часть суши (32100 тыс. км2)** | | |
| Осадки | 7500 | 238 |
| Испарение | 7500 | 238 |
| **Мировой океан (361100 тыс. км2)** | | |
| Осадки | 411600 | 1140 |
| Приток речных вод | 44230 | 120 |
| Испарение | 455830 | 1260 |
| **Земной шар (510000 тыс. км2)** | | |
| Осадки | 525100 | 1030 |
| Испарения | 525100 | 1030 |

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

Несмотря на относительно малую толщину слоя водяного пара в атмосфере (0,03 м), именно атмосферная влага играет основную

роль в циркуляции воды и ее биогеохимическом круговороте. В целом для всего земного шара существует один источник притока воды — атмосферные осадки — и один источник расхода — испарение, составляющее 1030 мм в год. В жизнедеятельности растений огромная роль воды принадлежит осуществлению процессов фотосинтеза (важнейшее звено биологического круговорота) и транспирации. Подсчитано, что 1 га елового леса на влажной почве за год транспирирует около 4000 м$^3$ воды, что эквивалентно 378 мм осадков. Суммарное испарение, или масса воды, испаряемой древесной или травянистой растительностью, испарившейся с поверхности почвы, играет важную роль в круговороте воды на континентах. Грунтовые воды, проникая сквозь ткани растений в процессе транспирации, привносят минеральные соли, необходимые для жизнедеятельности самих растений.

Данные по круговороту воды на земном шаре позволяют вычислить активность водообмена в различных частях гидросферы (табл. 15.3).

**Таблица 15.3 — Активность водообмена в гидросфере (по М.И. Львовичу, 1986)**

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

Наиболее замедленной частью круговорота воды является деятельность полярных ледников. Круговорот здесь совершается за 8,0 тыс. лет, что отражает медленное движение и процесс таяния ледниковых масс. Подземные воды обновляются за 5,0 тыс. лет, воды океанов — за 3,0 тыс. лет, атмосферные воды — за 10 суток. Наибольшей активностью обмена, после атмосферной влаги, отличаются речные воды, которые сменяются в среднем каждые 11 суток. Чрезвычайно быстрая возобновляемость основных источ-

ников пресных вод и опреснение вод в процессе круговорота являются отражением глобального процесса динамики вод на земном шаре. Происходящий в природе круговорот самоочищающейся воды — вечное движение, обеспечивающее жизнь на Земле. Пресной воды на Земле очень мало (табл. 2.3). Вместе с зоной активного водоснабжения подземными водами они достигают лишь 300 млн. км$^3$, при этом 97% из них находится в ледниках Антарктиды, Гренландии, в полярных зонах и горах. Однако естественный круговорот воды гарантирует, что без воды Земля не останется.

**Биотический (биологический) круговорот.** Под биотическим (биологическим) круговоротом понимается циркуляция веществ между почвой, растениями, животными и микроорганизмами (рис. 15.17).

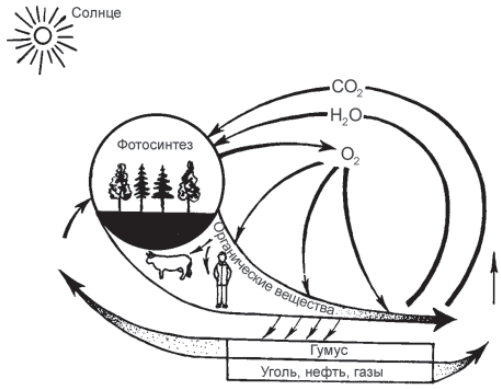



**Рисунок 15.17 — Биотический (биологический) круговорот веществ в экосистеме (по А. И. Воронцову, Н. З. Харитоновой, 1979)**

По определению Н.П. Ремезова, Л.Е. Родина и Н. И. Базилевич, биотический (биологический) круговорот — это поступление химических элементов из почвы, воды и атмосферы в живые организмы, превращение в них поступающих элементов в новые сложные соединения и возвращение их обратно в процессе жизнедеятельности с ежегодным опадом части органического вещества или с полностью отмершими организмами, входящими в состав экосистемы (Н. Ф. Реймерс, 1990). Взаимоотношения компонентов в экосистеме показаны на рисунке 15.18.

Сейчас же мы представим биотический круговорот в циклической форме (рис. 15.19). Первичный биотический круговорот (по Т. А. Акимовой, В.В. Хаскину) состоял из примитивных одноклеточных продуцентов (П) и редуцентов-деструкторов (Д). Микроорганизмы способны быстро размножаться и приспосабливать-

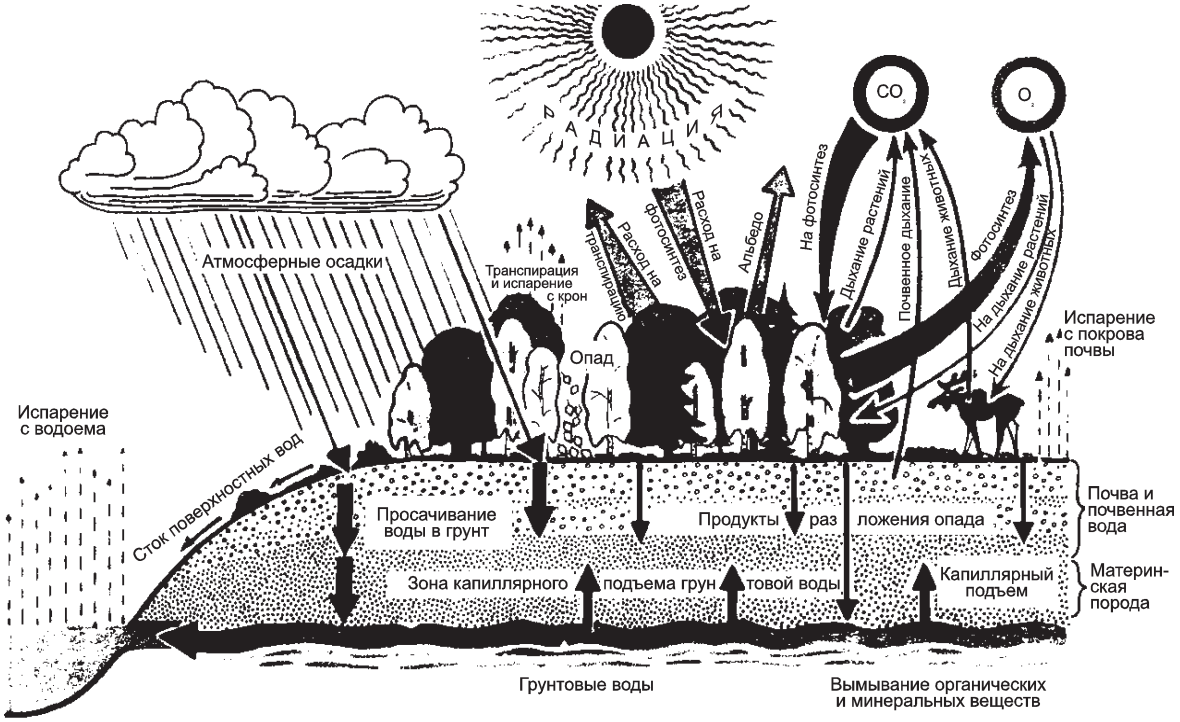



**Рисунок 15.18 — Схема взаимоотношений компонентов в экосистеме**

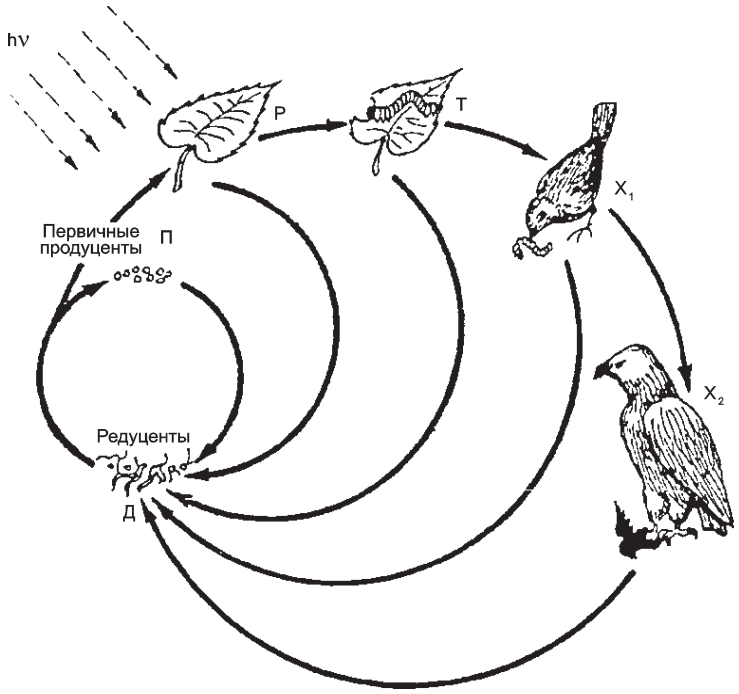



**Рисунок 15.19 — Структурные циклы биотического круговорота (по Т. А. Акимовой, В. В. Хаскину, 1994)**

*Пояснения. Внутреннее малое кольцо — первичный биотический круговорот с участием примитивных продуцентов (П) и редуцентов-деструкторов (Д); Р — растения; Т — первичные консументы (растительноядные животные); X, и $X_2$ — вторичные и третичные консументы (хищники). Все циклы замыкаются редуцентами*

ся к разным условиям, например, использовать в своем питании всевозможные субстраты — источники углерода. Высшие организмы такими способностями не обладают. В целостных экосистемах они могут существовать в виде надстройки на фундаменте микроорганизмов.

Вначале развиваются многоклеточные растения (Р) — высшие продуценты. Вместе с одноклеточными они создают в процессе фотосинтеза органическое вещество, используя энергию солнечного излучения. В дальнейшем подключаются первичные консументы — растительноядные животные (Т), а затем и плотоядные консументы. Нами был рассмотрен биотический кругово-

рот суши. Это в полной мере относится и к биотическому круговороту водных экосистем, например, океана (рис. 15.20).

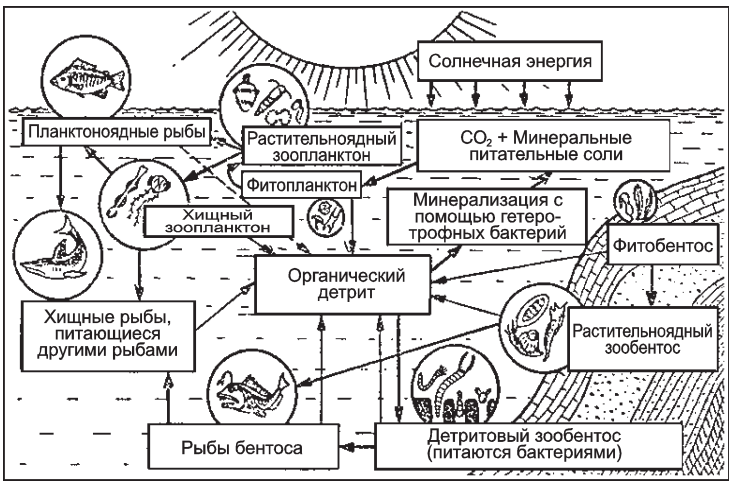



**Рисунок 15.20 — Экологическая система океана (по Ж. М. Пересу, 1969)**

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

Следует подчеркнуть наиболее важные особенности биотического круговорота.

*Фотосинтез* относится к мощному естественному процессу, вовлекающему ежегодно в круговорот огромные массы вещества биосферы и определяющему ее высокий кислородный потенциал. Он выступает регулятором основных геохимических процессов в биосфере и фактором, определяющим наличие свободной энергии верхних оболочек земного шара. Фотосинтез представляет собой химическую реакцию, которая протекает, как известно, за счет солнечной энергии при участии хлорофилла зеленых растений (рис. 15.21).

$$nCO_2 + nH_2O + \text{энергия} \rightarrow C_nH_{2n}O_n + nO_2$$

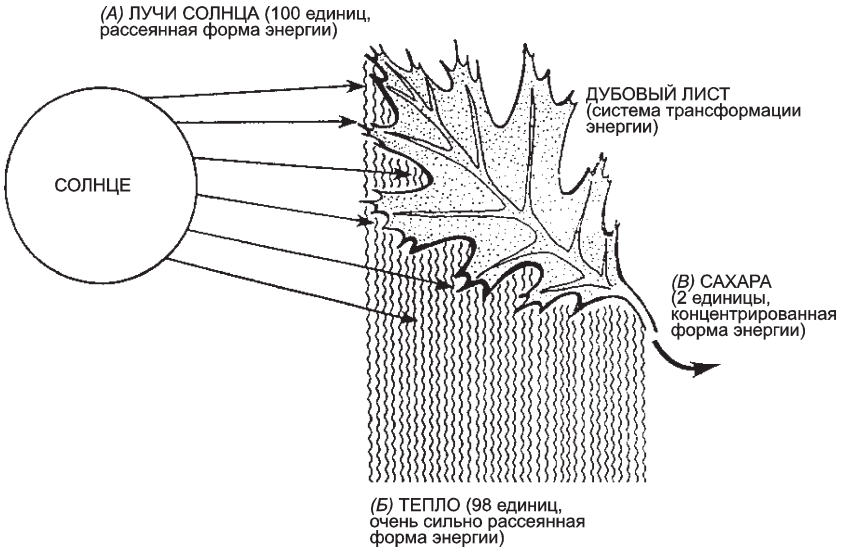



**Рисунок 15.21 — Превращение энергии Солнца в энергию пищи (сахара) путем фотосинтеза (по Ю. Одуму, 1986)**

*Примечание: А=Б+В (первый закон); В всегда меньше А, так как при трансформации энергии часть ее рассеивается (второй закон).*

**К.А. Тимирязев**

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

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

$$6CO_2 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

К.А. Тимирязев еще в 1878 году в книге «Жизнь растений» говорил о значении и сущности фотосинтеза, что когда-то, где-то на Землю

упал луч Солнца, но упал он не на бесплодную почву, а на зеленую былинку пшеничного ростка, а точнее — на хлорофилловое зерно, и в той или иной форме вошел в состав хлеба, послужившего нам пищей. Он преобразовался в наши мускулы, наши нервы. Этот луч согревает нас, приводит нас в движение. Быть может, в эту минуту он играет в нашем мозгу.

Помимо фотосинтеза с участием кислорода, так называемый кислородный фотосинтез, следует остановиться и на бескислородном фотосинтезе, или хемосинтезе (рис. 15.22).

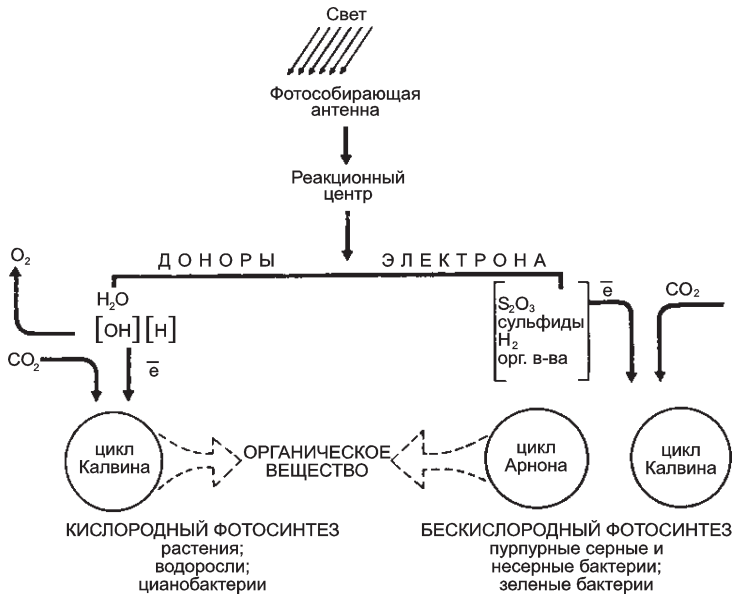



**Рисунок 15.22 — Схема фотосинтеза у растений, водорослей и бактерий**

К хемосинтезирующим организмам относятся нитрификаторы, карбоксидобактерии, серобактерии, тионовые железобактерии, водородные бактерии. Они называются так по субстратам окисления, которыми могут быть $NH_3$, $NO_2$, CO, $H_2S$, S, $Fe^{2+}$, $H_2$. Некоторые виды — облигатные хемолитоавтотрофы, другие — факультативные. К последним относятся карбоксидобактерии и водородные бактерии. Хемосинтез характерен для глубоководных гидротермальных источников.

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

У растений процессом противоположным фотосинтезу является дыхание. Молекулы глюкозы окисляются кислородом воздуха до углекислого газа и воды с выделением заключенной в углеводах энергии. Эта энергия идет на осуществление и поддержку всех жизненных процессов: поглощение и испарение воды и минеральных солей, рост и развитие растений. В освобождении энергии и направлении ее на нужды растений, и заключается главный смысл дыхания, происходящего во всех живых клетках растений.

Можно утверждать, что дыхание поддерживает саму жизнь на Земле. Процесс дыхания состоит в образовании аденозинтрифосфорной кислоты или сокращенно АТФ – органического вещества, в состав которого входят азотистое основание аденин, пятиуглеродистый сахар рибоза (вместе они составляют аденозин), и три остатка фосфорной кислоты, которые соединены между собой фосфатной связью. При распаде и освобождается энергия, необходимая для всего живого на Земле.

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

$$m\mathrm{CO_2} + n\mathrm{H_2O} \underset{\text{смерть}}{\overset{\text{жизнь}}{\rightleftarrows}} \mathrm{C}_m \cdot n(\mathrm{H_2O}) + m\mathrm{O_2}$$

В биосфере Земли этот процесс приводит к тому, что *количество биомассы живого вещества приобретает тенденцию к определенному постоянству* (рис. 15.23). Биомасса экосферы ($2 \cdot 10^{12}$ т) на семь порядков меньше массы земной коры ($2 \cdot 10^{19}$т). Растения Земли ежегодно продуцируют органическое вещество, равное $1{,}6 \cdot 10^{11}$ т, или 8% биомассы экосферы. Деструкторы, составляющие менее 1% от суммарной биомассы организмов планеты, перерабатывают массу органического вещества, в 10 раз превос-

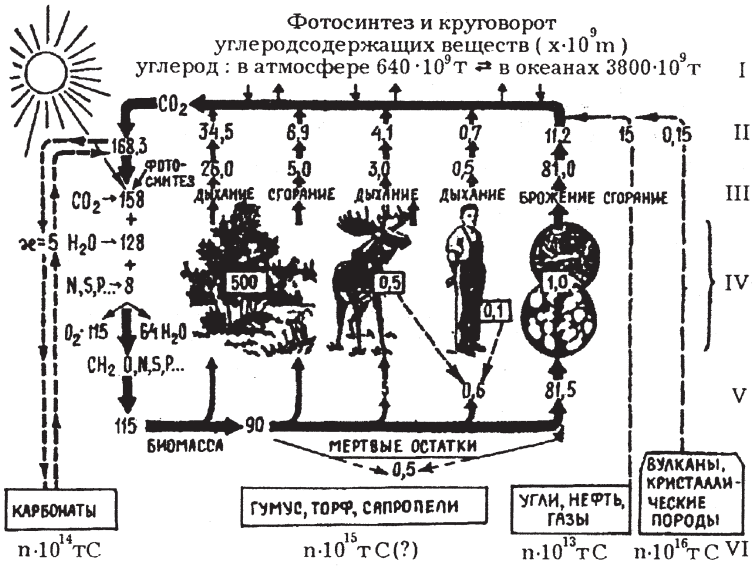



**Рисунок 15.23 — Фотосинтез и круговорот органических веществ, млрд. т (по Ничипорович, 1967)**

*Примечание: I — масса углерода в составе углекислоты в атмосфере и гидросфере; II — количество $CO_2$, выделяемое в атмосферу в разных процессах жизнедеятельности; III — количество органических веществ, окисляемых в разных процессах; IV— группы организмов и биомасса организмов каждой группы;V — масса пищи и субстратов, потребляемых организмами каждой группы; VI — масса углерода в компонентах литосферы*

ходящую их собственную биомассу. В среднем период обновления биомассы равен 12,5 годам. Допустим, что масса живого вещества и продуктивность биосферы были такими же от кембрия до современности (530 млн. лет), то суммарное количество органического вещества, которое прошло через глобальный биотический круговорот и было использовано жизнью на планете, составит $2 \cdot 10^{12} \cdot 5{,}3 \cdot 10^{8} / 12{,}5 = 8{,}5 \cdot 10^{19}$ т, что в 4 раза больше массы земной коры. По поводу данных расчетов Н. С. Печуркин (1988) писал: «Мы можем утверждать, что атомы, составляющие наши тела, побывали в древних бактериях, и в динозаврах, и в мамонтах».

*Закон биогенной миграции атомов В. И. Вернадского, к*ак было отмечено в главе 2.5., гласит: «Миграция химических элементов на

земной поверхности и в биосфере в целом осуществляется или при непосредственном участии живого вещества (биогенная миграция), или же она протекает в среде, геохимические особенности которой ($O_2$, $CO_2$, $H_2$ и т. д.) обусловлены живым веществом, как тем, которое в настоящее время населяет биосферу, так и тем, которое действовало на Земле в течение всей геологической истории». Таким образом, все живое население нашей планеты - живое вещество - находится в постоянном круговороте биофильных химических элементов. Биологический круговорот веществ в биосфере связан с большим геологическим круговоротом (рис. 15.24).

Поскольку речь идет о колоссальном числе индивидуальных участников этих процессов, которые не сопряжены жесткими фун-

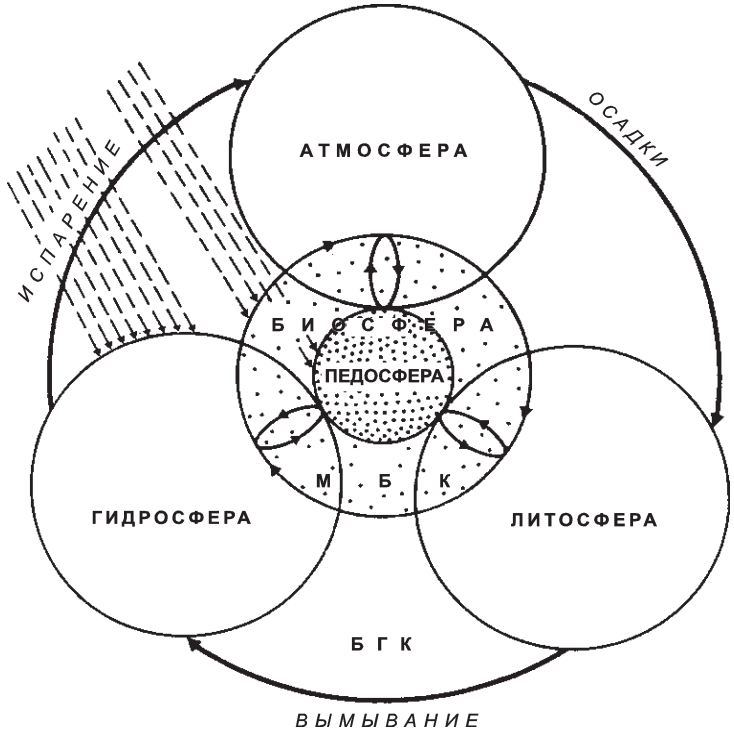



**Рисунок 15.24 — Взаимосвязь малого биологического круговорота веществ в биосфере с большим геологическим круговоротом**

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

$$\delta_q = (g - \Delta g) / q.$$

Тогда величина *разомкнутости* круговорота

$$\beta_q = 1 - \delta = \Delta q / q.$$

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

$$\delta_q = (T - \Delta T) / T.$$

Аналогично

$$\beta_T = 1 - \delta_T = \Delta T / T.$$

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

Биологический круговорот различается в разных природных зонах и классифицируется по комплексу показателей: биомассе растений, опаду, подстилке, количеству закрепленных в биомассе элементов и т. д. (табл. 15.5 ).

Общая биомасса наиболее высока в лесной зоне, а доля подземных органов в лесах наименьшая. Это подтверждает индекс интенсивности биологического круговорота — величина отношения массы подстилки к той части опада, которая ее формирует (табл. 15.6).

**Круговорот углерода.** Из всех биогеохимических циклов круговорот углерода, без сомнения, самый интенсивный. С высокой скоростью углерод циркулирует между различными неорганичес-

**Таблица 15.5 — Показатели биологического круговорота в разных природных зонах (по Родину и Базилевич, 1965)**

| Показатели | Тундра | | Лесная зона | | Степи | | Пустыни | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | арктическая | кустарничковая | ельники | дубравы | луговые | сухие | полукустарничковые | эфемеровополукустарничковые |
| Биомасса, ц/га | 50 | 280 | 3000 | 4000 | 250 | 100 | 43 | 125 |
| Доля подземных органов, % | 70—83 | | 22—24 | | 68—85 | | до 90 | |
| Опад, зеленые части, ц/га | 2,6 | 9 | 30 | 40 | 80 | 15 | 1 | 18 |
| Подстилка, войлок, ц/га | 35 | 835 | 300 | 150 | 120 | 15 | — | — |
| Подстилочно-опадочный коэффициент (ПОК) | 14 | 92 | 10 | 4 | 1,5 | 1 | — | — |

**Таблица 15.6 — Индекс интенсивности биологического круговорота**

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

кими средствами и через посредство пищевых сетей внутри сообществ живых организмов (рис. 15.25).

В круговороте углерода определенную роль играют CO и $CO_2$. Часто в биосфере Земли углерод представлен наиболее подвижной формой $CO_2$. Источником первичной углекислоты биосферы является вулканическая деятельность, связанная вековой дегазацией мантии и нижних горизонтов земной коры. Миграция $CO_2$ в биосфере протекает двумя путями.

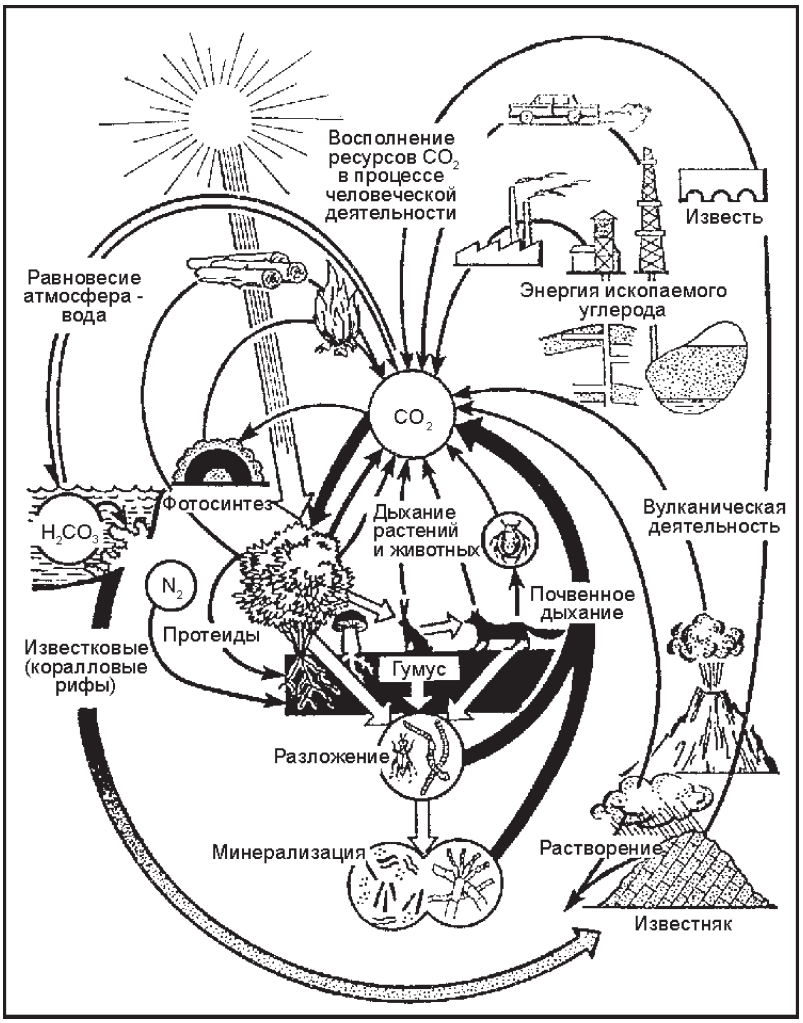



**Рисунок 15.25 — Круговорот углерода (по И. П. Герасимову, 1980)**

*Первый путь* заключается в поглощении его в процессе фотосинтеза с образованием глюкозы и других органических веществ, из которых построены все растительные ткани. В дальнейшем они переносятся по пищевым цепям и образуют ткани всех остальных живых существ экосистемы. Следует заметить, что вероятность отдельно взятого углерода «побывать» в течение одного цикла в

составе многих организмов мала, потому что при каждом переходе с одного трофического уровня на другой велика возможность, что содержащая его органическая молекула будет расщеплена в процессе клеточного дыхания для получения энергии. Атомы углерода при этом вновь поступают в окружающую среду в составе углекислого газа, таким образом завершив один цикл и приготовившись начать следующий. В пределах суши, где имеется растительность, углекислый газ атмосферы в процессе фотосинтеза поглощается в дневное время. В ночное время часть его выделяется растениями во внешнюю среду. С гибелью растений и животных на поверхности происходит окисление органических веществ с образованием $CO_2$.

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

*По второму пути* миграция углерода осуществляется созданием карбонатной системы в различных водоемах, где $CO_2$ переходит в $H_2CO_3$, $HCO^{1-}_3$, $CO^{2-}_3$. С помощью растворенного в воде кальция (или магния) происходит осаждение карбонатов ($CaCO_3$) биогенным и абиогенным путями. Образуются мощные толщи известняков. По А. Б. Ронову, отношение захороненного углерода в продуктах фотосинтеза к углероду в карбонатных породах составляет 1:4. Существует наряду с большим круговоротом углерода и ряд малых его круговоротов на поверхности суши и в океане.

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

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

В. Г. Горшковым (1988) на основе расчетов делается важное заключение: «Потоки синтеза и разложение органических веществ совпадают с точностью $10^{-4}$ и скоррелированы с точностью $10^{-7}$. Скоррелированность потоков синтеза и распада с указанной точностью доказывает наличие *биологической регуляции окружающей среды,* ибо случайная связь величин с такой точностью в течение миллионов лет невероятна».

В постоянном круговороте находится 0,2% мобильного запаса углерода. Углерод биомассы обновляется за 12, атмосферы — за 8 лет. Огромный контраст между краткостью данных периодов, постоянством и возрастом биосферы подтверждает высочайшую сбалансированность «мира углерода».

**Круговорот кислорода.** Кислород ($O_2$) играет важную роль в жизни большинства живых организмов на нашей планете. В количественном отношении это главная составляющая живой материи. Например, если учитывать воду, которая содержится в тканях, то тело человека содержит 62,8% кислорода и 19,4% углерода. В целом в биосфере этот элемент по сравнению с углеродом и водородом является основным среди простых веществ. В пределах биосферы происходит быстрый обмен кислорода с живыми организмами или их остатками после гибели. Растения, как правило, производят свободный кислород, а животные являются его потребителями путем дыхания. Будучи самым распространенным и подвижным элементом на Земле, кислород не лимитирует существование и функции экосферы, хотя доступность кислорода для водных организмов может временно и ограничиться. Круговорот

кислорода в биосфере необычайно сложен, так как с ним в реакцию вступает большое количество органических и неорганических веществ. В результате возникает множество эпициклов, происходящих между литосферой и атмосферой или между гидросферой и двумя этими средами. Круговорот кислорода в некотором отношении напоминает обратный круговорот углекислого газа. Движение одного происходит в направлении, противоположном движению другого (рис. 15.26).

Потребление атмосферного кислорода и его возмещение первичными продуцентами происходит сравнительно быстро. Так, для пол-

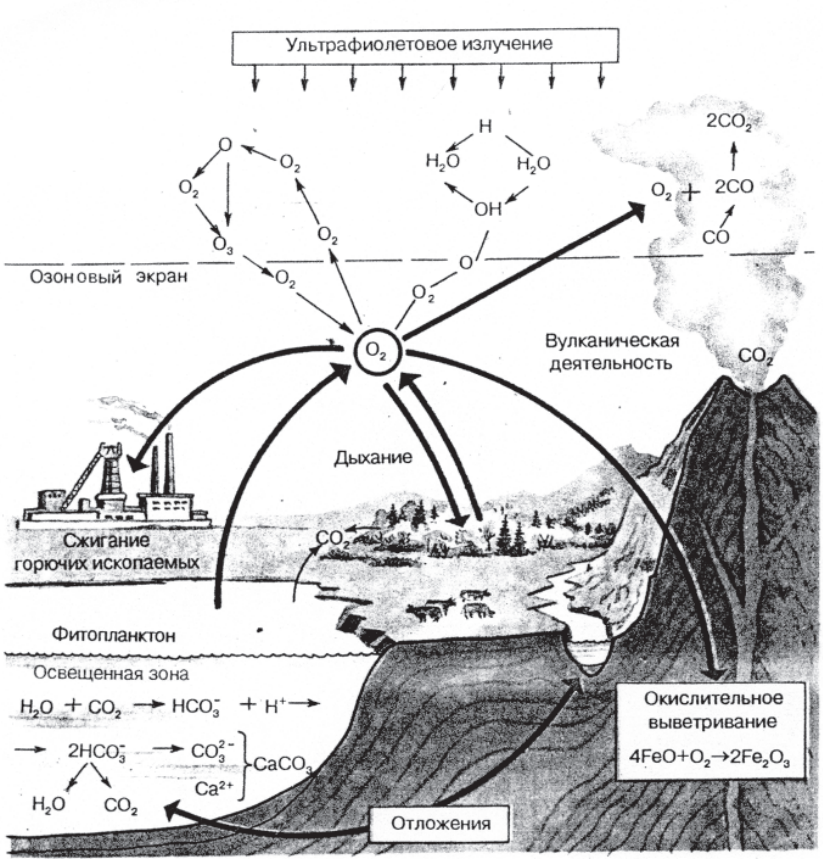



**Рисунок 15.26 — Круговорот кислорода (по Е. А. Криксунову и др., 1995)**

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

В верхних слоях атмосферы (рис. 15.26, 15.27)при действии ультрафиолетовой радиации на кислород образуется *озон* — $O_3$:

$$h\nu \rightarrow O_2 \leftrightarrow 2O;\ O + O_2 \leftrightarrow O_3;\ \Delta H = +141,9\ \text{КДж/моль}$$

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

На образование озона тратится около 5% поступающей к Земле солнечной энергии — около $8,6 \cdot 10^{15}$ Вт. Реакции легко обратимы. При распаде озона эта энергия выделяется, за счет чего в верхних слоях атмосферы поддерживается высокая температура. Сред-

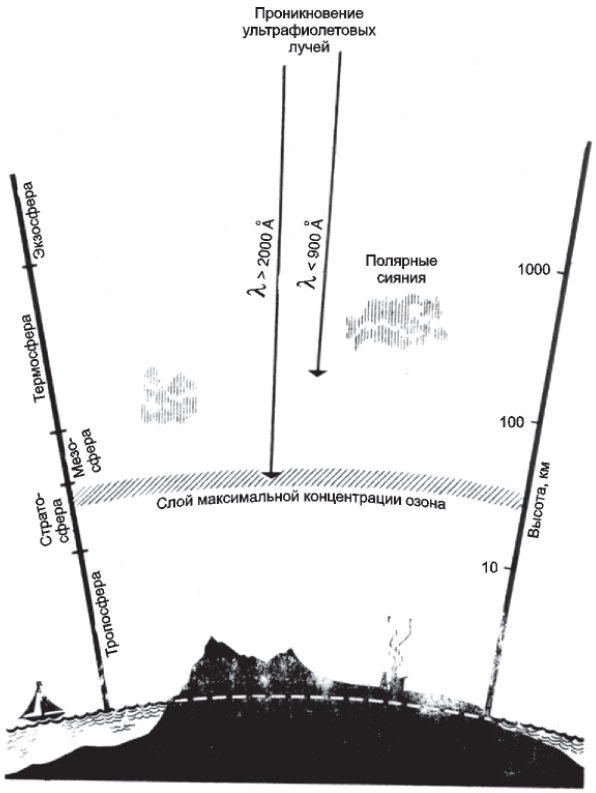



**Рисунок 15.27 — Озоновый слой Земли**

няя концентрация озона в атмосфере составляет около $10^{-6}$ об. %; максимальная концентрация $O_3$ — до $4 \cdot 10^{-6}$ об. % достигается на высотах 20—25 км (Т.А. Акимова, В.В. Хаскин, 1998).

Озон служит своеобразным УФ-фильтром: задерживает значительную часть жестких ультрафиолетовых лучей. Вероятно, образование озонового слоя было одним из условий выхода жизни из океана и заселения суши.

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

**Круговорот азота.** *Азот* — незаменимый биогенный элемент, так как он входит в состав белков и нуклеиновых кислот. Круговорот азота один из самых сложных, поскольку включает как газовую, так и минеральную фазу, и одновременно самых идеальных круговоротов (рис. 15.28).

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

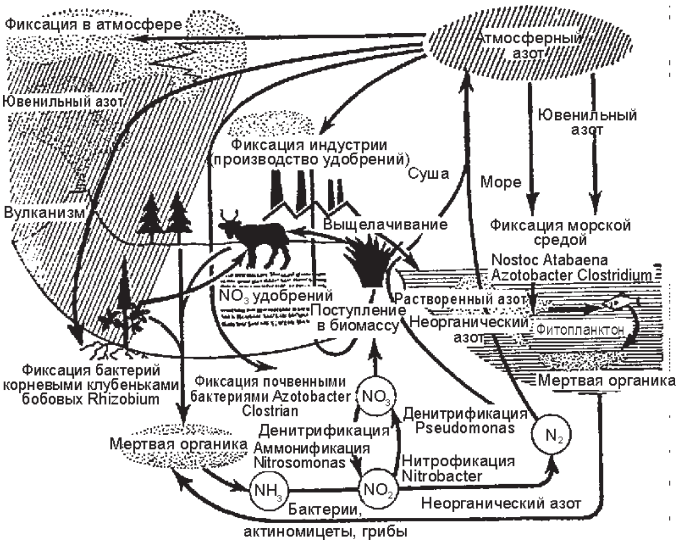



**Рисунок 15.28 — Круговорот азота (по Ф. Рамаду, 1981)**

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

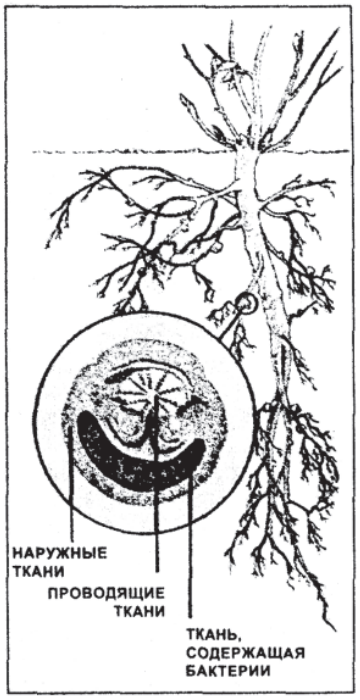



**Рисунок 15.29 — Клубеньки на корнях бобовых растений**

Газообразный азот непрерывно поступает в атмосферу в результате работы денитрофицирующих бактерий, а бактерии-фиксаторы вместе с сине-зелеными водорослями (цианофитами) постоянно поглощают его, преобразуя в нитраты.

Важную роль в превращении газообразного азота в аммонийную форму в ходе так называемой *азотофиксации* играют бактерии из рода Rhizobium, живущие в клубеньках на корнях бобовых растений (рис. 6.25, 15.29).

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

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

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

В почвах происходит процесс *нитрификации,* состоящий из цепи реакций, где при участии микроорганизмов осуществляется окисление иона аммония ($NH_4^+$) до нитрита ($NO_2^-$) или нитрита до нитрата ($NO_3^-$). Восстановление нитритов и нитратов до газообразных соединений молекулярного азота ($N_2$) или закиси азота ($N_2O$) составляет сущность процесса *денитрификации.*

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

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

В целом же среднее поступление нитратного азота абиотического происхождения при осаждении из атмосферы в почву не превышает 10 кг (год/га), свободные бактерии дают 25 кг (год/га), в то время как симбиоз Rhizobium с бобовыми растениями в среднем продуцирует 200 кг (год/га). Преобладающая часть связанного азота перерабатывается денитрифицирующими бактериями в $N_2$ и вновь возвращается в атмосферу. Лишь около 10% аммонифицированного и нитрифицированного азота поглощается из почвы высшими растениями и оказывается в распоряжении многоклеточных представителей биоценозов.

**Круговорот фосфора.** Круговорот фосфора в биосфере связан с процессами обмена веществ в растениях и животных. Этот важный и необхдимый элемент протоплазмы, содержащийся в наземных растениях и водорослях 0,01—0,1%, животных от 0,1 %

до нескольких процентов, циркулирует, постепенно переходя из органических соединений в фосфаты, которые снова могут использоваться растениями (рис. 15.30).

Однако фосфор в отличие от других биофильных элементов в процессе миграции не образует газовой формы. Резервуаром фосфора является не атмосфера, как у азота, а минеральная часть литосферы. Основными источниками неорганического фосфора являются изверженные породы (апатиты) или осадочные поро-

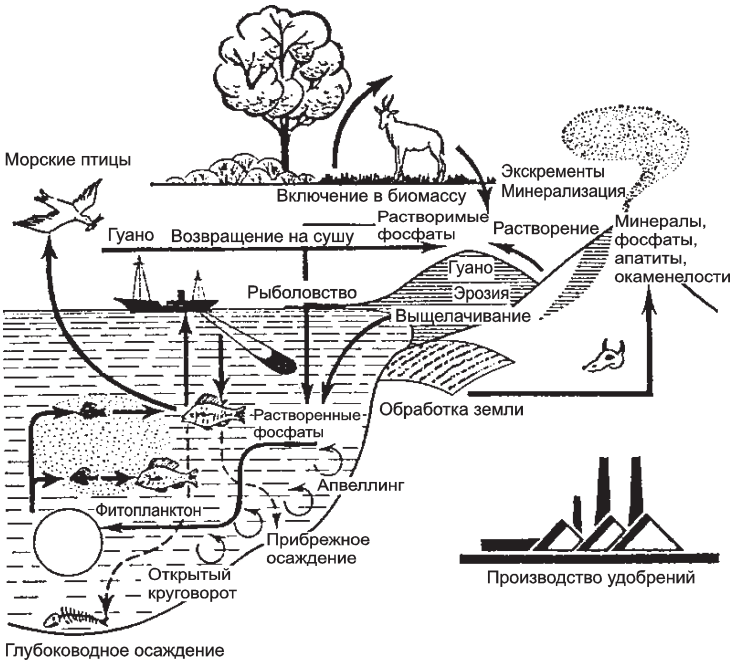



**Рисунок 15.30 — Круговорот фосфора (по Ф. Рамаду, 1981)**

ды (фосфориты). Из пород неорганический фосфор вовлекается в циркуляцию выщелачиванием и растворением в континентальных водах. Попадая в экосистемы суши, почву, фосфор поглощается растениями из водного раствора в виде неорганического фосфат-иона ($PO^{3-}_4$) и включается в состав различных органических соединений, где он выступает в форме *органического фосфата.*

По пищевым цепям фосфор переходит от растений к другим организмам экосистемы. Химически связанный фосфор попадает с остатками растений и животных в почву, где вновь подвергается воздействию микроорганизмов и превращается в минеральные ортофосфаты, а в дальнейшем происходит повторение цикла.

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

При рассмотрении круговорота фосфора в масштабе биосферы за сравнительно короткий период можно отметить, что он полностью не замкнут. Механизм возвращения фосфора из океанов на сушу в естественных условиях совершенно не способен компенсировать потери этого элемента на седиментацию. В связи с тем, что запасы фосфора на Земле малы (содержание не превышает 1% в земной коре), то любые воздействия человека на биогеохимический круговорот фосфора несут опасность потери фосфора, что делает его круговорот менее замкнутым. П. Дювиньо (1967) подчеркивал, что *«положение однажды окажется весьма угрожающим, и можно согласиться с Уэллсом, Хаксли и Уилсом (1939) в том, что фосфор — наиболее слабое звено в жизненной цепи, которая обеспечивает существование человека».*

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

Основной источник серы, доступный живым организмам, — сульфаты ($SO_4^{2-}$). Доступ неорганической серы в экосистеме облегчает хорошая растворимость многих сульфатов в воде. Растения, поглощая сульфаты, восстанавливают их и вырабатывают серосодержащие аминокислоты (метионин, цистеин, цистин), играющие важную роль в выработке третичной структуры протеинов при формировании дисульфидных мостиков между различными зонами полипептидной цепи.

Подробная схема круговорота серы приведена на рис. 15.31.

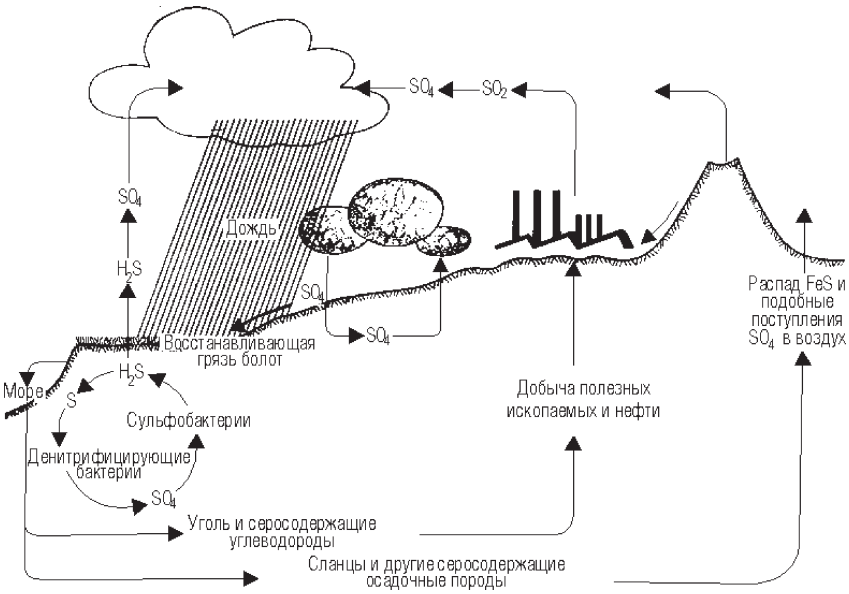



**Рисунок 15.31 — Круговорот серы (по Ф. Рамаду, 1981)**

Здесь хорошо просматриваются многие основные черты биогеохимического круговорота:

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

2. Ключевую роль в быстро обменивающемся фонде играют специализированные микроорганизмы, выполняющие определенные реакции окисления или восстановления. Благодаря процессам окисления и восстановления происходит обмен серы между доступными сульфатами ($SO_4^{2-}$) и сульфидами железа, находящимися глубоко в почве и осадках. Специализированные микроорганизмы выполняют реакции: $H_2S \rightarrow S \rightarrow SO_4^{2-}$— бесцветные, зеленые и пурпурные серобактерии; $SO^{2-}_4 \rightarrow H_2S$ (анаэробное восстановление сульфата) — Desulfovibrio; $H_2S \rightarrow SO_4^{2-}$ (аэробное окисление сульфида) — тиобациллы; органическая S в $SO_4^{2-}$ и $H_2S$ — аэробные и анаэробные гетеротрофные микроорганизмы соответственно. Первичная продукция обеспечивает включение сульфата в органическое вещество, а экскреция животными служит путем возвращения сульфата в круговорот.

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

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

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

В целом экосистеме по сравнению с азотом и фосфором требуется меньше серы. Отсюда сера реже является лимитирующим фактором для растений и животных. Вместе с тем круговорот серы относится к ключевым в общем процессе продукции и разложения биомассы. К примеру, при образовании в осадках сульфидов железа фосфор из нерастворимой формы . переводится в растворимую и становится доступным для организмов. Это подтверждение того, как один круговорот регулируется другим.

На нашей планете ежегодно атмосфера и гидросфера, земная кора и живое вещество обменивается потоками углерода, серы и кислорода (рис. 15.32).

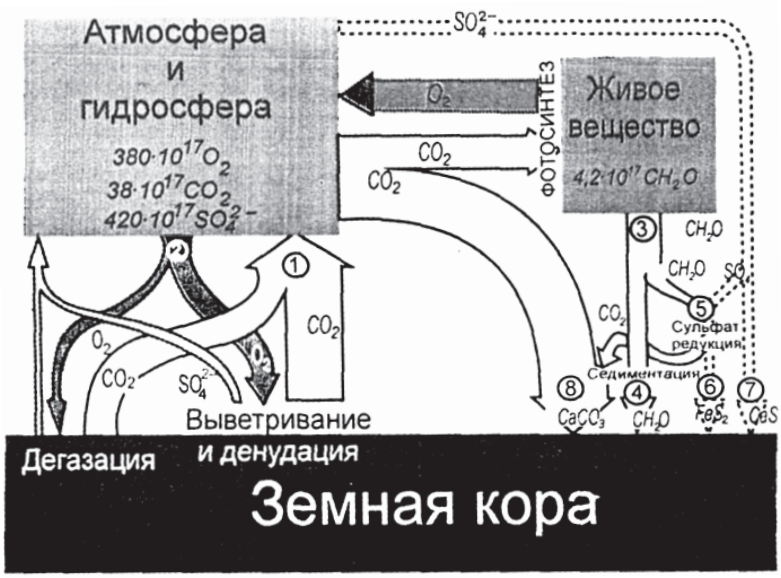



**Рисунок 15.32 — Ежегодный обмен атмосферы и гидросферы, земной коры и живого вещества потоками углерода, серы и кислорода (по А.В. Сочаве на основе модели Р.М. Гаррелиса, с изменениями)**

*Примечание. Цифры в прямоугольниках означают содержание веществ в молях в атмосфере и в биомассе Земли. Углерод в виде углекислого газа покидает земную кору (1); на окисление этого углерода расходуется атмосферный кислород (2). Фотосинтез, возвращая кислород в атмосферу, забирает углекислый газ для синтеза органического вещества ($CH_2O$). Часть органики выпадает из биотического цикла (3) и захоранивается в осадках (4), а также вовлекается в серный цикл (входит в состав бактерий, восстанавливающих серу) (5). Аналогичным образом, сера покидает земную кору в виде оксида; бактерии восстанавливают окисленную серу до сульфида. Сера возвращается в земную кору в виде сульфидов (6) или сульфатов (7). На образование карбонатных пород расходуется значительная часть углекислого газа атмосферы (8).*

## 15.7. Поток энергии в экосистемах

Поддержание жизнедеятельности организмов и круговорот вещества в экосистемах, т. е. существование экосистем, зависит от постоянного притока энергии, необходимой всем организмам для их жизнедеятельности и самовоспроизведения (рис. 15.33).

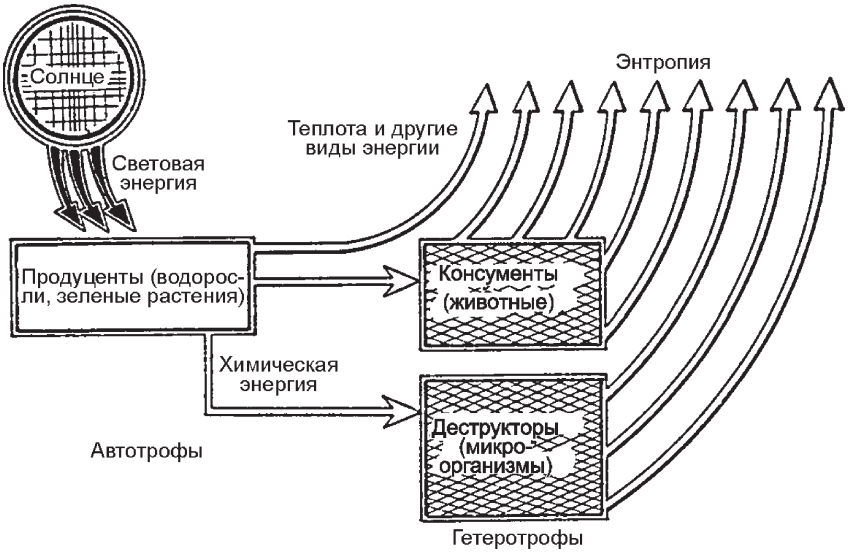



**Рисунок 15.33 — Поток энергии в экосистеме (по Ф. Рамаду, 1981)**

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

Одностороний приток энергии как универсальное явление природы происходит в результате действия законов термодинамики. *Первый закон* гласит, что энергия может превращаться из одной формы (например, света) в другую (например, потенциальную энергию пищи), но не может быть создана или уничтожена. *Второй закон* утверждает, что не может быть ни одного процесса, связанного с превращением энергии, без потерь некоторой ее части. Определенное количество энергии в таких превращениях рассеивается в недоступную тепловую энергию, а следовательно, теряется. Отсюда: не может быть превращений, к примеру, пищевых веществ в вещество, из которого состоит тело организма, идущих со 100-процентной эффективностью.

Таким образом, живые организмы являются преобразователями энергии. И каждый раз, когда происходит превращение энер-

гии, часть ее теряется в виде тепла. В конечном итоге вся энергия, поступающая в биотический круговорот экосистемы, рассеивается в виде тепла. Живые организмы фактически не используют тепло как источник энергии для совершения работы — они используют свет и химическую энергию.

**Рисунок 15.34 — Биотический круговорот веществ: пищевая цепь (по А.Г. Банникову и др., 1985)**

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

Типичный пример: животное поедает растения. Это животное, в свою очередь, может быть съедено другим животным. Таким путем может происходить перенос энергии через ряд организмов — каждый последующий питается предыдущим, поставляющим ему сырье и энергию (рис. 15.34).

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

Обычно различают три типа пищевых цепей. Пищевая цепь хищников начинается с растений и переходит от мелких организмов к организмам все более крупных размеров. На суше пищевые цепи состоят из трех-четырех звеньев (рис. 15.11, 15.34, 15.35).

Одна из простейших пищевых цепей имеет вид (рис. 15.11):

растение → заяц → волк

продуцент → травоядное → плотоядное

Широко распространены и такие пищевые цепи:

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

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

В водных и, в частности, морских экосистемах пищевые цепи хищников, как правило, длиннее, чем в наземных. Широко распространен тип пищевых отношений, представленный на рис. 15.35 и табл. 15.7.

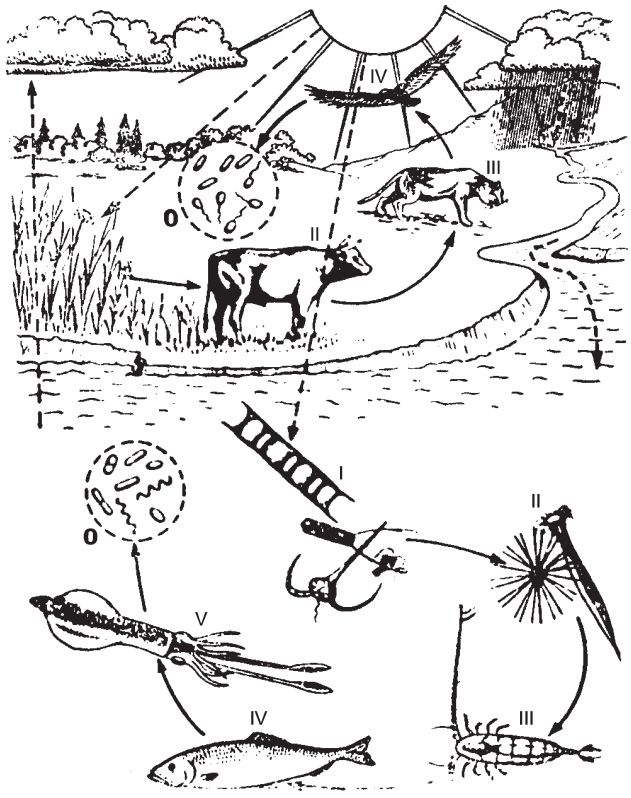



**Рисунок 15.35 — Пищевые цепи в наземной и водной экосистемах (из Ф. Рамада, 1981)**

*I — продуценты, II — травоядные, III, IV, V — плотоядные, O — деструкторы*

**Таблица 15.7 — Структура пищевой цепи в морской экосистеме (по Ф. Рамаду, 1981)**

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

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

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

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

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

Третий тип пищевых цепей, начинающихся с отмерших остатков растений, трупов и экскрементов животных, относят к *дет-*

*ритным* (сапрофитным) *пищевым цепям* или к *детритным цепям разложения.* В детритных пищевых цепях наземных экосистем важную роль играют лиственные леса, большая часть листвы которых не употребляется в пищу травоядными животными и входит в состав подстилки из опавших листьев. Листья измельчаются многочисленными детритофагами — грибами, бактериями, насекомыми (например, коллембола) и т. д., дальше заглатываются земляными (дождевыми) червями, которые осуществляют равномерное распределение гумуса в поверхностном слое земли, образуя так называемый мулль (рис. 15.36). На этом уровне у грибов закладывается мицелий. Разлагающие микроорганизмы, завершающие цепь, производят окончательную минерализацию мертвых органических остатков. В целом типичные детритные пищевые цепи наших лесов можно представить следующим образом:

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

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

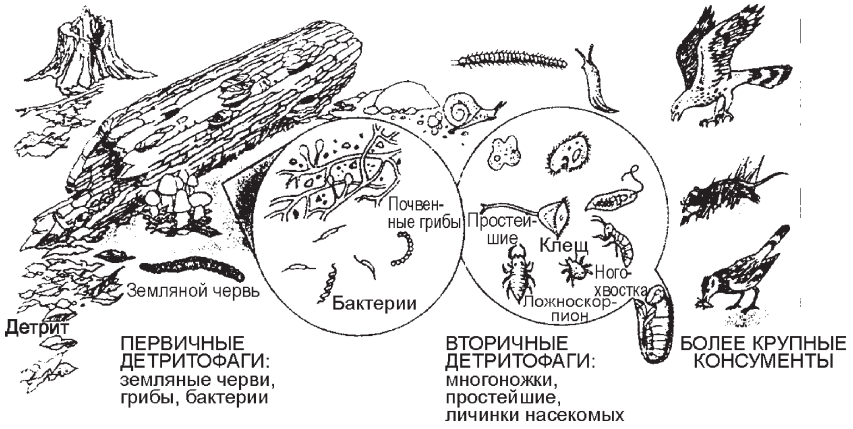



**Рисунок 15.36 — Детритная пищевая цепь в наземной экосистеме (по Б. Небелу, 1993)**

В рассмотренных схемах пищевых цепей каждый организм представлен как питающийся другими организмами какого-то одного типа. Реальные же пищевые связи в экосистеме намного сложнее, так как животное может питаться организмами разных

типов из одной и той же пищевой цепи или из разных пищевых цепей, например, хищники верхних трофических уровней. Нередко животные питаются как растениями, так и другими животными. Их называют *всеядными.* Таким образом, все три типа пищевых цепей всегда сосуществуют в экосистеме так, что ее представители объединены многочисленными пересекающимися пищевыми связями, а все вместе они образуют пищевую *(трофическую) сеть* (рис. 15.37, 15.38).

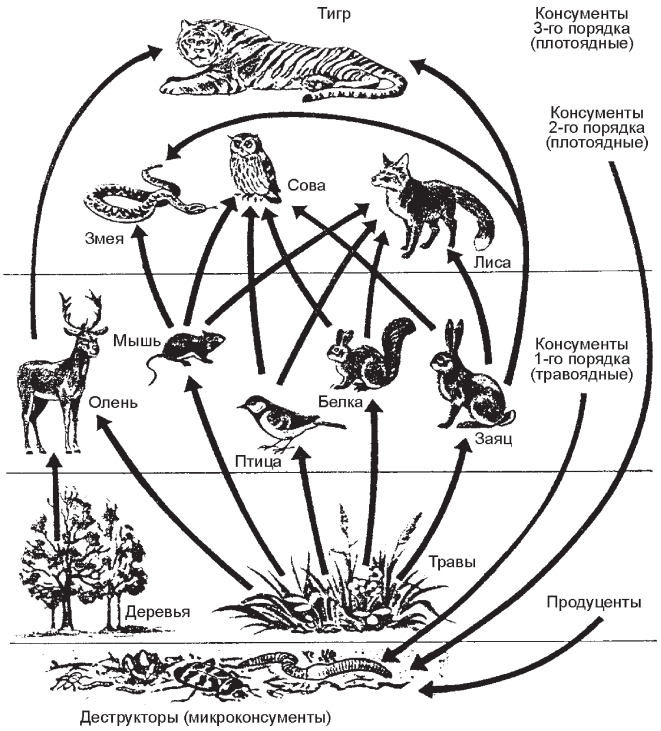



**Рисунок 15.37 — Пищевая сеть и направление потока вещества в наземных экосистемах (по Е. А. Криксунову и др., 1995)**

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

**Экологические пирамиды.** Внутри каждой экосистемы трофические сети имеют хорошо выраженную структуру, которая ха-

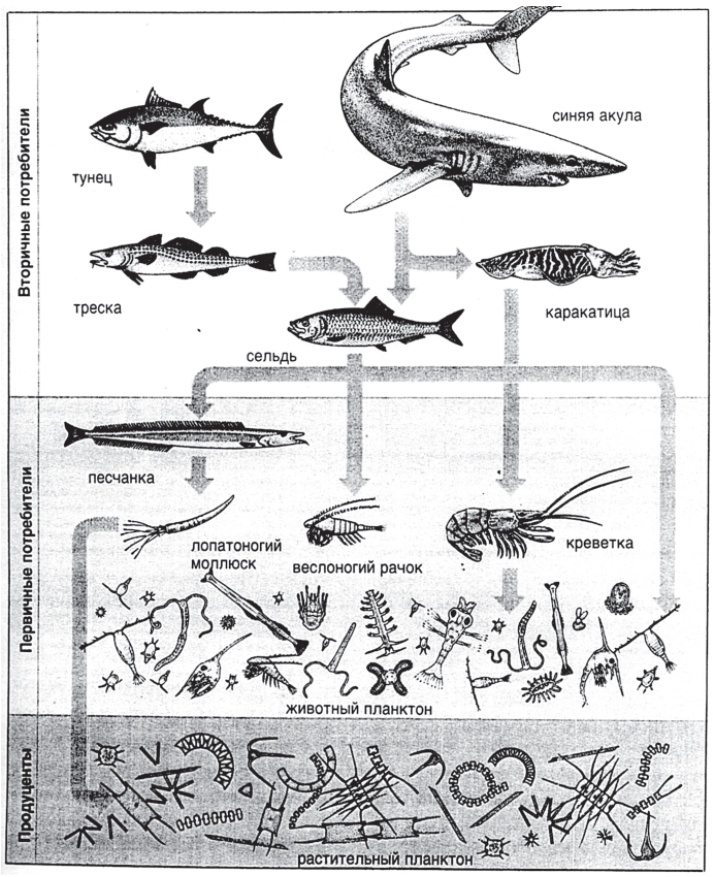



**Рисунок 15.38 — Пищевая сеть и направление потока вещества в водных экосистемах**

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

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

— их высота пропорциональна длине рассматриваемой пищевой цепи, т. е. числу содержащихся в ней трофических уровней;

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

*Пирамиды численности.* Они представляют собой наиболее простое приближение к изучению трофической структуры экосистемы. При этом сначала подсчитывают число организмов на данной территории, сгруппировав их по трофическим уровням и представив в виде прямоугольника, длина (или площадь) которого пропорциональна числу организмов, обитающих на данной площади (или в данном объеме, если это водная экосистема). Установлено основное правило, которое гласит, что в любой среде растений больше, чем животных, травоядных больше, чем плотоядных, насекомых больше, чем птиц, и т. д. (рис. 15.39, 15.40).

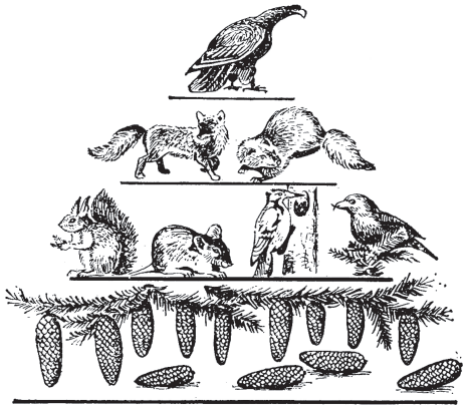


**Рисунок 15.39 — Упрощенная схема пирамиды численности (по Г. А. Новикову, 1979)**

Пирамиды численности отражают плотность организмов на каждом трофическом уровне. В построении различных пирамид численности отмечается большое разнообразие. Нередко они перевернуты (рис. 15.41).

Например, в лесу насчитывается значительно меньше деревьев (первичные продуценты), чем насекомых (растительноядные). Подобная же картина наблюдается в пищевых цепях сапрофитов и паразитов.

*Пирамида биомассы.* Отражает более полно пищевые взаимоотношения в экосистеме, так как в ней учитывается суммарная масса организмов *(биомасса)* каждого трофического уровня. Прямоугольники в пирамидах биомассы отображают массу организ-

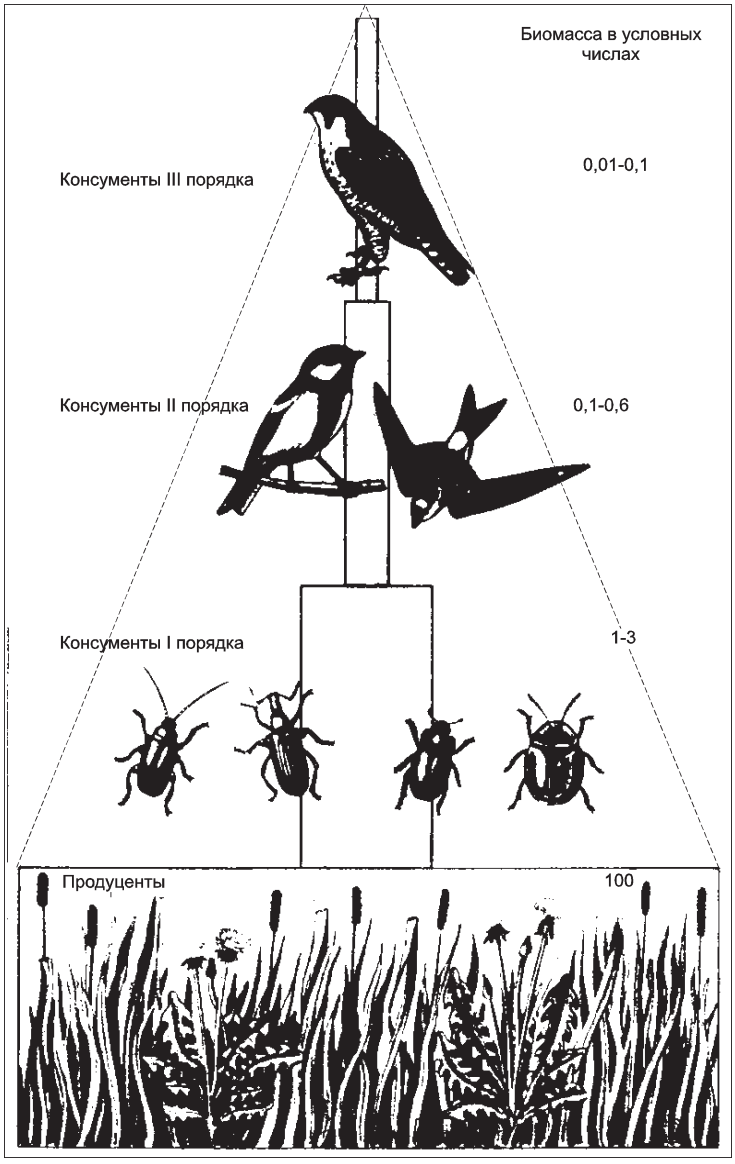



**Рисунок 15.40 — Экологическая пирамида численности (чисел)**

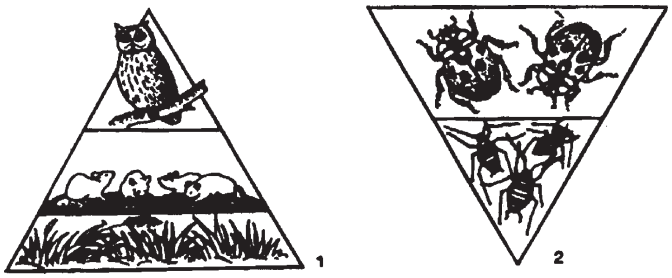



**Рисунок 15.41 — Пирамиды численности (по Е. А. Криксунову и др., 1995)**

*Примечание: 1 — прямая; 2 — перевернутая*

мов каждого трофического уровня, отнесенную к единице площади или объема. Форма пирамиды биомассы нередко сходна с формой пирамиды численности. Характерно уменьшение биомассы на каждом следующем трофическом уровне (рис. 15.42, 15.43).

Пирамиды биомассы, так же, как и численности, могут быть не только прямыми, но и перевернутыми (рис. 15.44). Перевернутые пирамиды биомассы свойственны водным экосистемам, в которых первичные продуценты, например, фитопланктонные водоросли, очень быстро делятся, а их потребители — зоопланк-

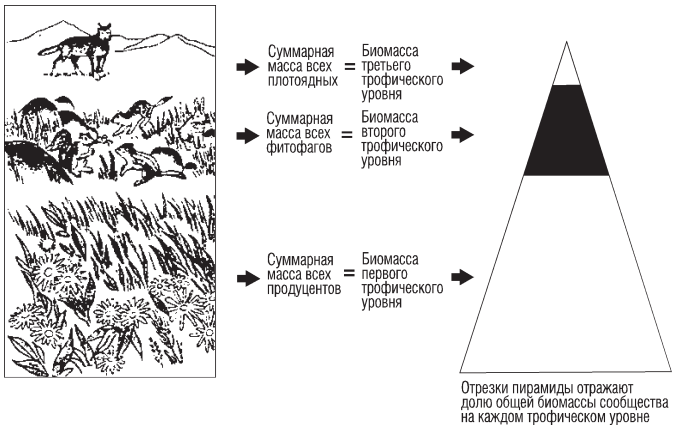



**Рисунок 15.42 — Пирамида биомассы (по Б. Небелу, 1993)**

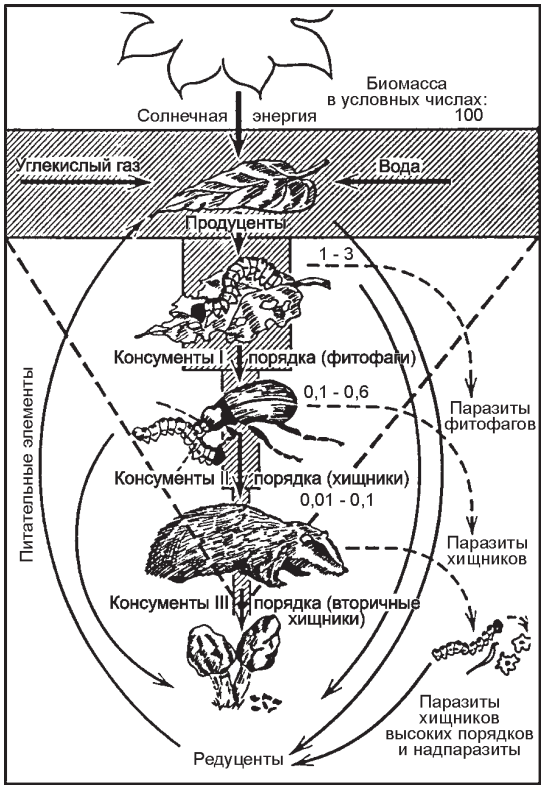



**Рисунок 15.43 — Пирамида биомассы (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

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

тонные ракообразные — гораздо крупнее, но имеют длительный цикл воспроизводства. В частности, это относится к пресноводной среде, где первичная продуктивность обеспечивается микроскопическими организмами, скорость обмена веществ которых повышена, т. е. биомасса мала, производительность велика.

*Пирамида энергии.* Наиболее фундаментальным способом отображения связей между организмами на разных трофических уровнях служат пирамиды энергии. Они представляют эффективность преобразования энергии и продуктивность пищевых цепей, строятся подсчетом количества энергии (ккал), аккумулированной единицей поверхности за единицу времени и используемой организ-

мами на каждом трофическом уровне. Так, можно относительно легко определить количество энергии, накопленной в биомассе, и

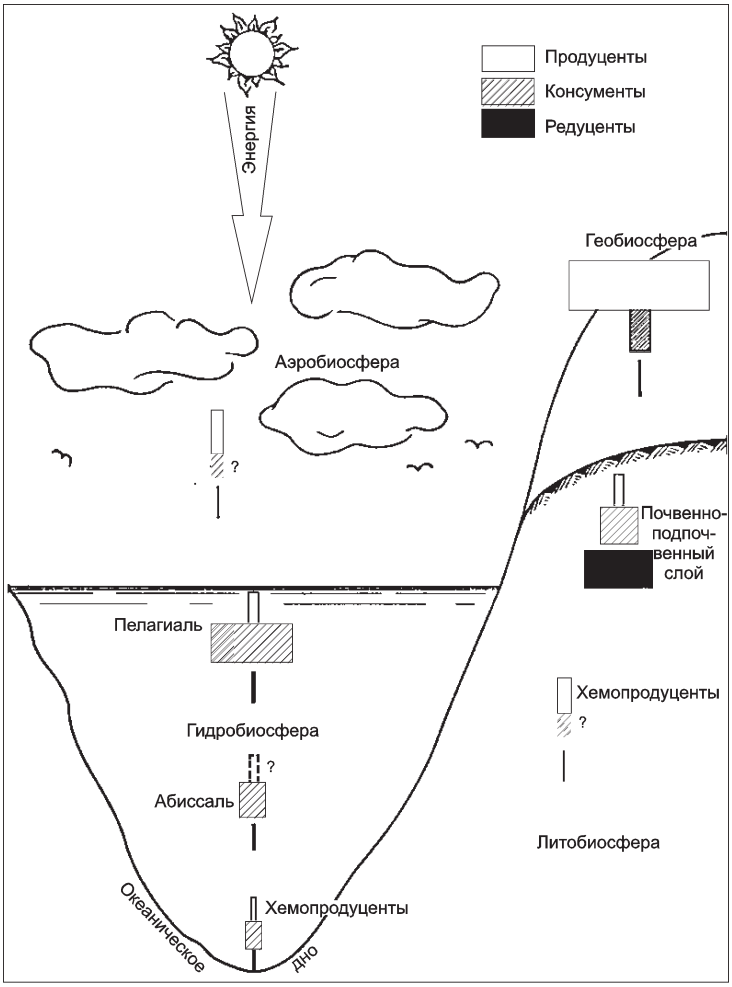



**Рисунок 15.44 — Типы пирамид биомассы в различных подразделениях биосферы (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

сложнее оценить общее количество энергии, поглощенной на каждом трофическом уровне. Построив график (рис. 15.45), можно констатировать, что деструкторы, значимость которых представляет-

ся небольшой в пирамиде биомассы, а в пирамиде численности наоборот, получают значительную часть энергии, проходящей через экосистему. При этом только часть всей этой энергии остается в организмах на каждом трофическом уровне экосистемы и сохраняется в биомассе, остальная часть используется для удовлетворения метаболических потребностей живых существ: поддержание существования, рост, воспроизводство. Животные также расходуют значительное количество энергии и для мышечной рабо-

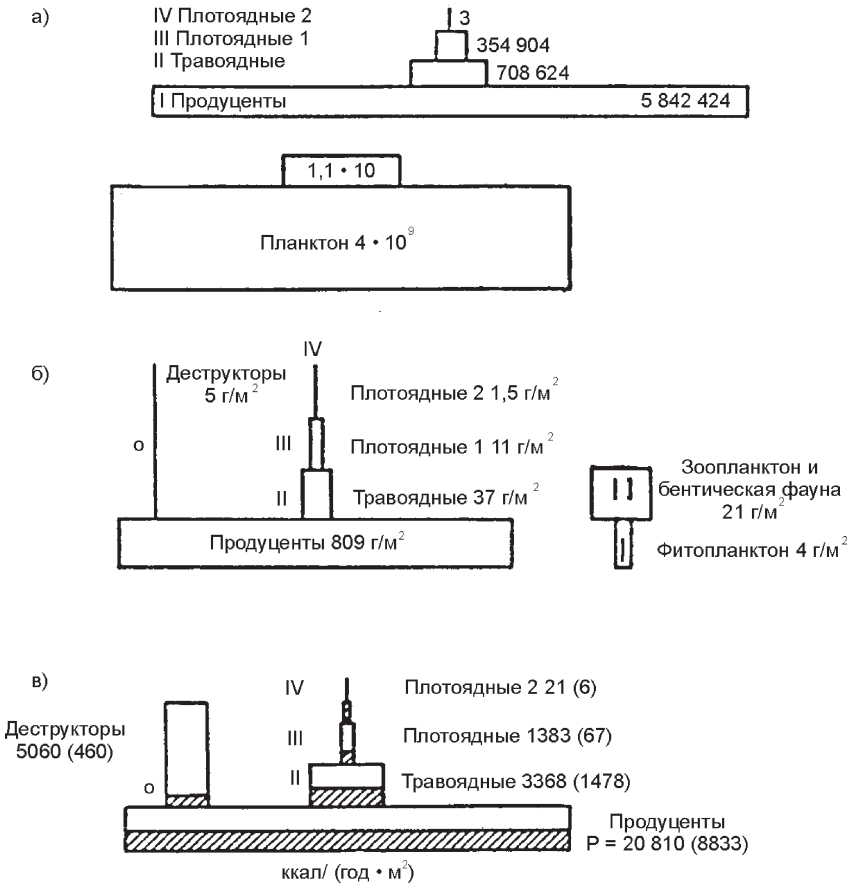



**Рисунок 15.45 — Экологические пирамиды (по Е. Одуму, 1959)**
*а — пирамида численности, б — пирамида биомассы, в — пирамида энергии; заштрихованные прямоугольники обозначают чистую продукцию*

ты. Рассмотрим более подробно, что происходит с энергией при ее передаче через пищевую цепь (рис. 15.46).

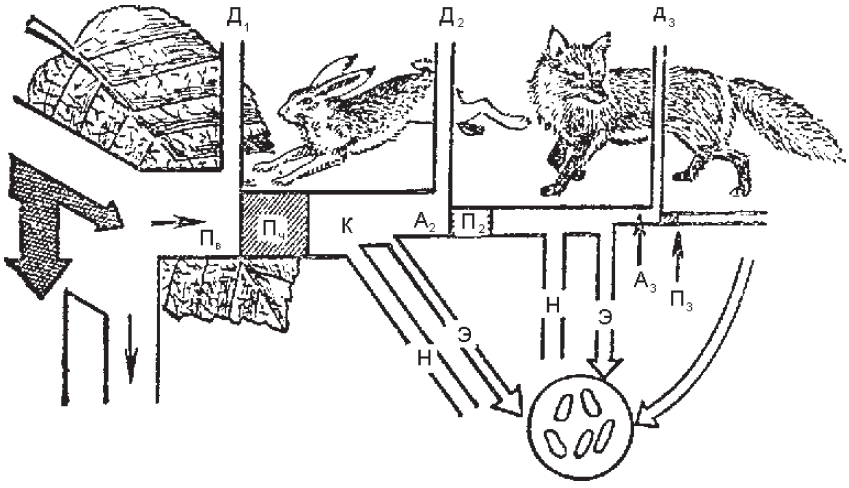



**Рисунок 15.46 — Поток энергии через три уровня трофической цепи (по П. Дювиньо и М. Тангу, 1968)**

Ранее уже было отмечено, что солнечная энергия, полученная растением, лишь частично используется в процессе фотосинтеза. Фиксированная в углеводах энергия представляет собой валовую продукцию экосистемы ($П_в$). Углеводы идут на построение протоплазмы и рост растений. Часть их энергии затрачивается на дыхание ($Д_1$). Чистая продукция ($П_ч$) определяется по формуле:

$$П_ч = П_в - Д_1 .$$

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

$$П_в = П_ч + Д_1$$

Определенное количество созданных продуцентами веществ служит кормом (К) фитофагов. Остальное, как итог, отмирает и перерабатывается редуцентами (Н). Ассимилированный фитофагами корм ($А_2$) лишь частично используется для образования их биомассы ($П_2$). Главным образом он растрачивается на обеспечение энергией процессов дыхания ($Д_2$) и в определенной степени выводится из организма в виде выделений и экскрементов (Э).

Поток энергии, проходящий через второй трофический уровень, выражается следующим образом:

$$А_2 = П_2 + Д_2 .$$

Консументы второго порядка (хищники) не истребляют всю биомассу своих жертв. При этом из того количества ее, которое они уничтожают, только часть используется на создание биомассы их собственного трофического уровня. Остальная же часть в основном затрачивается на энергию дыхания, выделяется с экскретами и экскрементами. Поток энергии, проходящий через уровень консументов второго порядка (плотоядные), выражается формулой:

$$А_3 = П_3 + Д_3 .$$

Подобным образом можно проследить совокупность пищевой цепи и до последнего трофического уровня. Распределив по вертикали различные затраты энергии на трофических уровнях, получим полную картину пищевой пирамиды в экосистеме (рис. 15.47). Поток энергии, выражающийся количеством ассимилированного вещества по цепи питания, на каждом трофическом уровне уменьшается или:

$$П_ч > П_2 > П_3 \text{ и т. д.}$$

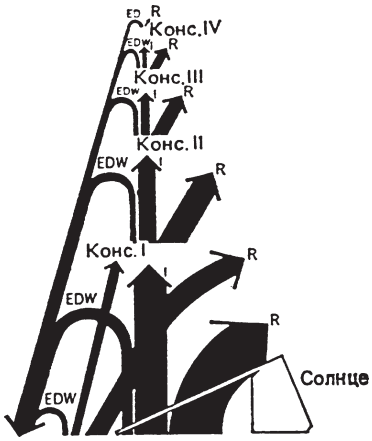



**Рисунок 15.47 — Пирамида энергии (из Ф. Рамада, 1981)**
*E - энергия, выделяемая с метаболитами, D - естественные смерти, W — фекалии, R-дыхание*

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

Последующим гетеротрофам передается только 10-20% исходной энергии. Используя закон пирамиды энергий, нетрудно подсчитать, что количество энергии, доходящее до третичных плотоядных (V трофический уровень), составляет около 0,0001 энергии, поглощенной продуцентами. Отсюда следует, что передача энергии с одного

уровня на другой происходит с очень малым КПД. Это объясняет ограниченное количество звеньев в пищевой цепи независимо от того или иного биоценоза.

Е. Одум (1959) в предельно упрощенной пищевой цепи —*люцерна → теленок → ребенок* оценил превращение энергии, проиллюстрировал величину ее потерь. Допустим, рассуждал он, имеется посев люцерны на площади 4 га. На этом поле кормятся телята (предполагается, что они едят только люцерну), а 12-летний мальчик питается исключительно телятиной. Результаты расчетов, представленные в виде трех пирамид: численности, биомассы и энергии (рис. 15.48, 15.49), — свидетельствуют, что люцерна использует всего 0,24% всей падающей на поле солнечной энергии, теленком усваивается 8% этой продукции и только 0,7% биомассы теленка обеспечивает развитие ребенка в течение года.*

Е. Одум, таким образом, показал, что только одна миллионная доля приходящейся солнечной энергии превращается в биомассу плотоядного, в данном случае способствует увеличению массы ребенка, а остальное теряется, рассеивается в деградированной форме в окружающей среде. Приведенный пример наглядно иллюстрирует очень низкую экологическую эффективность экосистем и ма-

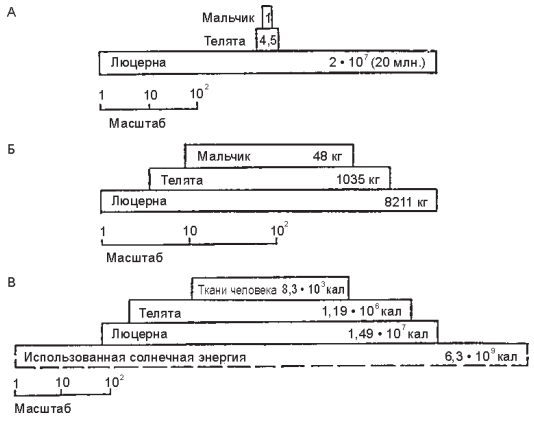



**Рисунок 15.48 — Упрощенная экосистема: люцерна — телята — мальчик (по Е. Одуму, 1959).**

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

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

лый КПД при превращении в пищевых цепях. Можно констатировать следующее: если 1000 ккал (сут. м$^2$) зафиксировано продуцентами, то 10 ккал (сут. м$^2$) переходит в биомассу травоядных и только 1 ккал (сут. м$^2$) — в биомассу плотоядных. Поскольку определенное количество вещества может быть использовано каждым биоценозом неоднократно, а порция энергии один раз, то целесообразнее говорить, что в экосистеме происходит каскадный перенос энергии (рис. 15.33).

Консументы служат управляющим и стабилизирующим звеном в экосистеме (рис. 15.49).

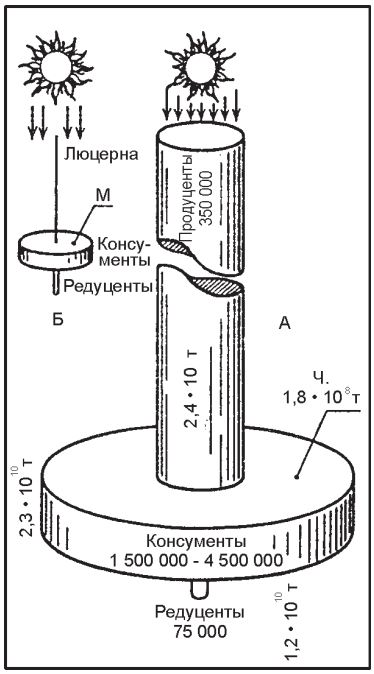



**Рисунок 15.49 — Волчок жизни - схема, иллюстрирующая управляющее и стабилизирующее значение консументов в экосистеме (по Н. Ф. Реймерсу, 1990):**

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

Консументы порождают спектр разнообразия в ценозе, препятствуя монополии доминантов. *Правило управляющего значения консументов* можно с полным основанием отнести к достаточно фундаментальным. Согласно кибернетическим воззрениям, управляющая система должна быть сложнее по структуре, чем управляемая, то становится ясной причина множественности видов консументов. Управляющее значение консументов имеет и энергетическую подоснову. Поток энергии, проходящий через тот или другой трофический уровень, не может абсолютно определяться наличием пищи в нижележащем трофическом уровне. Всегда остается, как известно, достаточный «запас», так как полное уничтожение корма привело бы к гибели потребителей. Эти общие закономерности наблюдаются в рамках популяцион-

ных процессов, сообществ, уровней экологической пирамиды, биоценозов в целом.

### 15.8. Продуктивность экосистем

Продуктивность экосистем тесно связана с потоком энергии, проходящим через ту или иную экосистему. В каждой экосистеме часть приходящей энергии, попадающей в трофическую сеть, накапливается в виде органических соединений. Безостановочное производство биомассы (живой материи) — один из фундаментальных процессов биосферы. Органическое вещество, создаваемое продуцентами в процессе фотосинтеза или хемосинтеза, называют *первичной продукцией экосистемы* (сообщества). Количественно ее выражают в сырой или сухой массе растений или в энергетических единицах — эквивалентном числе калорий или джоулей. Первичной продукцией определяется общий поток энергии через биотический компонент экосистемы, а следовательно, и биомасса живых организмов, которые могут существовать в экосистеме (рис. 15.50).

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

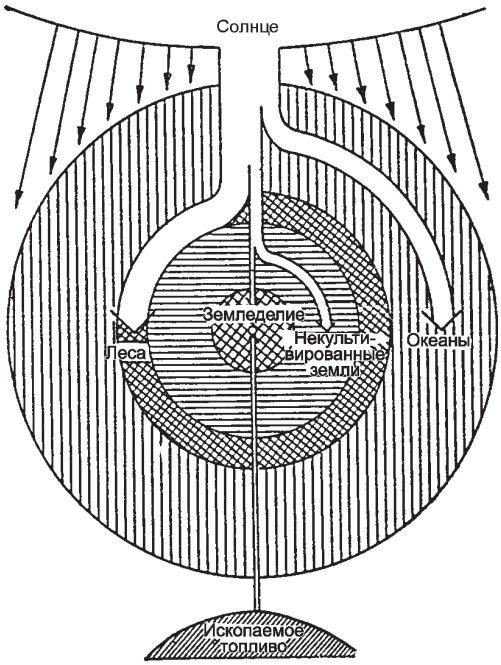



**Рисунок 15.50 — Первичная продукция больших подразделений биосферы (из Ф. Рамада, 1981)**

*Примечание: интенсивность продукции пропорциональна густоте штриховки*

*валовой первичной продуктивностью* (ВПП). Около 20% этой энергии расходуется растениями на дыхание и фотодыхание. Скорость накопления органического вещества за вычетом этого расхода называется *чистой первичной продуктивностью* (ЧПП). Это энергия, которую могут использовать организмы следующих трофических уровней. Количество органического вещества, накопленного гетеротрофными организмами, называется *вторичной продукцией.* Вторичную продукцию вычисляют отдельно для каждого трофического уровня, так как прирост массы на каждом из них происходит за счет энергии, поступающей с предыдущего. Гетеротрофы, включаясь в трофические цепи, в конечном итоге живут за счет чистой первичной продукции сообщества. Полнота ее расхода в разных экосистемах различна. Постепенное увеличение

общей биомассы продуцентов отмечается, если скорость изъятия первичной продукции в цепях питания отстает от темпов прироста растений.

Мировое распределение первичной биологической продукции весьма неравномерно. Чистая продукция меняется от 3000 г/м$^2$/год до нуля в экстрааридных пустынях, лишенных растений, или в условиях Антарктиды с ее вечными льдами на поверхности суши, а запас биомассы — соответственно от 60 кг/ м$^2$ до нуля. Р. Уиттекер (1980) делит по продуктивности все сообщества на четыре класса:

1. Сообщества высшей продуктивности, 3000-2000 г/м$^2$/год. Сюда относятся тропические леса, посевы риса и сахарного тростника. Запас биомассы в этом классе продуктивности весьма различен и превышает 50 кг/м$^2$ в лесных сообществах и равен продуктивности у однолетних сельскохозяйственных культур,

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

3. Сообщества умеренной продуктивности, 1000-250 г/м$^2$/ год. К этому классу относятся посевы основной массы возделываемых сельскохозяйственных культур, степи. Биомасса степей меняется в пределах 0,2-5 кг/м$^2$.

4. Сообщества низкой продуктивности, ниже 250 г/м$^2$/год — пустыни, полупустыни (в отечественной литературе их называют чаще опустыненными степями), тундры.

Биомасса и первичная продуктивность основных типов экосистем представлена в таблице 15.8 и рисунке 15.51.

На территории России в зонах достаточного увлажнения первичная продуктивность увеличивается с севера на юг, с увеличением притока тепла и продолжительности вегетационного периода (сезона). Годовой прирост растительности изменяется от 20 ц/га на побережье и островах Северного Ледовитого океана до более чем 200 ц/га в Краснодарском крае, на Черноморском побережье Кавказа (рис. 15.52).

**Таблица 15.8 — Биомасса и первичная продуктивность основных типов экосистем (по Т. А. Акимовой, В. В. Хаскину, 1994)**

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

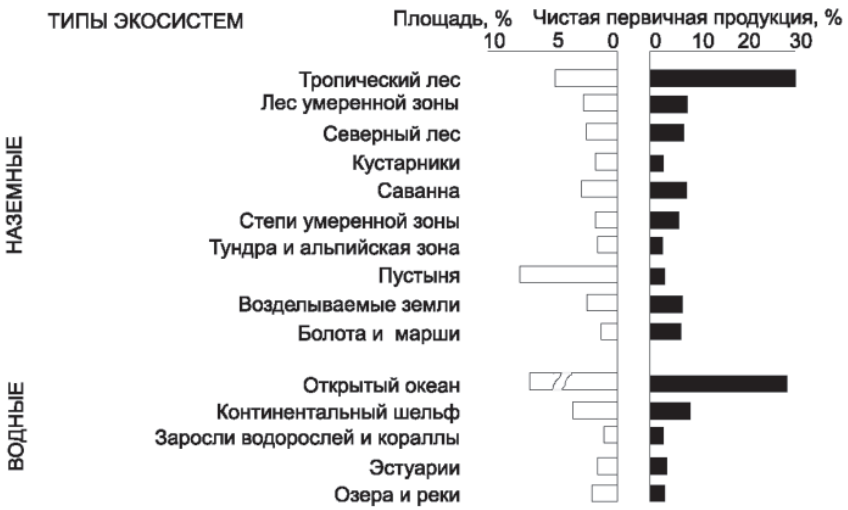



**Рисунок 15.51 — Первичная продукция различных экосистем**

Общая годовая продуктивность сухого органического вещества на Земле составляет 150-200 млрд. тонн. Две трети его образуется на суше, третья часть — в океане (рис. 15.53).

Практически вся чистая первичная продукция Земли служит для поддержки жизни всех гетеротрофных организмов. Энергия, недоиспользованная консументами, запасается в их телах, гумусе

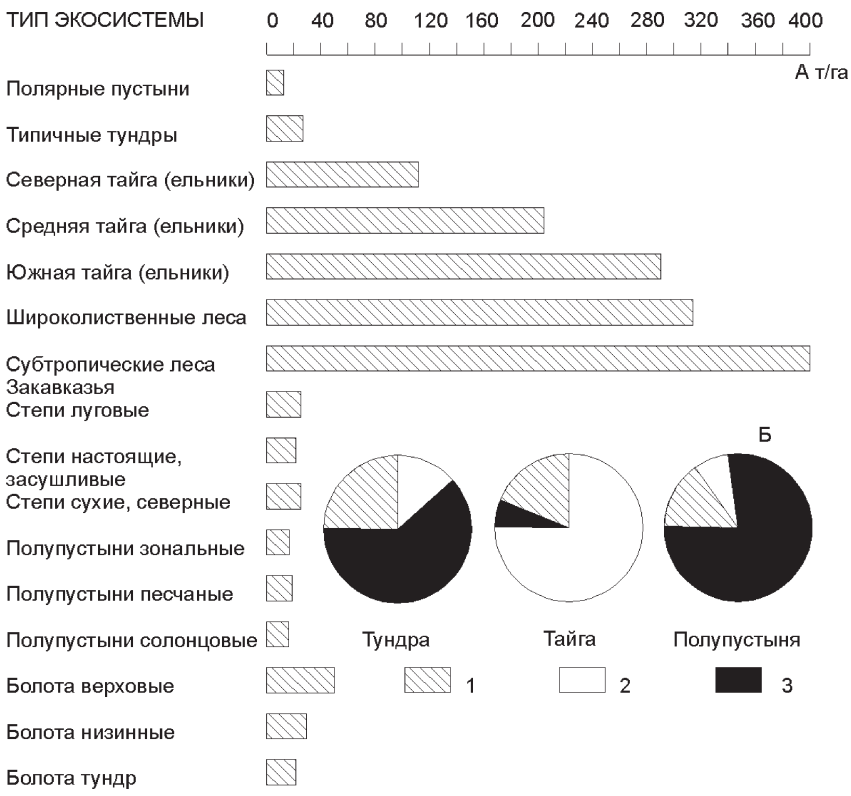



**Рисунок 15.52 — Запасы фитомассы (А) основных экосистем европейской территории России и соотношение (в %) частей фитомассы (Б):**

*1 — зеленые части растений, 2— надземные многолетние одревесневшие части, 3 — подземные части*

почв и органических осадках водоемов. Питание людей большей частью обеспечивается сельскохозяйственными культурами, занимающими около 10% площади суши. Годовой прирост культурных растений равен примерно 16% от всей продуктивности суши, большая часть которой приходится на леса.

Половина урожая идет непосредственно на питание людей, остальное — на корм домашним животным, используется в промышленности и теряется в отходах. Всего человек потребляет около 0,2% первичной продукции Земли. Ресурсы, имеющиеся на Зем-

**Рисунок 15.53 — Суммарная биомасса (1) и продукция (2) органического вещества (округленно) в Мировом океане за год в миллиардах тонн (сырая масса), по Н. Ф. Реймерсу, 1990**

ле, включая продукцию животноводства и результаты промысла на суше и в океане, могут обеспечить ежегодно только 50% потребностей современного населения Земли.

За успехами в мировом производстве продовольствия скрывается тот факт, что с 1950 по 1988 гг. среднедушевое производство продовольствия сократилось в 43 развивающихся странах (из них 22 африканские страны), где проживает каждый седьмой житель планеты. Самый большой спад наблюдается в Африке. Здесь в период между 1960 и 1988 гг. среднее производство продовольствия в перерасчете на душу населения упало на 21%. Предполагается, что в ближайшие 25 лет оно сократится еще на 30%. Осо-

бенно трудно обеспечить население вторичной продукцией. В рацион человека должно входить не менее 30 г белков в день.

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

### 15.9. Динамика экосистем

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

**Циклические изменения** сообществ отражают суточную, сезонную и многолетнюю периодичность внешних условий и проявления эндогенных ритмов организмов. Суточная динамика экосистем связана главным образом с ритмикой природных явлений и носит строго периодический характер. Нами уже было рассмотрено, что в каждом биоценозе имеются группы организмов, активность жизни у которых приходится на разное время суток. Одни активны днем, другие — ночью. Отсюда в составе и в соотношении отдельных видов биоценоза той или иной экосистемы происходят периодические изменения, так как отдельные организмы на определенное время выключаются из него. Суточную динамику биоценоза обеспечивают как животные, так и растения. Как известно, у растений в течение суток изменяются интенсивность и характер физиологических процессов — ночью не происходит фотосинтез, нередко у растений цветки раскрываются только в ночные часы и опыляются ночными животными, другие приспособлены к опылению днем. Суточная динамика в биоценозах, как правило, выражена тем сильнее, чем значительнее разница температур, влажности и других факторов среды днем и ночью.

Более значительные отклонения в биоценозах наблюдаются при сезонной динамике. Это обусловлено биологическими циклами организмов, которые зависят от сезонной цикличности явлений природы. Так, смена времени года значительное влияние оказывает на жизнедеятельность животных и растений (спячка, зимний сон, диапауза и миграции у животных; периоды цветения, плодоношения, активного роста, листопада и зимнего покоя у растений). Сезонной изменчивости подвержена нередко и ярус-

ная структура биоценоза. Отдельные ярусы растений в соответствующие сезоны года могут полностью исчезать, например, состоящий из однолетников травянистый ярус. Длительность биологических сезонов в разных широтах неодинакова. В связи с этим сезонная динамика биоценозов арктической, умеренной и тропической зон различна. Она выражена наиболее четко в экосистемах умеренного климата и в северных широтах.

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

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

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

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

*Эндогенетические смены* возникают в результате процессов, которые происходят внутри самого биоценоза. *Последовательная смена одного биоценоза другим называется экологической сукцессией* (от лат. — succession — последовательность, смена). Сукцессия является процессом саморазвития экосистем. В основе сукцессий ле-

жит неполнота биологического круговорота в данном биоценозе. Известно, что живые организмы в результате жизнедеятельности меняют вокруг себя среду, изымая из нее часть веществ и насыщая ее продуктами метаболизма. При сравнительно длительном существовании популяций они меняют свое окружение в неблагоприятную сторону и как результат — оказываются вытесненными популяциями других видов, для которых вызванные преобразования среды оказываются экологически выгодными. В биоценозе происходит таким образом смена господствующих видов. Здесь четко прослеживается *правило* (принцип) *экологического дублирования* (рис. 15.54). Длительное существование биоценоза возможно лишь в том случае, если изменения среды, вызванные деятельностью одних живых организмов благоприятны для других, с противоположными требованиями.

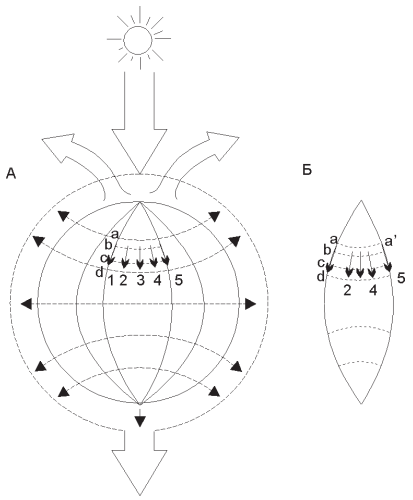



**Рисунок 15.54 — Потоки энергии и механизм обеспечения надежности биотических систем в биосфере (по Н. Ф. Реймерсу, 1994):**

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

На основе конкурентных взаимодействий видов в ходе сукцессии происходит постепенное формирование более устойчивых комбинаций, соответствующих конкретным абиотическим условиям среды. Пример сукцессии, приводящей к смене одного сообщества другим, — зарастание небольшого озера с последующим появлением на его месте болота, а затем леса (рис. 15.55).

Вначале по краям озера образуется сплавна — плавающий ковер из осок, мхов и других растений. Постоянно озеро заполняется отмершими остатками растений — торфом. Образуется болото, постепенно зарастающее лесом. Последовательный ряд посте-

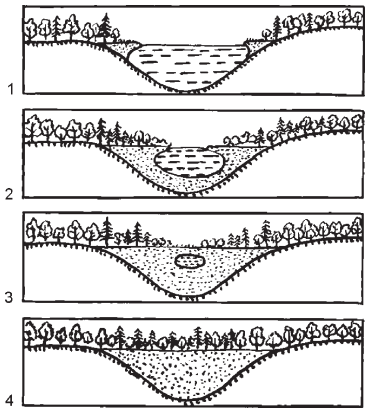



**Рисунок 15.55 — Сукцессия при зарастании небольшого озера (по А. О. Рувинскому и др., 1993)**

пенно и закономерно сменяющих друг друга в сукцессии сообществ называется *сукцессионной серией.*

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

**Типы сукцессионных смен.** Выделяют два главных типа сукцессионных смен: 1 — с участием автотрофного и гетеротрофного населения; 2 — с участием только гетеротрофов. Сукцессии второго типа совершаются лишь в таких условиях, где создается предварительный запас или постоянное поступление органических соединений, за счет которых и существует сообщество: в кучах или буртах навоза, в разлагающейся растительной массе, в загрязненных органическими веществами водоемах и т. д.

**Процесс сукцессии.** По Ф. Клементсу (1916), процесс сукцессии состоит из следующих этапов:

1. Возникновение незанятого жизнью участка.
2. Миграция на него различных организмов или их зачатков.
3. Приживание их на данном участке.
4. Конкуренции их между собой и вытеснение отдельных видов.
5. Преобразование живыми организмами местообитания, постепенной стабилизации условий и отношений.

Сукцессии со сменой растительности могут быть первичными и вторичными.

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

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

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

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

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

5. Заселение крупными растениями, способствующее дальнейшему накоплению и образованию почвы. Ее слой оказывается достаточным для развития кустарников и деревьев. Их опадающие

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

*Вторичная сукцессия* — это восстановление экосистемы, когда-то уже существовавшей на данной территории. Она начинается в том случае, если уже в сложившемся биоценозе нарушены установившиеся взаимосвязи организмов в результате извержения вулкана, пожара, вырубки, вспашки и т. д. Смены, ведущие к восстановлению прежнего биоценоза, получили название в геоботанике *демутационных*. Примером может служить динамика видового разнообразия на острове Кракатау после полного уничтожения аборигенной флоры и фауны вулканическим взрывом в 1893 году (рис. 15.56).

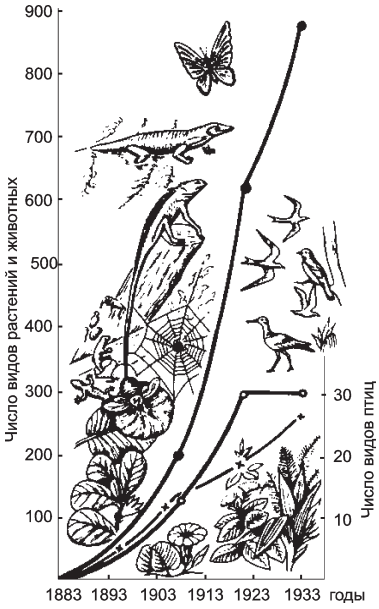



**Рисунок 15.56 — Динамика видового разнообразия на о. Кракатау после полного уничтожения аборигенной флоры и фауны вулканическим взрывом в 1893 г. (по Р. МакАртуру и Е. О. Вильсону, 1967)**

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

Другой пример, вторичная сукцессия сибирского темнохвойного леса (пихтово-кедровой тайги) после опустошительного лесного пожара (рис. 15.57). На выжженных местах из спор, занесенных ветром, появляются мхи-пионеры: через 3-5 лет после пожара наиболее обильны «пожарный мох» — Funaria hygrometrica, Geratodon purpureus и др. Из высших растений весьма быстро заселяют гари Иван-чай (Chamaenerion angustifolium), кото-

рый уже через 2-3 месяца обильно цветет на пожарище, а также вейник наземный (Calamagrostis epigeios) и другие виды.

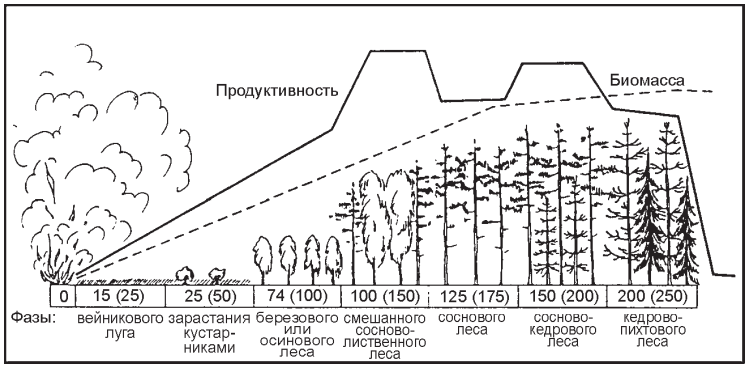



**Рисунок 15.57 — Вторичная сукцессия сибирского темно-хвойного леса (пихтово-кедровой тайги) после опустошительного лесного пожара (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

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

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

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

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

жарком — пустыня. Основные биомы земли — это климаксовые экосистемы соответствующих географических областей.

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

Основными называют четыре типа сукцессионных изменений:

1. В процессе сукцессии виды растений и животных непрерывно сменяются.

2. Сукцессионные изменения всегда сопровождаются повышением видового разнообразия организмов.

3. Биомасса органического вещества увеличивается по ходу сукцессии.

4. Снижение чистой продукции сообщества и повышение интенсивности дыхания — важнейшие явления сукцессии.

Следует также отметить, что смена фаз сукцессии идет в соответствии с определенными правилами. Каждая фаза готовит среду для возникновения последующей. Здесь действует *закон последовательности прохождения фаз развития:* фазы развития природной системы могут следовать лишь в эволюционно закрепленном (исторически, экологически обусловленном) порядке, обычно от относительно простого к сложному, как правило, без выпадения промежуточных этапов, но, возможно, с очень быстрым их прохождением или эволюционно закрепленным отсутствием. Когда экосистема приближается к состоянию климакса, в ней, как и во всех равновесных системах, происходит замедление всех процессов развития. Это положение находит отражение в *законе сукцессионного замедления:* процессы, идущие в зрелых равновесных экосистемах, находящихся в устойчивом состоянии, как правило, проявляют тенденцию к снижению темпов. При этом восстановительный тип сукцессии меняется на вековой их ход, т. е. саморазвитие идет в пределах климакса или узлового развития. Эмпирический закон сукцессионного замедления является следствием *правила Г. Одума и Р. Пинкертона, или правила максимума энергии поддержания зрелой системы:* сукцессия идет в направлении фундаментального сдвига потока энергии в сторону увеличения ее количества, направленного на поддержание системы. Правило Г. Одума и Р. Пинкертона в свою очередь базируется на правиле максимума энергии в биоло-

гических системах, сформулированном А. Лоткой. Вопрос этот в дальнейшем был хорошо разработан Р. Маргалефом, Ю. Одумом и известен как доказательство *принципа «нулевого максимума»,* или минимализации прироста в *зрелой экосистеме:* экосистема в сукцессионном развитии стремится к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности.

Линдеман (1942) экспериментально доказал, что сукцессии сопровождаются повышением продуктивности вплоть до климаксового сообщества, в котором превращение энергии происходит наиболее эффективно. Данные исследований сукцессии дубовых и дубово-ясеневых лесов показывают, что на поздних стадиях их продуктивность действительно возрастает. Однако при переходе к климаксному сообществу обычно происходит снижение общей продуктивности. Таким образом, продуктивность в старых лесах ниже, чем в молодых, которые в свою очередь могут иметь меньшую продуктивность, чем предшествовавшие им более богатые видами ярусы травянистых растений. Сходное падение продуктивности наблюдается и в некоторых водных системах. Для этого есть несколько причин. Одна из них то, что накопление питательных веществ в растущей биомассе леса на корню может вести к уменьшению их круговорота. Снижение общей продуктивности могло быть просто результатом уменьшения жизненности особей по мере увеличения их среднего возраста в сообществе.

**Рисунок 15.58 — Изменения общей продуктивности, дыхания и биомассы в ходе типичной сукцессии (Tribe et al, 1974)**

Изменения в общей продуктивности, дыхании и биомассе в ходе типичной сукцессии показаны на рисунке 15.58.

Можно видеть, что в климаксном сообществе эти параметры становятся более или менее постоянными. Верхний предел накопления биомассы достигается тогда, когда общие потери на дыхание *(R)* становятся почти равными общей первичной продуктивности (P), т. е. отношение *P/R* приближается к единице.

Основные изменения в экосистеме во время сукцессии приведены в таблице 15.9.

**Таблица 15.9 — Основные изменения в экосистеме во время типичной вторичной сукцессии (по Н. Грину и др., 1993)**

| Особенности | Стадия развития экосистемы | |
|---|---|---|
| | незрелая (ранняя) | зрелая (поздняя) |
| Отношение общей продукции к дыханию (P/R) | Высокое (>1) | Приближается к 1 |
| Чистая продуктивность сообщества | Высокая | Низкая |
| Пищевые цепи | Линейные, в основном пастбищные | Трофическая сеть, в основном детритная |
| Общее количество органического материала (или биомасса) | Малое | Большое * |
| Видовое разнообразие | Небольшое | Большое |
| Структура сообщества | Простая | Сложная (ярусность, много микроместообитаний) |
| Специализация по нишам | Широкая | Узкая |
| Размеры организмов | Малые | Крупные |
| Приспособительные стратегии видов (п. 10.4) | «r-стратегия» | «К-стратегия» |

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

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

В ходе сукцессии увеличивается замкнутость биогеохимических круговоротов веществ. Примерно за 10 лет с момента начала восстановления растительного покрова разомкнутость круговоротов уменьшается со 100 до 10%, а далее она еще больше снижается, достигая минимума в климаксовой фазе. *Правило увеличения*

---

**В большинстве растительных и в некоторых животных сукцессиях максимум видового разнообразия достигается до наступления климакса.*

*замкнутости биогеохимического круговорота веществ в ходе сукцессии,* со всей уверенностью можно утверждать, нарушается антропогенной трансформацией растительности и вообще естественных экосистем. Несомненно, это ведет к длинному ряду аномалий в биосфере и ее подразделениях.

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

При потере одного или группы видов в результате их уничтожения (антропогенное исчезновение местообитаний, реже вымирание) достижение климакса не является полным восстановлением природной обстановки. Фактически это новая экосистема, потому что в ней возникли новые связи, утеряны многие старые, сложилась иная «притертость» видов. В старое состояние экосистема вернуться не может, так как утерянный вид восстановить невозможно.

При изменении любого абиотического или биотического фактора, например, при устойчивом похолодании, интродукции нового вида, вид, который плохо приспособлен к новым условиям, ожидает один из трех путей (рис. 15.59).

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

2. *Адаптация.* В генофонде могут присутствовать аллели, которые позволят отдельным особям выжить в новых условиях и оставить потомство. Через несколько поколений под действием естественного отбора возникает популяция, хорошо приспособленная к изменившимся условиям существования.

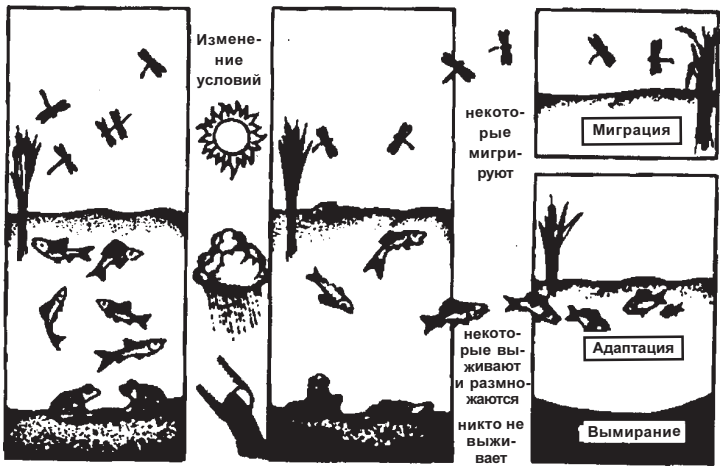



**Рисунок 15.59 — Эволюционная сукцессия (по Б. Небелу, 1993)**

3. *Вымирание.* Если ни одна особь популяции не может мигрировать, опасаясь воздействия неблагоприятных факторов, а те уходят за пределы устойчивости всех индивидов, то популяция вымрет, а ее генофонд исчезает. Если одни виды вымирают, а выжившие особи других размножаются, адаптируются и изменяются под действием естественного отбора, можно говорить об *эволюционной сукцессии.*

*Закон эволюционно-экологической необратимости* гласит: экосистема, потерявшая часть своих элементов или сменившаяся другой в результате дисбаланса экологических компонентов, не может вернуться к первоначальному своему состоянию в ходе сукцессии, если в ходе изменений произошли эволюционные (микроэволюционные) перемены в экологических элементах (сохранившихся или временно утерянных). В том случае, когда какие-то виды утеряны в промежуточных фазах сукцессии, то данная потеря может быть функционально скомпенсирована, но не полностью. При снижении разнообразия за критический уровень, ход сукцессии искажается, и фактически климакс, идентичный прошлому, достигнут не может быть.

Для оценки характера восстановленных экосистем закон эволюционно-экологической необратимости имеет важное значение. При потере элементов это, по сути дела, совершенно экологически новые природные образования с вновь образовавшимися закономер-

ностями и связями. Так, перенос в прошлом выбывшего из состава экосистемы вида в ходе его реакклиматизации не является механическим его возвращением. Это фактически внедрение нового вида в обновленную экосистему. Закон эволюционно-экологической необратимости подчеркивает направленность эволюции не только на уровне биосистем, но и на всех других иерархических уровнях биоты.

### 15.10. Биосфера как глобальная экосистема

Биосфера является глобальной экосистемой. Как уже было отмечено ранее, биосфера расчленена на *геобиосферу, гидробиосферу* и *аэробиосферу* (рис. 2.6). Геобиосфера имеет подразделения в соответствии с основными средообразующими факторами: террабиосфера и литобиосфера — в пределах геобиосферы, маринобиосфера (океанобиосфера) и аквабиосфера — в составе гидробиосферы. Данные образования называют подсферами. Ведущим средообразующим фактором в их образовании является физическая фаза среды жизни: воздушно-водная в аэробиосфере, водная — пресноводная и соленоводная в гидробиосфере, твердо-воздушная в террабиосфере и твердоводная в литобиосфере.

В свою очередь, все они распадаются на слои: аэробиосфера — на тропобиосферу и альтобиосферу; гидробиосфера — на фотосферу, дисфотосферу и афотосферу.

Структурообразующие факторы здесь, помимо физической среды, энергетика (свет и тепло), особые условия формирования и эволюции жизни — эволюционные направления проникновения биоты на сушу, в ее глубины, в пространства над землей, бездны океана, несомненно, различны. Вместе с апобиосферой, парабиосферой и другими под- и надбиосферными слоями они составляют так называемый «слоеный пирог жизни» и геосферы (экосферы) ее существования в пределах границ мегабиосферы (рис. 15.60).

Перечисленные образования в системном отношении — это крупные функциональные части фактически общеземной или субпланетарной размерности. Общая иерархия подсистем биосферы представлена на рисунке 15.61.

Ученые считают, что в биосфере имеется по меньшей мере 8-9 уровней относительно самостоятельных круговоротов веществ в пределах взаимосвязи 7 основных вещественно-энергетических экологических компонентов и 8-го — информационного (рис. 15.62).

Глобальные, региональные и местные круговороты веществ незамкнуты и в рамках иерархии экосистем частично «пересека-

**Рисунок 15.60 — Протяженность биосферы по вертикали и соотношение поверхностей, занятых основными структурными единицами (по Ф. Рамаду, 1981)**

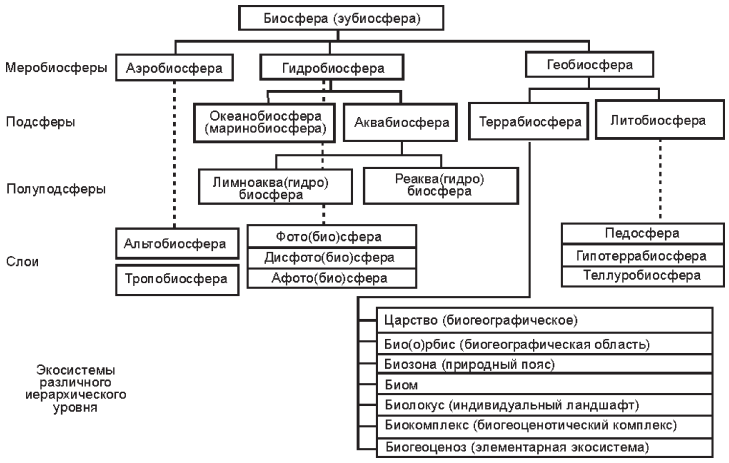



**Рисунок 15.61 — Иерархия экосистем биосферы (по Н. Ф. Реймерсу, 1994)**

ются». Вещественно-энергетическое, а отчасти и информационное «сцепление» обеспечивает целостность экологических надсистем вплоть до биосферы в целом.

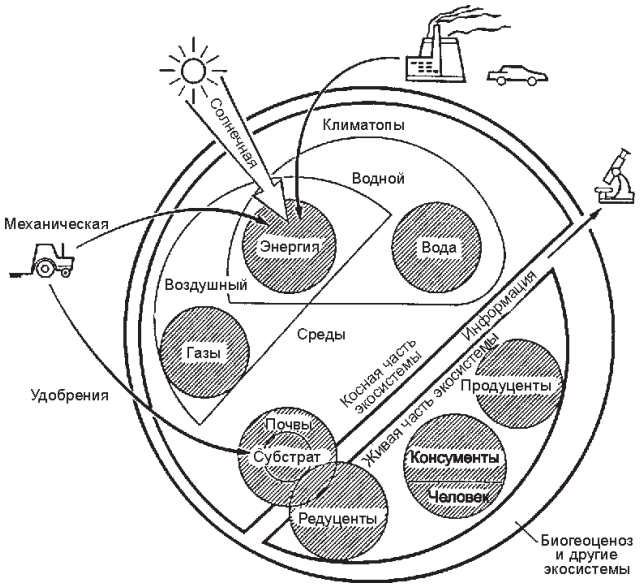



**Рисунок 15.62 — Экологические компоненты (по Н. Ф. Реймерсу, 1994)**

**Общие закономерности организации биосферы.** Биосферу формируют в большей степени не внешние факторы, а внутренние закономерности. Важнейшим свойством биосферы является взаимодействие живого и неживого, нашедшего отражение в законе биогенной миграции атомов В. И. Вернадского, и рассмотрено нами в п. 15.6.

Закон биогенной миграции атомов дает возможность человечеству сознательно управлять биогеохимическими процессами как в целом на Земле, так и в ее регионах.

Количество живого вещества в биосфере, как известно, не подвержено заметным изменениям. Эта закономерность была сформулирована в виде *закона константности количества живого вещества В. И. Вернадского:* количество живого вещества биосферы для данного геологического периода есть константа. Практи-

чески данный закон является количественным следствием закона внутреннего динамического равновесия для глобальной экосистемы — биосферы. Поскольку живое вещество в соответствии с законом биогенной миграции атомов есть энергетический посредник между Солнцем и Землей, то его количество или должно быть постоянным, или должны меняться его энергетические характеристики. Закон физико-химического единства живого вещества (все *живое вещество* Земли физико-химически едино) исключает значительные перемены в последнем свойстве. Отсюда для живого вещества планеты неизбежна количественная стабильность. Она характерна в полной мере и для числа видов.

Живое вещество как аккумулятор солнечной энергии должно одновременно реагировать как на внешние (космические) воздействия, так и на внутренние изменения. Снижение или увеличение количества живого вещества в одном месте биосферы должно приводить к процессу с точностью наоборот в другом месте, потому что освободившиеся биогены могут быть ассимилированы остальной частью живого вещества или будет наблюдаться их недостаток. Здесь следует учитывать скорость процесса, в случае антропогенного изменения намного более низкую, чем прямое нарушение природы человеком.

Помимо константности и постоянства количества живого вещества, нашедшего отражение в *законе физико-химического единства живого вещества,* в живой природе наблюдается постоянное сохранение информационной и соматической структуры, несмотря на то, что она и несколько меняется с ходом эволюции. Данное свойство было отмечено Ю. Голдсмитом (1981) и получило название *закона сохранения структуры биосферы* — информационной и соматической, или *первого закона экодинамики.*

Для сохранения структуры биосферы живое стремится к достижению состояния зрелости или экологического равновесия. *Закон стремления к климаксу — второй закон экодинамики Ю. Голдсмита,* относится к биосфере и другим уровням экологических систем, хотя и имеется специфика — биосфера более закрытая система, чем ее подразделения. Единство живого вещества биосферы и гомологичность строения ее подсистем приводят к тому, что сложно переплетены эволюционно возникшие на ней живые элементы различного геологического возраста и первоначального географического происхождения. Переплетение различных по пространственно-временному генезису элементов во всех экологических

уровнях биосферы отражает *правило* или *принцип гетерогенеза живого вещества.* Данное сложение не является хаотичным, а подчинено принципам экологической дополнительности (комплементарности), экологического соответствия (конгруэнтности) и другим закономерностям. В рамках экодинамики Ю. Голдсмита это *третий ее закон — принцип экологического порядка, или экологического мутуализма,* указывающий на глобальное свойство, обусловленное влиянием целого на его части, обратного воздействия дифференцированных частей на развитие целого и т. п., которое в сумме ведет к сохранению стабильности биосферы в целом.

Взаимопомощь в рамках экологического порядка, или системный мутуализм, утверждается *законом упорядоченности заполнения пространства и пространственно-временной определенности:* заполнение пространства внутри природной системы из-за взаимодействия между ее подсистемами упорядочено так, что позволяет реализоваться гомеостатическим свойствам системы с минимальными противоречиями между частями внутри ее. Из данного закона следует невозможность длительного существования «ненужных» природе случайностей, включая и чуждые ей создания человеком. В число правил мутуалистического системного порядка в биосфере входит и *принцип системной дополнительности,* который гласит, что подсистемы одной природной системы в своем развитии обеспечивают предпосылку для успешного развития и саморегуляции других подсистем, входящих в ту же систему.

К четвертому закону экодинамики Ю. Голдсмита относят *закон самоконтроля и саморегуляции живого:* живые системы и системы под управляющим воздействием живого способны к самоконтролю и саморегулированию в процессе их адаптации к изменениям в окружающей среде. В биосфере самоконтроль и саморегуляция происходят в ходе каскадных и цепных процессов общего взаимодействия — в ходе борьбы за существование естественного отбора (в самом широком смысле этого понятия), адаптации систем и подсистем, широкой коэволюции и т. д. При этом все эти процессы ведут к положительным «с точки зрения» природы результатам — сохранению и развитию экосистем биосферы и ее как целого.

Связующим звеном между обобщениями структурного и эволюционного характера служит правило *автоматического поддержания глобальной среды обитания:* живое вещество в ходе саморегуляции и взаимодействия с абиотическими факторами автодинамически поддерживает среду жизни пригодную для ее развития. Данный

процесс ограничен изменениями космического и общеземного экосферного масштаба и происходит во всех экосистемах и биосистемах планеты, как каскад саморегуляции, достигающей глобального размаха. Правило автоматического поддержания глобальной среды обитания следует из биогеохимических принципов В. И. Вернадского, правил сохранения видовой среды обитания, относительной внутренней непротиворечивости и служит константой наличия в биосфере консервативных механизмов и одновременно подтверждением правила системно-динамической комплементарности.

О космическом воздействии на биосферу свидетельствует *закон преломления космических воздействий:* космические факторы, оказывая воздействие на биосферу и особенно ее подразделения, подвергаются изменению со стороны экосферы планеты и потому по силе и времени проявления могут быть ослаблены и сдвинуты или даже полностью утерять свой эффект. Обобщение здесь имеет значение в связи с тем, что зачастую идет поток синхронного воздействия солнечной активности и других космических факторов на экосистемы Земли и населяющие ее организмы (рис. 15.63).

Следует отметить, что многие процессы на Земле и в ее биосфере хотя и подвержены влиянию космоса и предполагаются циклы солнечной активности с интервалом в 1850, 600,400, 178, 169,88,83,33,22,16, 11,5(11,1), 6,5 и 4,3 года, сама биосфера и ее подразделения не обязательно во всех случаях должны реагиро-

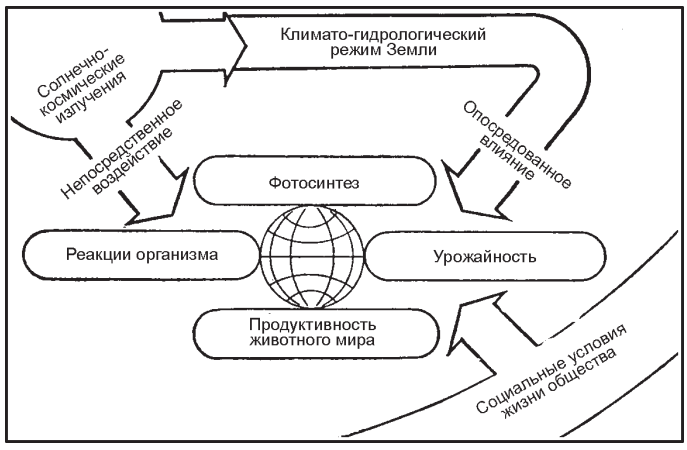



**Рисунок 15.63 — Пути космического влияния на биосферу**

вать с той же цикличностью. Космические воздействия системы биосферы могут блокировать нацело или частично.

### 15.11. Деятельность человека и эволюция биосферы

Э.И. Колчинский (1988) в эволюции биосферы выделяет следующие тенденции: постепенное увеличение общей ее биомассы и продуктивности; прогрессивное накопление аккумулированной солнечной энергии в поверхностных оболочках Земли; увеличение информационной емкости биосферы, проявляющейся в нарастающем росте органических форм, увеличении числа геохимических барьеров и возрастании дифференцированности физико-географической структуры биосферы; усиление некоторых биогеохимических функций живого вещества и появление новых функций; усиление преобразующего воздействия жизни на атмосферу, гидросферу, литосферу и увеличение роли живого вещества, продуктов его жизнедеятельности в геологических, геохимических и физико-географических процессах; расширение сферы действия биологического (биотического) круговорота и усложнение его структуры. Несомненно, к этому перечню необходимо отнести трансформирующее воздействие на биосферу человеческой деятельности, не исключая нисходящую ветвь эволюции биосферы — все эволюционирующие системы не являются бессмертными, а имеют «начало» и «конец» своего существования. Так, в эволюции живого вещества имеется непрерывный поток генетической информации, а в геноме человека есть гены от всего ряда его предков, то в составе биосферы имеются виды различного географического возраста — «экогеноэлементы», или «биоэлементы» экосистем. Происходит эволюционная замена данных экогеноэлементов (биоэлементов), иногда в региональных рамках полная замена, с исчезновением предшественников.

Не могло не изменить естественных процессов массовое истребление человеком растений и животных, к примеру, плиоценовое исчезновение крупных животных, по всей вероятности, происходило не только из-за прямого преследования, но и в результате нарушения цепей питания, в целом пищевых сетей, что вело к преобразованию экосистем. Современное уничтожение видов, которое идет намного быстрее, чем во времена плиоценового перепромысла, должно вести и ведет к процессам, обратным к названным Э. И. Колчинским — снижается биомасса, про-

дуктивность и информационность биосферы, меняется характер аккумуляции солнечной энергии в поверхностных оболочках планеты и т. п. Отсюда закономерности эволюции биосферы необходимо рассматривать как в прогрессивном, так и в регрессивном плане.

Как нам уже известно, эволюция живого началась с возникновения форм преджизни, а в дальнейшем и праорганизмов (раздел 2.3.). С этого геологического времени начал действовать *принцип Реди:* живое происходит только от живого, между живым и неживым веществом существует непроходимая граница, несмотря на то, что имеется постоянное взаимодействие. В дальнейшем данное обобщение было заново сформулировано В. И. Вернадским в 1924 году. Именно этот принцип служит подосновой сложения экосистем в рамках таких закономерностей, как разграничение между живым и неживым. Взаимосвязь между ними формирует дополнительность и соответствие внутри биотического сообщества и связь биотоп — биоценоз.

В реальной эволюции принцип Реди проявляется весьма многообразно — способы видообразования, сложения био-, экобио- и экосистем многочисленны, хотя и подчиняются общим законам биологической микро- и макроэволюции, а также экогенез. На разных этапах развития биосферы процессы в ней не были одинаковыми, несмотря на то, что шли по аналогичным схемам. Наличие ярко выраженного круговорота веществ, согласно *закону глобального замыкания биогеохимического круговорота,* является обязательным свойством биосферы любого этапа ее развития. Вероятно, это непреложный закон ее существования. Следует особо обратить внимание на *увеличение доли биологического,* а не геохимического, *компонента в замыкании биогеохимического круговорота веществ.* Ныне существующий тип биогеохимического обмена, состоящий из автотрофов-процудентов, гетеротрофов-консументов и гетеротрофов-редуцентов со все большим ростом управляющего значения среднего звена, практически сложился в середине мелового периода. Если на первых этапах эволюции преобладал общебиосферный цикл — большой биосферный круг обмена (сначала только в пределах водной среды, а затем разделенный на два подцикла — суши и океана), то в дальнейшем он стал дробиться. Вместо относительно гомогенной биоты появились и все глубже дифференцировались экосистемы различного уровня иерархии и географической дислокации. Приобрели важ-

ное значение малые, биогеоценотические, обменные круги. Возник так называемый «обмен обменов» — стройная система биогеохимических круговоротов с высочайшим значением биотической составляющей.

Деятельность человека ведет к гомогенизации систем биосферы. Все больше «стираются» элементарные экосистемы, превращаясь в «монотонные» агросистемы, однообразные по биогеохимическим характеристикам культурные ландшафты. При этом снижается степень замкнутости биогеохимических циклов. Вероятно, в этом заключается секрет накопления в биосфере, и в первую очередь в атмосфере, малых газовых примесей, выброса тех веществ, которые, естественно, образуются в меньшем количестве и обычно ранее утилизировались биотой практически полностью. Чем больше организмы воздействовали на среду биосферы, тем интенсивнее шла эволюция. Этот *принцип максимума эффекта внешней работы, закон саморазвития биосистем или закон исторического развития биологических систем* был сформулирован в 1935 году Э. Бауэром: развитие биологических систем является результатом увеличения их внешней работы — воздействия этих систем на окружающую среду.

Физико-математическое подтверждение вышеназванных обобщений дает *теорема порога возрастания энтропии в биосфере, или теорема К. С. Тринчера,* выведенная в 1964 году, — продукция энтропии живым веществом биосферы возрастает до порога, определяемого уравнением:

$$\frac{dS_{sp}}{dt} \cdot \frac{dS_{sp}}{dt} \cdot (1 - e^{(-t/r)}),$$

где $t$ — абсолютное время;

r — единица биологического (системно характерного) времени;

$S_{sp}$ — специфическая энтропия одного вида живого,

$e$ — основание натурального логарифма.

Важно здесь то, что минимум энтропии возникает при неравномерном распределении веществ в системе. Человеческая деятельность нарушает эту неравномерность, делает живое вещество гомогенным или даже, образно говоря, сдирает «живую кожу» с лика Земли, видоизменяет энтропийные и негэнтропийные процессы.

Антропогенное воздействие на окружающую среду оказалось деструктивным. Эволюция вынуждена идти экстенсивно, под воздействием внешних факторов, с темпом, диктуемым не ходом естественных явлений, а трансформацией природы человеком. Закон исторического развития биосистем работает не в полной мере или совсем не работает в силу того, что роль биотического воздействия на среду относительно снизилась. Преобладает преобразующая деятельность человека. Здесь вслед за прямым уничтожением видов следует ожидать самодеструкции живого. Этот процесс фактически и идет в виде массового размножения отдельных организмов, разрушающих сложившиеся экосистемы. Насколько такое положение опасно для биосферы? Все зависит от темпов изменений. Следует учесть, что эволюция биосферы не была равномерной (рис. 15.64), и, несмотря на увеличение степени совершенства биогеохимического круговорота, этот процесс не шел гладко.

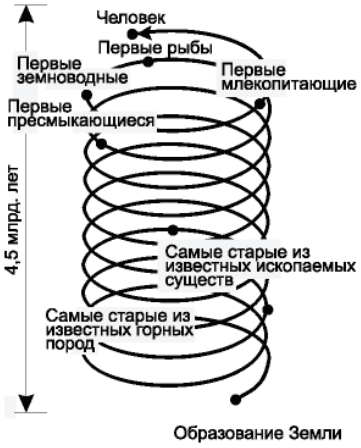



**Рисунок 15.64 — Спираль времени**

*Закрученная в спираль лента графически изображает 4,5 млрд. лет истории Земли. Отсчет времени начинается (нижний конец ленты) с формирования нашей планеты. Стрелками указаны ключевые моменты в эволюции жизни, обнаруживающие относительную молодость млекопитающих как целостной группы, не говоря уже о человеке, время существования которого — миллион лет или около того — указано на самом верху ленты. Одно деление нанесенной на ленте шкалы соответствует приблизительно 5 млн. лет.*

Сегодня известны эволюционные катастрофы, происшедшие на нашей планете. Как уже было рассмотрено ранее, 650 млн. лет назад эволюционно-экологический кризис привел к «внезапному» исчезновению многих видов одноклеточных водорослей. На рубеже 450 млн. лет назад вымерло большинство панцирных обитателей океана, 230 млн. лет назад исчезли многие виды гигантских амфибий, и, по эволюционным меркам, сравнительно быстро — 65 млн. лет назад — вымерли гигантские рептилии и многие виды других групп организ-

мов. Взгляды ученых на вымирание живых организмов неоднозначны. Так, вымирание гигантских рептилий связывают с похолоданием, прошедшим на Земле в результате падения огромного метеорита-астероида (предполагается, что он образовал крупнейший метеоритный кратер на территории современной Мексики). Похолодание привело к срыву инкубации яиц рептилий, а также могло дать преимущества для эволюции ночных групп животных и привести к исчезновению особо теплолюбивых дневных млекопитающих. Конечно, причины вымирания, его механизмы могли быть и другими. К едва заметным, на взгляд человека, энергетическим перестройкам ведут даже незначительные изменения абиотической среды. Одно несомненно — вид никогда не исчезает один, всегда наблюдается изменение пищевых и информационных сетей. Происходит глобальная перестройка на всех уровнях экосистем. Одни виды исчезают, другие их замещают. Это явление находит отражение в *правиле (принципе) катастрофического толчка:* глобальная природная или природно-антропогенная катастрофа (сближение Земли с другим крупным космическим телом, столкновение с астероидом, резкое изменение климата, обеднение биоты и т. д.) всегда приводит к существенным эволюционным перестройкам, которые относительно прогрессивны для природы (адаптируют ее системы к новым условиям среды), но не обязательно полезны для вида или иной систематической категории, в том числе для человека и его хозяйственной деятельности. В связи с тем, что отмечаются ускорения и замедления эволюции, действует и *принцип прерывности и непрерывности развития биосферы:* процесс медленного эволюционного изменения организмов закономерно прерывается фазами бурного развития и вымирания практически без переходных (палеонтологических) форм. Здесь интересен не столько механизм эволюции, а сам факт различного ускорения эволюционных процессов и их направленности. В случае, если ведущую роль в отборе играли верхние уровни природных систем и они же фактически направляли эволюцию, то антропогенные изменения биосферы, которые идут с большей скоростью, могут для нового ускорения эволюционных перестроек дать толчок в любой момент, вследствие чего произойдет капитальная перестройка экологических условий на Земле. Человечество, как биологическое, так и социально-экономическое образование, к таким преобразованиям едва ли готово. Нужны хотя бы общие показатели-рамки для установления, что является опас-

ным, а что еще не грозит опасностью в ходе эволюции среды и жизни. По мнению ряда ученых, такими критическими показателями могут быть точки Пастера и правила одного и десяти процентов. Как известно из раздела 2.3, основной «точкой Л. Пастера» является, когда уровень содержания кислорода в атмосфере Земли в процессе эволюции составил 1% от современного. Аэробная жизнь стала возможной с этого времени, что соответствует геохронологически архею. Считается, что накопление кислорода шло взрывообразно, в течение около 20 тыс. лет. Вторая «точка Пастера» — достижение также в архее содержания кислорода в атмосфере Земли около 10% от современного. Создались предпосылки формирования озоносферы. Появилась возможность жизни на мелководьях, а в дальнейшем и на суше.

Точки Пастера, как и закон пирамиды энергий Р. Линдемана (раздел 15.7), дали основание для формулировки *правил одного и десяти процентов,* получившего название закона Линдемана. Так называемое «магическое число» 1% возникает из соотношения возможностей потребления энергии и «мощностей», необходимых для стабилизации среды. Доля возможного для биосферы потребления общей первичной продукции не превышает одного процента, что следует и из закона Р. Линдемана: около 1% чистой первичной продукции в энергетическом выражении потребляют позвоночные животные как консументы высших порядков, около 10% — беспозвоночные животные как консументы низших порядков, оставшуюся часть — бактерии и грибы-сапрофаги. Человечество, как только на грани XIX—XX столетий стало использовать большее количество продукции биосферы (в 90-х годах XX столетия не менее 10%), так и перестал удовлетворяться *принцип Ле Шателье-Брауна* (примерно с величины 0,5% от общей энергетики биосферы). Принцип Ле Шателье-Брауна гласит, что при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, равновесие смещается в том направлении, при котором эффект внешнего воздействия ослабляется. Так, растительность не давала прироста биомассы в соответствии с увеличением концентрации $CO_2$ и т. д. Прирост связанного растениями углерода наблюдался лишь в XIX столетии.

Достаточно признанным считается порог потребления 5—10% от суммы вещества, который приводит с переходом через него к заметным изменениям в системах природы. Он в большей степени принят на эмпирическо-интуитивном уровне, без различия

форм и характера управления в данных системах. Приближенно намечающиеся переходы для природных систем можно разделить на с организменным и консорционным типом управления и популяционных систем. Для первых порог выхода из стационарного состояния до 1% от потока энергии или «нормы» потребления и порог саморазрушения составляет около 10% от этой «нормы». Для популяционных систем превышение в среднем 10% объема изъятия приводит к выходу этих систем из стационарного состояния.

Обратим внимание на формулировку «выход из стационарного состояния». Для глобальной энергетической системы такой выход, вероятно, происходит в рамках 0,1—0,2% от возмущения общепланетных процессов, т. е. значительно раньше, чем наступают сбои в действии принципа Ле Шателье-Брауна и заметные природные аномалии. В подтверждение вышесказанного можно указать на то, что опустынивание начало существенно расти еще в прошлом веке. Трудно доказать или опровергнуть антропоген ность климатических процессов, происходящих в последние два столетия.

Эволюционные переходы в биосфере занимают относительно небольшое время. *Правила усиления интеграции биологических систем И. И. Шмальгаузена* гласят, что в процессе эволюции биологические системы становятся все более интегрированными, со все более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию. Н. Ф. Реймерс в работе «Системные основы природопользования» указывал на то, что разрушение более 3-х уровней иерархии экосистем абсолютно необратимо и катастрофично. Для поддержания надежности биосферы обязательна множественность конкурентно взаимодействующих экосистем. Таким путем шла эволюция биосферы. Антропогенные же воздействия нарушают этот ход. *Правило множественности экосистем* вытекает и из правила экологического дублирования, вообще теории надежности. Здесь интеграция оказывается «скользящей» по иерархической лестнице экосистем.

### 15.12. Развитие биосферы в ноосферу — сферу разума

С появлением человеческого общества, под влиянием которого в современных условиях происходит дальнейшая эволюция биосферы, приводит к изменению качественного состава самой

биосферы, к ее переходу в ноосферу. Под ноосферой понимают сферу взаимодействия природы и общества, в котором разумная деятельность людей становится главным, определяющим фактором развития. Название *«ноосфера»* происходит от греческого «ноос» — разум и, таким образом, обозначает сферу разума. Понятие ноосферы ввел в 1927 году французский ученый-математик Э. Леруа, подразумевая под ним современную геологическую стадию развития биосферы. Э. Леруа отмечал, что пришел к такому представлению вместе со своим другом — геологом и палеонтологом П. Тейером де Шарденом, который в дальнейшем разработал собственное представление о ноосфере. В книге «Феномен человека» автор определил ноосферу как «новый покров», «мыслящий пласт, который, зародившись в конце третичного периода, разворачивается над миром растений и животных — вне биосферы и над ней».

Научное и практическое значение деятельности В. И. Вернадского как основателя учения о биосфере состоит в том, что он впервые во всеоружии знаний своего времени глубоко обосновал *единство человека и биосферы.* Сама живая материя как носитель разума, отмечал В. И. Вернадский, составляет небольшую часть биосферы по массе. Возникновение человеческого общества явилось результатом длительного развития живого вещества в пределах биосферы. Появление человека на Земле предопределило неизбежность возникновения нового состояния биосферы — переход ее в ноосферу, оболочку разума, охваченную целенаправленной деятельностью самого человека. При этом периоду сознательной деятельности человека предшествовал длительный период его дикого, полудикого и в целом стихийного существования. В пределах биосферы возникла первоначально сфера первобытной деятельности человеческого общества, которую нередко называют *антропосферой.* Начало ей положило расселение человека по всей поверхности суши в результате использования огня. Человек, овладев огнем, стал относительно независимым от климата и заселил все континенты, кроме Антарктиды. По свидетельству уникальных палеонтологических находок, человек, зародившись в дебрях Центральной Африки, освоил Европу, Азию, Австралию, а при дальнейшем совершенствовании своего организма достиг просторов Северной и Южной Америки. В ходе развития производительных сил антропосфера, охватывающая стихийную деятельность человеческого общества, объективно должна перейти в

ноосферу — сферу сознательной деятельности. В современную эпоху становление ноосферы теснейшим образом связано с овладением различными формами движения материи — первоначально механической, потом тепловой, химической, атомно-ядерной. На очереди овладение биологических форм движения — создание живых форм с помощью методов и средств биотехнологии и генной инженерии. С этим связано и возникновение новых по качеству круговоротов веществ в биосфере.

В. И. Вернадский, оценивая роль человеческого разума и научной мысли, делает следующие выводы:

1. Ход научного творчества является той силой, которой человек меняет биосферу, в которой он живет.

2. Это проявление изменения биосферы есть неизбежное явление, сопутствующее росту научной мысли.

3. Это изменение биосферы происходит независимо от человеской воли, стихийно, как природный естественный процесс.

4. А так как среда жизни есть организованная оболочка планеты — биосфера, то вхождение в нее в ходе ее геологически длительного существования, нового фактора её изменения — научной работы человечества — есть природный процесс перехода биосферы в новую фазу, в новое состояние — в ноосферу.

5. В переживаемый нами исторический момент мы видим это более ясно, чем могли видеть раньше. Здесь вскрываются перед нами «законы природы». Новые науки — геохимия и биогеохимия — дают возможность впервые выразить некоторые важные черты процесса математически.

Выводы о том, что биосфера неизбежно превратится в ноосферу, т. е. сферу, где разум человека будет играть доминирующую роль в развитии системы человек — природа, получили название *закона ноосферы В. И. Вернадского.*

В дальнейшем эволюции биосферы и переходу ее в ноосферу были посвящены научные работы многих зарубежных и отечественных исследователей. Так, М. М. Камшилов (1974), рассматривая эволюцию биосферы, отмечал (рис. 15.65):

1 — в большом абиотическом круговороте веществ (А) возникла биосфера (Б);

2 — по мере развития жизни она расширяется;

3 — в ней появляется человеческое общество (Ч);

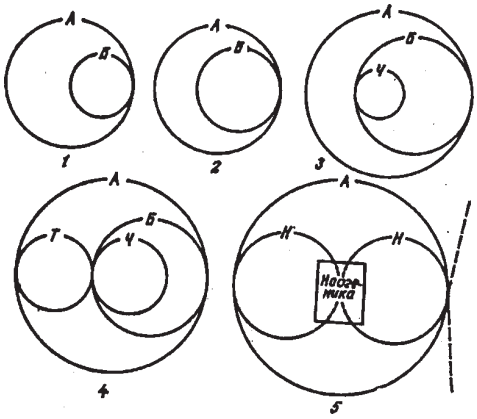



**Рисунок 15.65 — Стадии эволюции биосферы, представленные в виде последовательно вовлекаемых в круговорот циклов (по М. М. Камшилову, 1974)**

4 — человеческое общество начинает поглощать вещество и энергию не только через биосферу, но и непосредственно из абиотической среды (Т);

5 — биосфера, превратившаяся в ноосферу (Н), стала развиваться под контролем разумной деятельности человека *(ноогенез),* управление взаимными отношениями человеческого общества и природы осуществляется с помощью *ноогенетики;* жизнь, развиваясь по пути ноогенеза, все полнее осваивает вещество, энергию и потенциал информации неживой природы, распространяясь за пределы Земли (пунктирные линии).

В XX - начале XXI столетий накопился огромный фактический материал по биосфере, по производственной деятельности человеческого общества. Рождающаяся ноосфера в своих главных проявлениях характеризуется следующими признаками (рис. 15.66):

1. Возрастающим количеством механически извлекаемого материала литосферы — ростом разработки месторождений полезных ископаемых. В 90-х годах XX столетия оно превышало 100 млрд. т в год, что в 4 раза больше массы материала, выносимого речным стоком в океан в процессе денудиции суши.

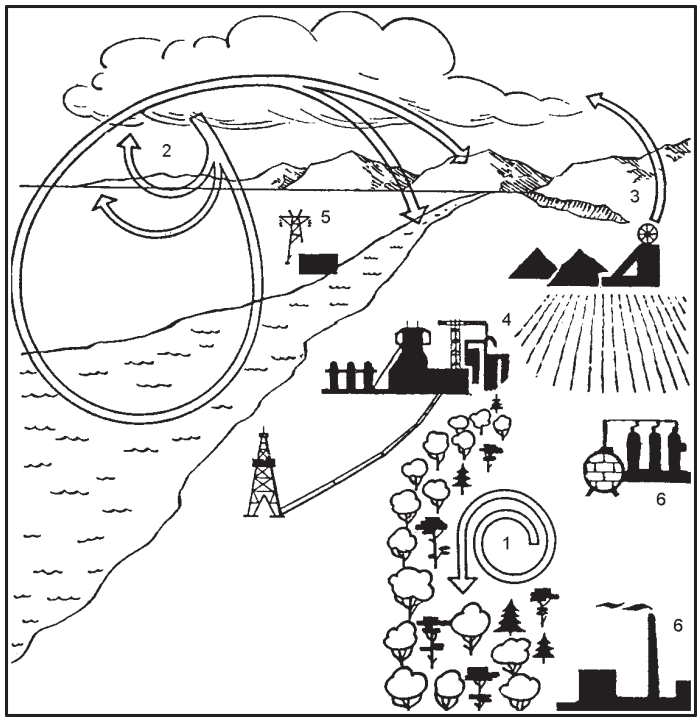



**Рисунок 15.66 — Геохимия ноосферы (по А. И. Перельману, 1973)**
*Пояснение. Процессы, унаследованные от биосферы, но существенно измененные в ноосфере:*
*1 — биологический круговорот атомов; 2 — круговорот воды, водная и атмосферная миграция элементов; 3 — рассеяние элементов — отработка месторождений и т. д.*
*Процессы, чуждые биосфере: 4 — получение металлов и других элементов, неустойчивых в термодинамическом поле биосферы; 5 — производство энергии на атомных электростанциях; 6 — синтез органических веществ, не существовавших в биосфере (полимеры и др.).*

2. Массовым потреблением продуктов фотосинтеза прошлых геологических эпох, главным образом в энергетических целях. Химическое равновесие в биосфере в связи с этим смещается в сторону, противоположную глобальному процессу фотосинтеза, что неизбежно приводит к росту содержания углекислого газа в биосфере и уменьшению содержания свободного кислорода.

3. Процессы в ноосфере приводят к рассеиванию энергии Земли, а не к ее накоплению, что являлось характерным для биосферы до появления человека. Возникает важная энергетическая проблема.

4. В ноосфере создаются в массовом количестве вещества, которые ранее в биосфере отсутствовали. Происходит металлизация биосферы.

5. Характерно для ноосферы появление новых трансурановых химических элементов в связи с развитием ядерной технологии и ядерной энергетики. Овладение ядерной энергией происходит за счет деления тяжелых ядер. Предвидится в недалеком будущем получение термоядерной энергии за счет синтеза легких ядер, что позволит полностью отказаться от горючих полезных ископаемых в качестве источника энергии.

6. Ноосфера выходит за пределы биосферы в связи с огромным прогрессом научно-технической революции. Возникла космонавтика, которая обеспечивает выход человека за пределы планеты Земля. Происходит освоение космического, околокосмического пространства с непредвиденными возможностями. Создается принципиальная возможность создания искусственных биосфер на других планетах.

7. С образованием ноосферы планета Земля переходит в новое качественное состояние. Если биосфера — это сфера Земли,

то ноосфера — это сфера Солнечной системы. Ноосфера в будущем станет областью Солнечной системы в познавательных и производственных целях человеческого общества.

Таким образом, хаотическое саморазвитие, основанное на процессах естественной саморегуляции, будет заменено разумной стратегией, базирующейся на прогнозно-плановых началах, регулировании процессов естественного развития. Это управление, несомненно, должно быть лишь «мягким» и следовать только законам природы и развития общества. В основе формирования ноосферы могут быть лишь благо и заинтересованное понимание, а не насилие и волюнтаризм. Человечеству придется решать массу тяжелых для нового времени проблем, но это будут иные, чем сегодняшние, проблемы.

Целый ряд ученых (В. Л. Барсуков, А. Л. Яншин, 1988, В. А. Кутырев, 1990 и др.) считают закон ноосферы В. И. Вернадского религиозной или социальной утопией. По их мнению, это мечта и вера, конечно, светлая, но весьма далекая от реальности и недо-

статочная ни как научный прогноз, ни как определение закона ноосферы. Хотя сам закон они считают справедливым. По их мнению, он точен в том смысле, что если человечество не начнет разумно регулировать свою численность и давление на природу, в соответствии с ее законами, то в измененном виде биосфера может сохраниться, а цивилизация, не исключено, и вид «человек разумный» погибнут. Развитие постантропогенной природы весьма трудно прогнозировать. Одно несомненно, считает Н.Ф. Реймерс (1994), *управлять люди будут не природой, а прежде всего собой.* И в этом смысл закона ноосферы В. И. Вернадского.

## Задания к практическим занятиям

**Задание 15.1.** Дать определение базовых понятий: экосистема, биоценоз, биотоп.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные учебные пособия (плакаты, аудио- видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь наглядными учебными пособиями, опорной схемой (рис. 15.67), студенты формулируют базовые понятия – экосистема, биоценоз и биотоп.

Результаты отражают в рабочей тетради.

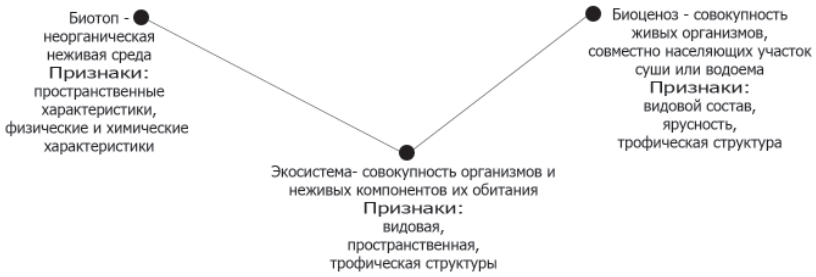



**Рисунок 15.67 — Опорная схема определения базовых понятий – экосистема, биоценоз и биотоп (по Т.А. Козловой, Т.С. Суховой, В.И. Сивоглазову, 1996).**

**Задание 15.2.** Изучить взаимосвязи организмов в замкнутых экосистемах на примере аквариума (по И.Д. Звереву, 1993 с изменениями).

*Материалы и оборудование:* 1. аквариумы; 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* В аквариуме можно создать экосистему с учитываемым и регулируемым составом организмов и условий среды. Для этого дно аквариума покрывают гравием, наполняют водой, заселяют водными растениями (элодея, водоросли), подбирают оптимальное освещение. Наблюдают за ростом растений и оценивают их состояние. Другой аквариум заселяют растениями и животными (аквариумные рыбки, дафнии, улитки, лягушки, раки и др.). Выясняют возможности выживания растений и животных, взаимную пользу, которую они извлекают при совместном заселении в аквариуме. Определяют взаимосвязи организмов. Результаты отражают в рабочей тетради в таблице 15.10.

**Таблица 15.10. – Взаимосвязи организмов в замкнутых экосистемах на примере аквариума**

| Продуценты | Консументы 1 | Консументы 2 | Санитары |
|---|---|---|---|

**Задание 15.3.** Изучить пищевые цепи и сети в замкнутой экосистеме на примере аквариума (по В.В. Пасечнику, 1998).

*Материалы и оборудование:* 1. аквариум с его живыми обитателями; 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Определяют, какие организмы живут в аквариуме. Составляют возможные пищевые цепи в аквариумной экосистеме. Строят пищевую цепь для этой искусственной экосистемы. Сравнивают аквариум с естественным водоемом. Отмечают общее и различия у этих водных экосистем. Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 15.4.** Изучить пищевые связи в наземных экосистемах.

*Материалы и оборудование:* 1. гербарии; 2. коллекции животных; 3. учебные наглядные пособия (таблицы, аудио- видеоаппаратура и др.); 4. линейки; 5. цветные карандаши; 6. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь учебными наглядными пособиями (гербарий растений, коллекции животных, таблицы, аудио-

видеоаппаратура, рисунок 15.68), студенты изучают пищевые взаимосвязи в наземных экосистемах.

Результаты отражают в рабочей тетради.

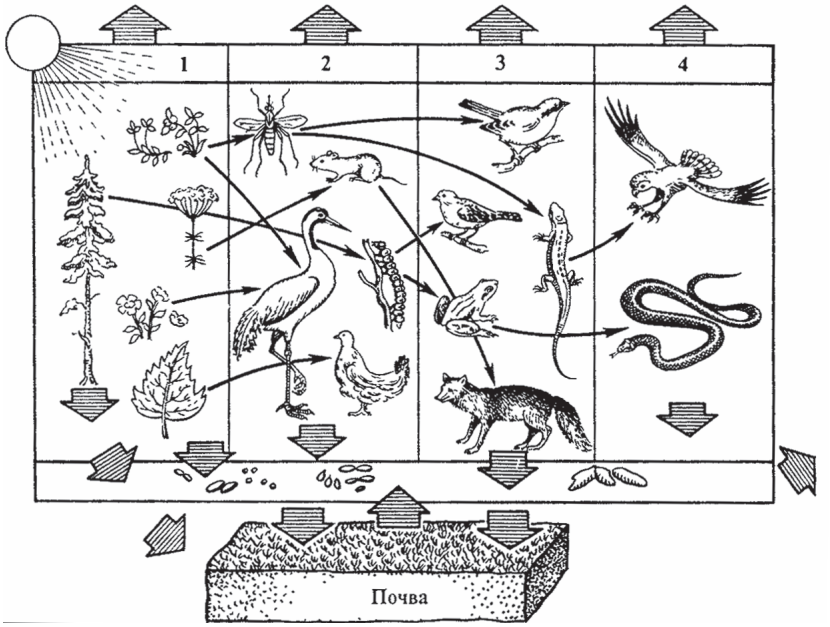



**Рисунок 15.68 — Пищевые взаимосвязи в наземных экосистемах (по И.Д. Звереву, 1998): 1 – продуценты; 2 – консументы I; 3 – консументы II; 4 – консументы III; 5 – почва.**

**Задание 15.5.** Изучить круговороты веществ на примере биогеохимического цикла азота (по И.Д. Звереву, 1998 с изменениями).

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные учебные пособия (таблицы, схемы, слайды, аудио- видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Основным принципом функционирования экосистем является приток одних веществ и удаление других в процессе круговорота всех элементов. Типичным примером может служить круговорот азота. Пользуясь таблицами, слайдами, аудио-

видеоаппаратурой, рисунками 15.28 и 15.69, студенты составляют в рабочей тетради схему биогеохимического цикла азота.

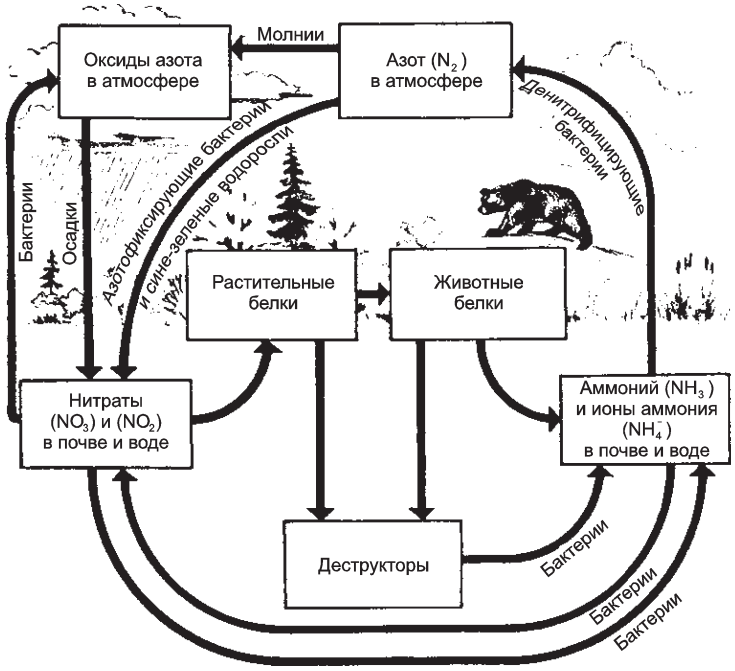



**Рисунок 15.69 — Биогеохимический цикл азота (по Е.А. Криксунову и др., 1995)**

Обозначить стрелками: 1. *синей* – движение азота к растениям от мест его фиксации (бобовые растения, промышленность, атмосферные электроразряды); 2. *красный* – движение органических азотсодержащих соединений по цепям питания – к растениям, животным, к бактериям, выделяющим газообразный азот, и к бактериям, фиксирующим его; 3. *зеленый* – выделения неорганических азотных соединений в окружающую среду.

**Задание 15.6.** Изучить экологические пирамиды на примере пирамиды биомассы (продуктивности), по И.Д. Звереву, 1998.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные учебные пособия (таблицы, схемы, слайды, аудио- видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Число организмов, а, следовательно, и их биомасса, с повышением трофического уровня снижается (рис. 15.70, 15.71). Для выполнения задания для примера берут соотношение биомассы по пищевой цепи: трава – кролики – лисицы. Эколог, изучающий небольшой участок луга в течение года, в начале года обнаружил на участке 25 кроликов. К концу года их число достигло 100. Каждый кролик весит около 1,5 кг. Их общая масса составит почти 150 кг. Каждому кролику на 400 г живого веса требуется 4 кг пищи, а всем кроликам – 1600 кг. Предположим, в начале года имелось 600 кг травы, а вырастет ее еще 1800 кг. Поскольку масса травы составит 2400 кг, то 800 кг останется. Это значит, что за счет прироста травы система может обеспечить кроликов необходимой пищей.

В рабочей тетради студенты рисуют два прямоугольника (друг над другом): нижний будет соответствовать массе травы, а верхний, меньшего размера, - массе кроликов. Это две нижние ступени пирамиды.

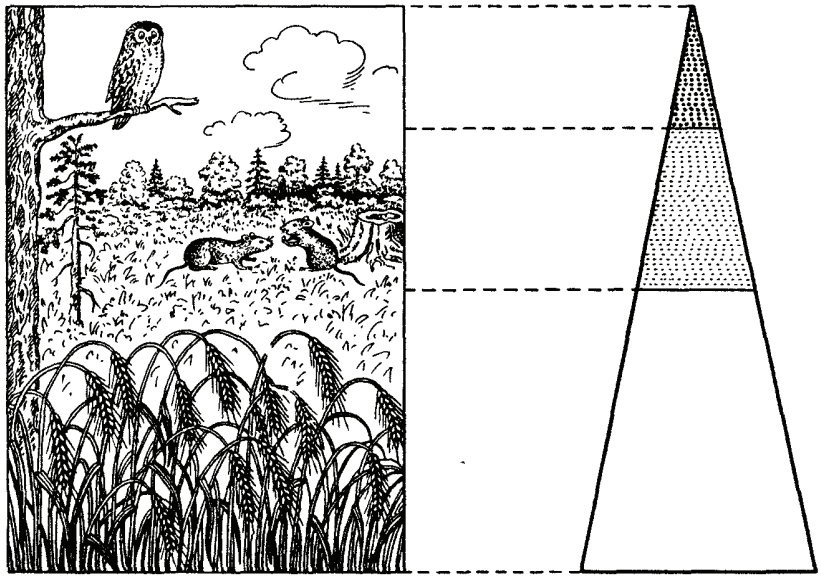


**Рисунок 15.70 — Пирамида биомассы разных трофических уровней**

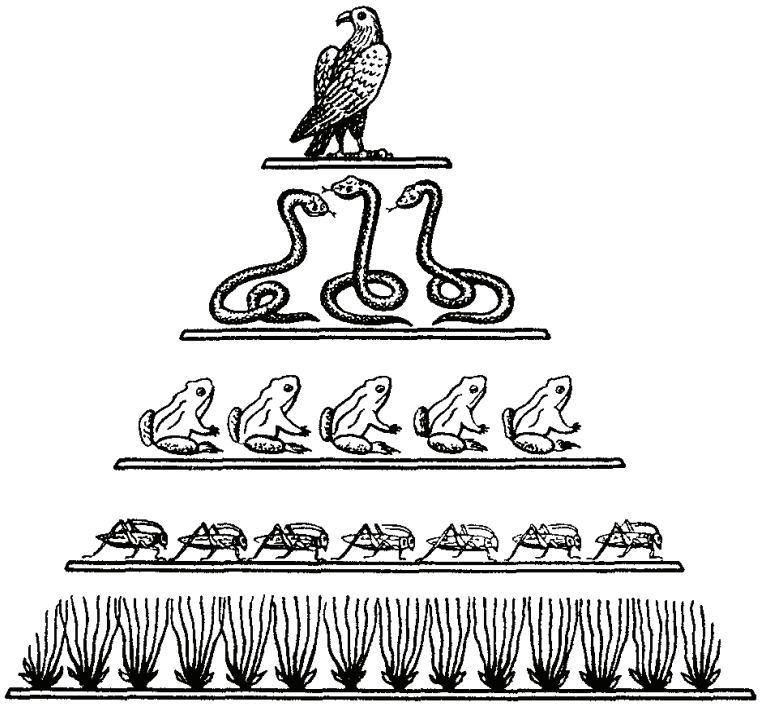


**Рисунок 15.71 — Пирамида, представляющая кормовую цепь: злаки – кузнечики – лягушки – змеи – орел**

Предположим, что на луг проникли две лисицы. Вес каждой 6 кг, следовательно, общий 12 кг. Поскольку лисица потребляет 60 кг пищи, двум хищникам требуется 120 кг крольчатины для выживания. Если каждый кролик весит 1,5 кг, то лисицы съедят 75 кроликов в течение года. К концу года из 100 кроликов на лугу останется всего 25. Это значит, что экосистема обеспечивает травой 100 кроликов, из которых 75 идет на питание двух лисиц.

Затем рисуют третью, самую маленькую ступень пирамиды. Пирамида биомассы в данной пищевой цепи приобретает следующий вид:

2 лисы, съедающие 120 кг крольчатины

100 кроликов, съедающих 1600 кг травы

2400 кг травы

На каждом предыдущем уровне количество биомассы, создаваемой за определенное время (в данном случае за год), больше, чем на последующем уровне.

Выясняют принципиально важный вопрос: почему с повышением трофического уровня биомассы становится меньше?

Прежде всего следует учитывать два фактора: биомасса каждый год увеличивается за счет роста и размножения организмов ,и одновременно сокращается за счет гибели и потребления консументами. Растительноядные съедают в год не больше того, что производят продуценты.

Следовательно, чем больше биомасса популяции, тем ниже занимаемый ею трофический уровень.

Отвечают на вопросы: могут ли существовать замкнутые пищевые цепи между организмами животных, не включающие продуцентов? Допустимо ли предположение о том, что при таких пищевых цепях консументы погибнут от голода? Да, нет и почему? Что произойдет, если консументы потребляют питательных веществ больше, чем их образуют продуценты?

Формулируют три основных принципа функционирования экосистем, используя понятия:

- круговорот биогенов;
- поток солнечной энергии;
- уменьшение количества биомассы при повышении трофического уровня.

**Задание 15.7.** Изучить отношение вторичной продукции к потребленному и усвоенному корму.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные учебные пособия (таблицы, схемы, слайды, аудио- видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь таблицей 15.11, студенты рассчитывают для малых сусликов и степных сурков процентное отношение вторичной продукции к потребленному и усвоенному корму.

**Таблица 15.11 — Продукция малых сусликов и степных сурков, тыс. ккал/га (по Ю.А. Усольцеву, 2004)**

| Вид | Год наблюдения | Корм | | Продукция |
|---|---|---|---|---|
| | | потреблено | усвоено | |
| Суслик | 1 | 535 | 427 | 40 |
| Суслик | 2 | 355 | 283 | 28 |
| Суслик | 3 | 283 | 225 | 17 |
| Сурок | 4 | 278 | 206 | 54 |
| Сурок | 5 | 318 | 239 | 65 |

В рабочей тетради дают оценку эффективности потребления и усвоения корма.

**Задание 15.8.** Рассчитать количество потребленной растительной массы и растительной массы, затраченной на поддержание жизнедеятельности на примере сусликов.

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные учебные пособия (таблицы, схемы, слайды, аудио- видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Пользуясь данными таблицы 15.12, студенты рассчитывают количество потребленной растительной массы и растительной массы, затраченной на поддержание жизнедеятельности сусликов, выразив их в процентах к урожаю растительности.

**Таблица 15.12 — Показатели трофической деятельности сусликов, кг/га сухой массы (по Ю.А. Усольцеву, 2004 г.).**

| Год наблюдения | Урожай растительной массы | Изъято сусликами | Кормовые остатки | Экскременты | Прирост популяции, % |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 1150 | 240 | 121 | 24 | 4,2 |
| 2 | 590 | 180 | 101 | 16 | 3,0 |
| 3 | 1940 | 340 | 247 | 13 | 20,0 |

Определяют в какой год наблюдения суслики наиболее эффективно участвовали в круговороте веществ в данной системе. В какие годы эффективность использования ресурса была выше и чем это можно объяснить.

Результаты отражают в рабочей тетради.

**Задание 15.9.** Изучить сукцессионные изменения простейших в сенном настое (по Н.М. Черновой, 1986 и В.В. Пасечнику, 1998 с изменениями).

*Материалы и оборудование:* 1. микроскопы; 2. предметные и покровные стекла; 3. химические стаканы; 4. серия стаканов с сенным настоем разных сроков экспозиции; 5. аквариумы; 6. салфетки для протирания стекол; 7. таблицы с изображением массовых видов простейших; 8. линейки; 9. цветные карандаши; 10. рабочая тетрадь.

*Методические указания к организации занятия.* Для приготовления сенного настоя порцию сухой травы (мятликовые и бобо-

вые) кипятят 10-15 мин. в воде, после чего жидкость охлаждают, наливают в химические стаканы и выдерживают 2-3 суток до образования на поверхности бактериальной пленки. Затем в каждый стакан добавляют по 1-2 мл воды, взятой из аквариума. Лучше брать воду из того аквариума, в котором уже установилось биологическое равновесие, так как в его воде обитают простейшие разных видов.

В первом стакане через каждые 5 суток 1/4 раствора заменяют свежим. В остальные стаканы свежий раствор не добавляется. Для уменьшения испарения стаканы накрывают стеклом. Размещают их в светлом месте при комнатной температуре.

Для занятия готовят серию стаканов с сенным настоем разных сроков экспозиции: за 3, 6, 15, 30 и 60 суток. При отборе проб для работы их следует брать из разных мест стакана, переносить в чистый стакан и перемешивать.

*Выполнение задания.* Отбирают пипеткой по капле настоя из каждого стакана и переносят на предметные стекла. Накрывают покровными стеклами в порядке увеличения экспозиции настоя. Рассматривают препараты при малом увеличении микроскопа, выявляя какие простейшие обитают в сенном настое (рис. 15.72).

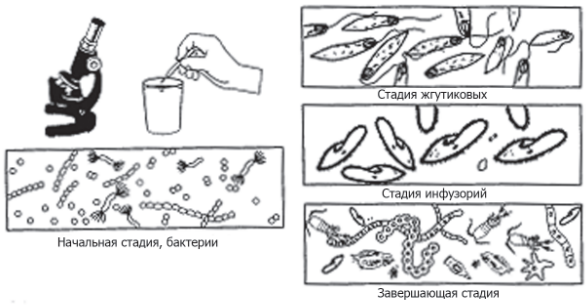



**Рисунок 15.72 — Смена мелких организмов в сенном настое**

Определяют, какие группы (жгутиковые, инфузории-кольподы, инфузории-туфельки, сувойки, коловратки и др.) представлены в каждой пробе и в каком обилии.

В рабочей тетради составляют схематический график смены доминирующих форм простейших, обозначив разными цветами

встречаемость отдельных видов в экосистеме (биоценозе) на разных стадиях его развития (рис. 15.73).

Анализируя в рабочей тетради результаты наблюдений, отмечают причины смены частоты встречаемости видов в модельном сообществе, изменения в ходе сукцессии видового разнообразия обитателей сенного настоя, основные признаки молодой и зрелой группировки, определяют пределы развития сообщества в сенном настое. Схематический график смены доминирующих форм

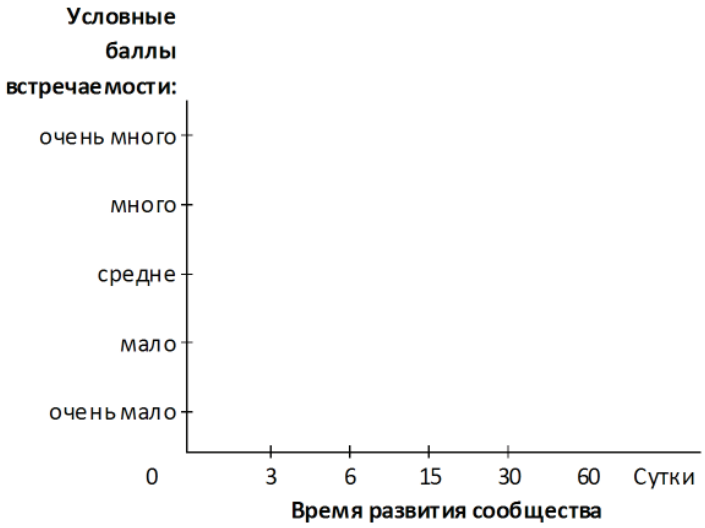



**Рисунок 15.73 — Схематический график смены доминирующих форм простейших в сенном настое**

простейших сравнивают с графиком, полученным Г.Ф. Гаузе (рис. 9.34).

**Задание 15.10.** Определить биоклиматический потенциал продуктивности и рационального использования природных ресурсов (по М.К. Каюмову, 1992).

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные учебные пособия (таблицы, схемы, слайды, аудио- видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Выполнение задания.* Одним из важнейших показателей, определяющих продуктивность земли считает М.К. Каюмов (1992), является биоклиматический потенциал (БКП). БКП положен в

$$БКП = К_{увл.} \frac{\sum t°>10°C}{10^3}, \quad (1)$$

основу агроклиматического районирования, оценки и рационального использования почвенно-климатических ресурсов.

БКП рассчитывают по формуле:

где БКП – биоклиматический показатель продуктивности (баллы);

$К_{увл}$ – коэффициент увлажнения, показывающий обеспеченность культуры влагой за период вегетации (он колеблется от 0 до 1,0);

$\sum t°> 10°C$ — сумма температур, которая накапливается за период вегетации;

$10^3$ — сумма температур (1000°С) на границе открытого земледелия.

Определение оценочного балла почвенно-климатических ресурсов проводят следующим образом: по агроклиматическим справочникам (области, края, республики) находят $К_{увл}$ и $\sum t°>10°$, накапливаемую как в целом за вегетацию, так и за любой межфазовый период роста и развития растений. Трудность составляет лишь переход баллов БКП к урожайности сухой биомассы или товарной продукции. Нужен некий коэффициент (b), соответствующий определенному уровню использования фотосинтетически активной радиации (ФАР). Тогда урожайность определяют по формуле:

$$У = ВхБКП, \quad (2)$$

где В рассчитывают по результатам экспериментальных исследований или теоретически определенным урожаям.

*Тепловые ресурсы и их использование для оценки продуктивности земли*. Как правило, в роли климатического фактора, ограничивающего продуктивность культуры, выступает теплообеспеченность. В формуле (1) она выражена как сумма температур (1000°С), когда возможность возделывания культуры в открытом грунте практически исключена. В районах, где данный показатель значительно выше, определение продуктивности по тепловым ресурсам проводят по гидротермическому показателю (ГТП, баллы) по формуле:

$$ГТП = 0{,}46 \times К_{увл} \times Т_v; \quad (3)$$

$$К_{увл} = \frac{Т_и \times W}{10^4 \sum Q}, \quad (4)$$

где $Т_v$ — период вегетации (декады).

$К_{увл}$ — рассчитывают конкретно для каждого места произрастания культуры (поля, участка, луга, леса и др.). $К_{увл}$ определяют из отношения фактических ресурсов влаги (W) к ресурсам энергии, расходуемой на испарение по формуле:

$Т_и$ — коэффициент скрытой теплоты испарения, равный 586 ккал/кг, или 2453 кДж/кг;

W — влагообеспеченность посевов, выраженная как продуктивная для растений влага, накапливаемая за период роста и развития растений (мм/га);

$\sum Q$ — суммарная ФАР, приходящаяся на посевы за период вегетации (кДж/см$^2$).

Средние величины W и $\sum Q$ могут быть взяты из агроклиматических справочников, на ближайших агрометеорологических станциях, в научно-исследовательских учреждениях. Но для наиболее достоверной оценки увлажненности территории $К_{увл}$ следует рассчитывать по данным, полученным в конкретных условиях.

Продуктивная для растений влага (W) складывается в основном из двух параметров: влаги, накапливаемой в слое почвы 0-100 см (он может меняться по культурам) за осенне-зимне-весенний период ($W_0$) и количества осадков ($О_с$), выпадаемых за весенне-летний период вегетации. Ее рассчитывают по формуле:

$$W = W_0 + О_с \quad (5)$$

В тех районах, где пашня (сельскохозяйственное угодье) используется круглый год, $W_0$ определяют к моменту посева, а $О_с$ за период от посева до уборки культуры. В формулу (5) могут быть включены влагозапасы, поступающие из грунтовых вод ($W_г$) при близком их залегании. На орошаемых землях одной из дополнительных статей баланса является оросительная норма ($О_н$). При этом водный режим растений окажется оптимальным и $К_{увл}$ достигнет 1,0.

Продуктивность пашни (земли, естественных угодий) по ГТП рассчитывают по формуле:

$$У = (22хГТП - 10)хК_m, \quad (6)$$

где $К_m$ – доля основной продукции в общей биологической массе (в долях от 1,0. Она может быть меньше и больше 1,0).

Если из формулы (6) исключают $К_m$, то определяют урожай сухой биомассы ($У_{биол}$).

При расчетах учитывают, что запас продуктивной влаги точно соответствует потенциальному испарению, зависящему от суммарной ФАР Тогда $К_{увл}$ равен 1,0. Для зоны избыточного увлажнения при $К_{увл}$>1,0 его значение принимают также равным единице.

*Оценка продуктивности земли по биогидротермическому потенциалу.* Биогидротермический потенциал ($К_р$, баллы) продуктивности включают в себя водный режим растений и суммарную ФАР, которые складываются на поле или в естественных фитоценозах за период вегетации культуры (растительности) ($Т_v$) или группы культур в пожнивных и поукосных посевах, а также при круглогодичном использовании земли. Здесь вместо $К_{увл}$ используют данные продуктивных запасов влаги формирующихся от посева до уборки культуры, а суммарная ФАР – как следствие энергетического теплового баланса посева или растительного покрова. Взаимодействие комплекса этих факторов в конкретных климатических условиях позволяет с высокой точностью оценить продуктивность природных ресурсов. Оно описывается формулой:

$$К_р = \frac{WxT_v}{8,6\sum Q}, \quad (7)$$

где 8,6 – постоянное число, когда $\sum Q$ выражают в кДж/см$^2$. Если $\sum Q$ выражают в ккал/ см$^2$, то используют коэффициент 36.

От баллов к величине урожайности сухой биомассы переходят по формуле (2). Если рассчитывают урожайность товарной продукции, то формула (2) приобретает следующий вид:

$$У_т = В х К_р х К_m \quad (8)$$

Расчет продуктивности земли по приходу фотосинтетически активной радиации (ФАР). На 90-95% биомасса растений состо-

ит из органических веществ, которые образуются в процессе фотосинтеза из углерода, водорода и кислорода. Лишь 5-10% приходится на долю питательных веществ вносимых различными удобрениями. В связи с этим минеральное питание необходимо организовать так, чтобы посевы (агрофитоценозы) и естественные угодья обеспечивали максимальное использование БКП с оптимальными показателями фотосинтетической деятельности растений. Оценку почвенно-климатических ресурсов осуществляют через потенциальную урожайность ($У_{пу}$), которая может быть получена при благоприятном сочетании факторов почв и климата.

$У_{пу}$ определяют по формуле.

$$У_{пу} = 10^4 x \eta x К_m \frac{\sum Q}{q}, \quad (9)$$

где η - коэффициент использования ФАР (%);

q — калорийность, или теплотворная способность биомассы (кДж/кг).

В формуле (9) прямая связь с предыдущими формулами поддерживается через $\sum Q$ и частично $К_m$, когда расчет ведут на получение товарной продукции. Взаимосвязь с наличием продуктивной влаги (W) косвенно осуществляется через КПД ФАР (η): чем больше КПД ФАР, тем условия влагообеспеченности должны быть оптимальными для роста и развития растений.

*Оценка продуктивности земли по естественной влагообеспеченности.* В растениях в начале вегетации содержание воды значительное. В дальнейшем оно снижается до размеров, определенных стандартом. Однако у культур с сочными плодами и свежей зеленой продукцией содержание воды доходит до 95% и более. Отсюда, оценивают продуктивность пашни и естественных агрофитоценозов по запасам продуктивной влаги, складывающейся за период вегетации культуры, по формуле:

$$У_{биол} = \frac{100 x W}{K_W}, \quad (10)$$

где $K_w$ – биологический коэффициент водопотребления.

Влияние солнечной радиации на теплообеспеченность культуры и испарение воды в формуле (10) выражено через $K_w$. Эта связь, настолько велика, что $K_w$ является постоянной величиной для данной культуры в конкретной зоне.

На основании оценки продуктивности пашни и естественных агрофитоценозов с учетом биоклиматического потенциала определяется уровень урожайности культур в севооборотах различного направления, естественных сенокосов и пастбищ, лесов и других агроландшафтов, разрабатываются мероприятия по стабилизации экологической обстановки.

### Контрольные вопросы

1. Дайте определение экосистемы, назовите ее компоненты.
2. Какова роль периодического закона географической зональности А.А. Григорьева—М.И. Будыко?
3. Объясните роль организмов и их взаимодействия в экосистеме?
4. Назовите главный источник, из которого получает энергию большинство экосистем.
5. Объясните превращение энергии и потери ее в экосистеме, какой круговорот совершают в ней элементы питания.
6. Что такое трофический уровень, пищевая цепь и пищевая сеть?
7. Какие типы организмов играют основную роль в поддержании круговорота биогенных элементов?
8. Дайте определение продуктивности экосистемы и назовите факторы, влияющие на продуктивность.
9. Почему экосистемы устойчивы и почему изменяются, что такое равновесие экосистем?
10. Объясните какие законы и принципы функционирования экосистем ограничивают действия людей в отношениях с природой.
11. В чем состоит главная особенность и направление сукцессионных изменений?
12. Какими факторами определяется продолжительность сукцессии?
13. Какое значение имеет в современных условиях учение В.И. Вернадского о ноосфере?

# 16. ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СОВРЕМЕННОСТИ И ПУТИ ИХ РЕШЕНИЯ

## 16.1 Основные экологические проблемы современности

**Хозяйственная деятельность человека.** Человечество является частью биосферы, продуктом ее эволюции. Однако взаимоотношения человека и природных сообществ никогда не были безоблачными. С момента изготовления первого примитивного орудия человек уже не довольствуется предметами, созданными природой, а начинает изготовлять, вводить в свой обиход предметы, вещества и т. д., которые находятся за пределами *естественного биологического круговорота.* Возникновение цивилизации есть следствие возникновения сферы надбиологических потребностей и материальных технологий. Охотничья деятельность древнего человека, несомненно, ускорила вымирание многих крупных травоядных животных. В охотничьих целях поджигание растительности способствовало опустыниванию территорий. Вместе с тем воздействие племен охотников и собирателей на сообщества обычно не было значительным. Человек начал менять и разрушать целые сообщества с переходом к скотоводству и земледелию. При росте человеческой популяции численность домашних копытных превышает емкость среды, потребляемая ими степная растительность уже не успевает возобновляться. Степь или саванна сменяются полупустыней. Из-за такого воздействия скотоводства произошло увеличение площади Сахары и соседней полупустынной зоны — Сахеля.

В ходе развития земледелия неправильная распашка приводила к потере плодородного слоя, который уносился водой или ветром, а избыточное орошение вызывало засоление почв.

Следует отметить, что биологически человек на предисторической фазе развития отличался от всех других одинаковых по размеру млекопитающих исключительной подвижностью, проходя в сутки обычно вдвое большее расстояние, чем они. Люди жили в условиях энергетической недостаточности, отсюда вынуждены были охранять огромную кормовую территорию, в которой пери-

одически или постоянно кочевали. И несмотря на это они долгое время находились в рамках весьма скромного энергетического лимита (рис. 16.1).

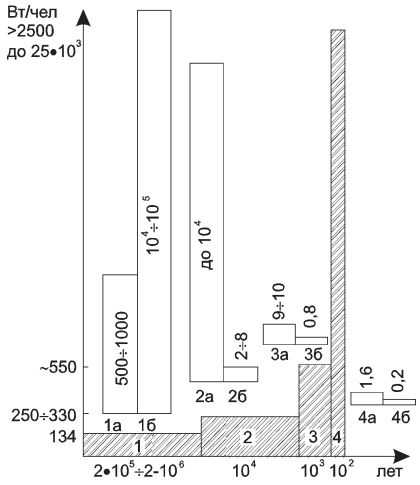



**Рисунок 16.1 — Исторические изменения во вложении антропогенной энергии для получения пищи и удельного пространства, необходимого для прокормления одного человека (по В. Г.Горшкову, 1990):**

*1 — собирательство (1а) и первобытная охота и рыболовство (1б); 2 — первобытное пастбищно-кочевое скотоводство (2а) и подсечно-огневое земледелие (2б); 3 — традиционное пастбищное скотоводство (3а) и традиционное земледелие с использованием рабочего скота (3б); 4 — стойловое скотоводство (4а) и современное земледелие (4б). Пояснения: по горизонтали — длительность периода доминирования хозяйства данного типа в годах; по вертикали — количество энергии в Вт на 1 чел. Незаштрихованные столбики — площадь в га, необходимая для прокормления одного человека.*

Переход к пастбищно-кочевому скотоводству и подсечно-огневому земледелию привел к удвоению затрат и при замене собирательства кочевым скотоводством малой экономией площадей. Подсечно-огневое земледелие территориально эффективней на 2—3 порядка. Это позволило снизить подвижность человека и в свою очередь создало предпосылки для формирования общества со свойственным ему разделением функций, культурной специализацией. И в то же время подсечно-огневое земледелие, при котором участок леса выжигают, снимают несколько урожаев и забрасывают, нередко приводило к замене лесов степями, саванна-

ми. Таким образом, уже в древности человек вызывал массовые вымирания, нарушение сукцессионных рядов, замены одного сообщества другим. Человечество, являясь неотъемлемой частью природы, принадлежащей ей и находящейся внутри нее, благодаря развитию общества биологический вид Homo sapiens был выведен из-под действия естественного отбора, межвидовой конкуренции, ограничения роста численности, расширило возможности приспособительного поведения и расселения людей. Развитие технологий и достижение индустриализации цивилизации создало стойкий миф о господстве человека над силами природы.

За последние сто лет произошли два важных сдвига. Во-первых, резко увеличилась численность населения Земли. Во-вторых, еще более резко выросло промышленное производство, производство энергии и продуктов сельского хозяйства. В результате, потоки вещества и энергии, вызываемые деятельностью человека, стали составлять заметную долю от общей величины биогенного круговорота. Человечество стало оказывать заметное воздействие на функционирование всей биосферы.

Если не будут приняты срочные меры, в ближайшие десятилетия можно ожидать нарушения и гибели многих сообществ, ухудшения среды обитания в целом.

**Рост народонаселения.** Отклонением от закономерностей равновесия в живой природе стал ускоряющийся рост народонаселения Земли. Число особей какого-либо вида, по билогическим законам, зависит от потенциала размножения, продолжительности жизни, широты приспособительных возможностей и регулируется естественным отбором — совокупностью экологических факторов. Как правило, мелкие животные более многочисленны, чем крупные. Для многих видов существуют в определенной мере нормативные границы колебаний их наиболее вероятной численности в природе. Считается, что число особей одного вида африканских четвертичных гоминид — предков человека — при благоприятных условиях, по всей вероятности, не превышало 500000 или было намного меньше. Сегодня трудно найти ответ, когда произошло превышение этой «нормы». Первобытный человек сам расширил свои приспособительные возможности и тем самым ослабил пресс естественного отбора. Приблизительно до начала XVIII века человечество увеличивалось медленно, со средней скоростью около одного процента за столетие, что соответствует удвоению численности за тысячу лет. В дальнейшем скорость прироста

начинает увеличиваться и к середине XX столетия приобретает гиперэкспоненциальный характер. В1969 году население мира увеличивалось на 2% в год, прирост составил около 70 млн. человек или 150 человек в минуту. В 1989 году прирост в 1,8 % от численности возросшего населения дал уже 90 млн. человек (179 человек в минуту) или больше, чем когда-либо за всю предыдущую историю человечества. В конце XX - начале XXI в.в. каждое десятилетие добавляет к общей численности еще 1 млрд. человек. В конце 1992 г. население Земли составляло 5,6 млрд. человек, а в 2000 году достигло 6,1 млрд. человек. Этот стремительный рост называют *демографическим взрывом*.

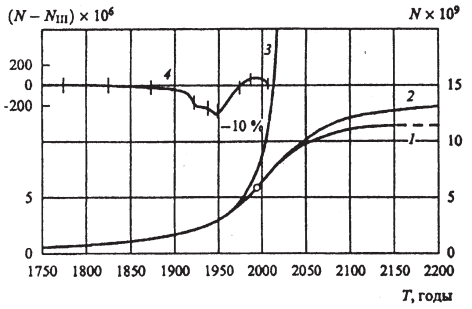



**Рисунок 16.2 — Сценарии развития предсказывают характер роста населения по разному**

*1 — прогноз ООН; 2 — теоретическая модель; 3 — «взрывной» характер прироста, определяемый одной из ранних теорий; 4 — отклонение модельных расчетов от измеренных демографами значений, увеличенное в 5 раз. Кружком обозначено настоящее время*

Тенденция увеличения населения Земли, по всей видимости, будет сохраняться и в первой половине XXI столетия. Т.А. Акимова, В.В. Хаскин (1994) приводят данные о том, что по разным оценкам, к 2025 году на Земле будет от 7,6 до 9,4 млрд. человек. Основная доля прироста населения приходится и будет приходиться в будущем на развивающиеся страны. Разные сценарии развития человечества показана на рисунке 16.2.

Рост народонаселения требует увеличения производства продуктов питания, создания новых рабочих мест и расширения промышленного производства. Так, в конце XX - начале XXI вв. ежедневно требуется всем людям Земли около 2 млн. т пищи, 10 млн. $м^3$ питьевой воды, 2 млрд. $м^3$ кислорода для дыхания. Всеми отраслями человеческого хозяйства ежедневно добывается почти 300 млн. тонн веществ и материалов, сжигается около 30 млн. т топлива, используется 2 млрд. $м^3$ воды и 65 млрд. $м^3$ кислорода. Так как все это сопровождается расходованием природных ресурсов и массированным заг-

рязнением среды, то главной причиной противоречий оказывается именно *количественная экспансия человеческого общества* — высший уровень и быстрое нарастание совокупной антропогенной нагрузки на природу, усиление его разрушающего воздействия. Все это имеет очень серьезные не только экологические, но и социально-биологические и экономические последствия.

**Изменение состава атмосферы и климата.** Наиболее разрушительно из воздействий деятельности человека на сообщества — выделение загрязнителей. Напомним, что загрязнителем является любое вещество, попадающее в атмосферу, почву или природные воды и нарушающее идущие там биологические, иногда и физические или химические процессы. К загрязнителям нередко относят радиоактивное излучение и тепло. Загрязнение среды — одна из самых острых проблем. Вследствие деятельности человека, в атмосферу поступают углекислый газ $CO_2$ и угарный газ CO, диоксид серы $SO_2$, метан $CH_4$, оксиды азота $NO_2$, NO, $N_2O$. Основные источники их поступления — это сжигание ископаемого топлива, выжигание лесов и выбросы промышленных предприятий. При использовании аэрозолей в атмосферу поступают хлорфторуглероды, в результате работы транспорта — углеводороды (бензапирен и др.).

За счет газов антропогенного происхождения образуются кислотные осадки и смог. Кислотные осадки — серная и азотная кислоты, образующиеся при растворении в воде диоксидов серы и азота, и выпадающие на поверхность Земли вместе с дождем, туманом, снегом или пылью. Попадая в озера, кислотные осадки нередко вызывают гибель рыб или всего животного населения. Они также могут вызывать повреждения листвы, а часто гибель растений, ускорять коррозию металлов и разрушение зданий (рис. 16.3).

Кислотные дожди большей частью наблюдаются в районах с развитой промышленностью. Хотя капельки воды и быстро удаляются из атмосферы, они все же распространяются на сотни километров от производящих выбросы теплостанций, промышленных предприятий и т.д.

В результате сложных химических реакций смеси газов (главным образом окислов азота и углеводородов, содержащихся в выхлопных газах автомобилей), протекающих в нижних слоях атмосферы под действием солнечного света, образуются различные вещества, снижающие видимость, которые получили название смога. Смог крайне вреден для живых организмов. Одним из вредных компонентов смога является и озон ($O_3$). В крупных городах при образовании смога его

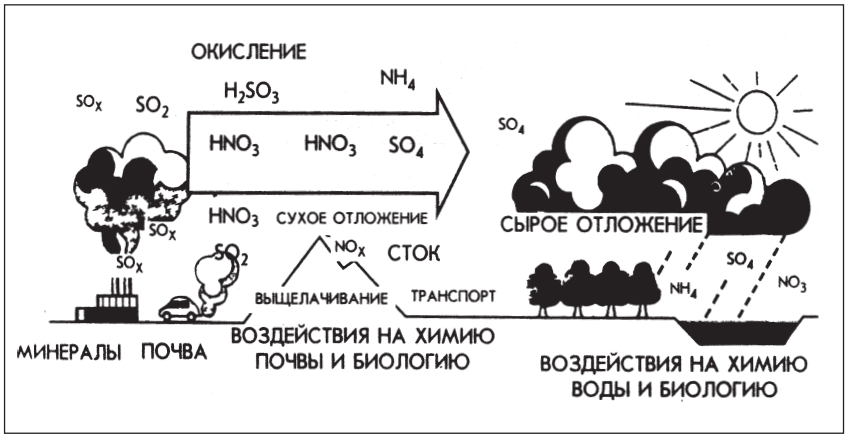



**Рисунок 16.3 — Опустошительное действие кислотного дождя на европейской территории России**

естественная концентрация ($1 \cdot 10^{-8}$) повышается в 10 и более раз. Озон здесь начинает оказывать вредное воздействие на легкие, слизистые оболочки человека и на растительность.

С антропогенными изменениями атмосферы связано и разрушение озонового слоя, который является защитным экраном от ультрафиолетового излучения. Особенно быстро процесс разрушения озонового слоя происходит над полюсами планеты, где появились так называемые озоновые дыры. В 1987 году зарегистрирована расширяющаяся год от года (темпы расширения — 4% в год — озоновая дыра над Антарктикой (выходящая за контуры материка) и менее значительное аналогичное образование в Арктике (рис. 16.4).

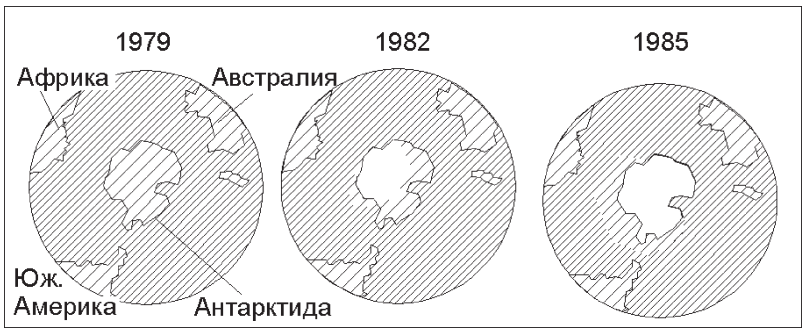



**Рисунок 16.4 — Озоновая дыра (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)**

Опасность истощения озонового слоя заключается в том, что может снизиться поглощение губительного для живых организмов ультрафиолетового излучения. Ученые считают, что одной из причин истощения озонового слоя (экрана) является применение людьми хлорфторуглеродов (фреонов), которые широко используются в быту и производстве в виде аэрозолей, дореагентов, пенообразователей, растворителей и т. д. В 1990 году мировое производство озоноразрушающих веществ составляло более 1300 тыс. тонн. Хлорфторуглероды ($CFC1_3$ и $CF_2C1_2$), попадая в атмосферу, разлагаются в стратосфере с выделением атомов хлора, которые катализируют превращение озона в кислород. В нижних слоях атмосферы фреоны могут сохраняться в течение десятилетий. Отсюда они поступают в стратосферу, где в настоящее время их содержание ежегодно увеличивается на 5 процентов. Предполагается, что причиной истощения озонового слоя может быть и сведение лесов как продуцентов кислорода на Земле.

Быстрыми темпами растет в атмосфере содержание углекислого газа и метана. Эти газы обусловливают «парниковый эффект» (рис. 16.5).

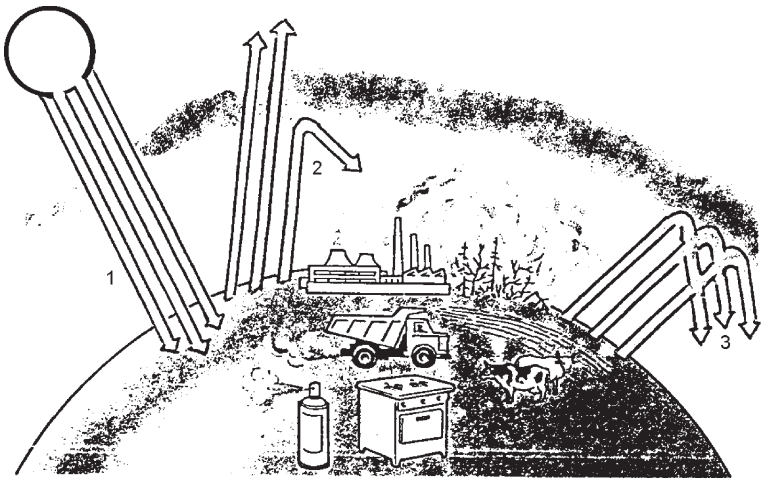



**Рисунок 16.5. «Парниковый эффект» (по Е. А. Криксунову и др., 1995)**

*1 — нагревание земной поверхности; 2 — отражение теплового излучения Земли вследствие загрязнения атмосферы последствиям для природных систем.*

Они пропускают солнечный свет, но частично задерживают тепловое излучение, испускаемое поверхностью Земли. За последние 100 лет концентрация в атмосфере углекислого газа выросла на 25%, а метана — на 100%. Это сопровождалось глобальным повышением температуры. Так, за 80-е гг. XX в. средняя температура воздуха в северном полушарии повысилась по сравнению с концом XIX столетия на 0,5-0,6°С. На Земле, по прогнозам, средняя температура к 2000 году повысится на 1,2°С, а в ближайшие 50 лет — на 2-5°С по сравнению с доиндустриальной эпохой. Потепление может привести к интенсивному таянию ледников и повышению на 0,5-1,5 м уровня Мирового океана, при этом окажутся затопленными многие густонаселенные прибрежные районы. Однако при общем увеличении количества осадков в центральных районах материков климат может стать более засушливым. Например, в 80-90-х годах XX столетия в Африке и Северной Америке участились катастрофические засухи, которые связывают с глобальным потеплением.

На примере загрязнения атмосферы видно, что даже слабые воздействия могут приводить к крупным неблагоприятным

**Загрязнение природных вод.** Человечество практически полностью зависит от поверхностных вод суши — рек и озер. Эта ничтожная часть водных ресурсов (0,016%) подвергается наиболее интенсивному воздействию. Вода рек и озер покрывает потребности человечества в питьевой воде, используется на орошение в сельском хозяйстве, в промышленности, служит для охлаждения атомных и тепловых электростанций. На все виды водопользования тратится 2200 км$^3$ воды в год. Потребление воды постоянно растет, и одна из опасностей — исчерпание ее запасов. К примеру, забор воды на орошение из рек Средней Азии привел к обмелению Аральского моря, которое практически перестало существовать. Со дна высохшего моря соль разносится ветром на сотни километров, вызывая засоление почв. Не менее грозное явление — загрязнение пресных водоемов. В 1991 году в Российской Федерации со сточными водами было сброшено в водоемы (в тыс. тонн): 1200 взвешенных веществ, 190 аммонийного азота, 58 фосфора, 50 железа, 30 нефтепродуктов, 11 СПАВ, 2,1 цинка, 0,8 меди, 0,3 фенолов

и т. д. Соли тяжелых металлов (ртути, свинца, цинка, меди и др.) накапливаются в иле на дне водоемов и в тканях организмов, составляющих пищевые цепи. При попадании в организм человека соли тяжелых металлов вызывают тяжелейшие отравления (рис. 16.6).

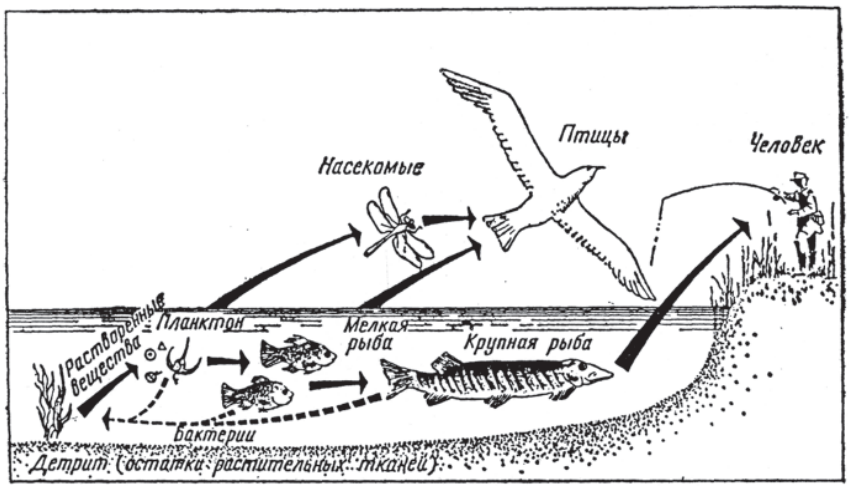



**Рисунок 16.6 — Схема, поясняющая образование больших концентраций ртути**

*Примечание. На каждом трофическом уровне выделяется меньше ртути, чем поглащается. Таким образом, в водорослях содержится пропорционально большее количество ртути, чем в воде, еще большее количество — в рыбе, питающейся водорослями и т.д. Бактерии в процесс разложения (пунктирные стрелки) ускоряют превращение ртути, присутствующей в любых количествах, в токсичную метилртуть*

Уникальным по запасам пресной воды является озеро Байкал. Это $^{1}/_{3}$ мировых запасов пресной воды (исключая льды) и более $^{4}/_{5}$ запасов России. При объеме 23 тыс. км$^3$ в озере ежегодно воспроизводится около 60 км$^3$ чистейшей пресной воды. Неповторимое качество обеспечивается жизнедеятельностью уникального, тонко настроенного биоценоза Байкала, которое содержит в своем составе самое большое в мире количество эндемических форм организмов. Однако тревогу вызывает все возрастающее количество хозяйственных стоков.

В 1990 году объем хозяйственных стоков, поступающих в Байкал, достиг 200 млн. $м^3$. Нередко стоки несут губительные для гидробионтов вещества такие, как ртуть, цинк, вольфрам, молибден.

Загрязнение водоемов происходит не только отходами промышленного производства, но и попаданием с полей в водоемы органики, минеральных удобрений, пестицидов, применяемых в сельском хозяйстве.

При разложении органики затрачивается кислород, в связи с этим его содержание в воде снижается и многие животные гибнут. Минеральные удобрения вызывают бурное развитие водорослей, приводящее зачастую к ухудшению качества воды и исчезновению наиболее ценных видов рыб. Многие пестициды обладают высокой устойчивостью и накапливаются в тканях организмов. При этом в организмах каждого следующего трофического уровня их содержание повышается в несколько раз, а иногда в десятки раз.

Научные открытия и развитие физико-химических технологий в XX столетии привели к появлению искусственных источников радиации, представляющих потенциальную опасность для человечества и всей биосферы. Так, по Т.А. Акимовой, В.В. Хаскину (1994), многолетняя деятельность ПО «Маяк» (Челябинская область) привела к накоплению чрезвычайно больших количеств радионуклидов и загрязнений Уральского региона (районов Челябинской, Свердловской, Курганской и Тюменской областей). Сброс отходов радиохимического производства в 1949-1951 гг. в открытую гидрологическую систему Обского бассейна через реку Теча, а также в результате аварий 1957 и 1967 гг. в окружающую среду было выброшено 23 млн. кюри. Радиационное загрязнение охватило территорию 25 тыс. $км^2$ с населением более 500 тыс. человек (рис. 16.7).

Морские воды также подвергаются загрязнению. С реками и со стоками прибрежных промышленных и сельскохозяйственных предприятий ежегодно выносятся в моря миллионы тонн химических отходов, а с коммунальными стоками и органических соединений. Из-за аварий танкеров и нефтедобывающих установок в океан попадает по разным источникам не менее 5 млн. тонн нефти в год, вызывая гибель многих водных животных, морских птиц. Опасения вызывают захоронения ядерных

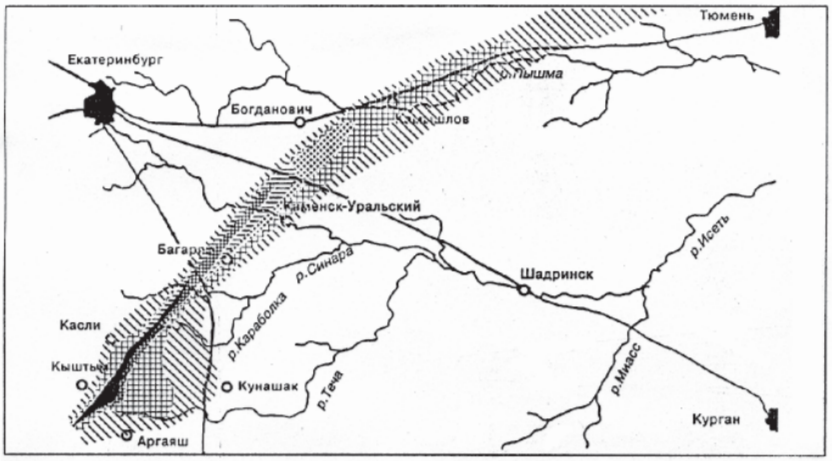



**Рисунок 16.7 — Карта-схема «Уральского радиоактивного следа», связанного с аварией на ПО «Маяк» (Челябинская область), в 1957 году**

отходов на дне морей, затонувшие корабли с ядерными реакторами и ядерным оружием на борту. Наиболее значительные скопления таких источников находятся в Баренцевом, Карском и Японском морях. Более 20 лет военными использовались акватории вблизи Новой Земли и Кольского полуострова в качестве ядерной свалки.

**Производство энергии.** Потребность в энергии является одной из основных жизненных потребностей человека. Энергия нужна как для нормальной деятельности современного человеческого общества, так и для простого физического существования каждого человека. В конце XX-начале XXI столетия электроэнергию главным образом получают на гидроэлектростанциях, тепловых и атомных станциях. С получением энергии на теплоэлектроэнергетических предприятиях связаны сложные экологические проблемы. Например, многие десятилетия считали, что гидроэлектростанции являются экологически чистыми предприятиями, не наносящими вреда природе. В России построили крупнейшие ГЭС на основных, великих реках. Этим строительством, как теперь

стало ясно, нанесен большой урон не только природе, но и человеку. Во-первых, строительство плотин на равнинных реках вызывает затопление больших территорий под водохранилища, что связано с переселением людей и потерей пахотных земель, лугов и пастбищ.

Во-вторых, плотина, перегораживая реку, создает непреодолимые препятствия для миграции проходных и полупроходных рыб, которые поднимаются на нерест в верховья рек (рис. 16.8).

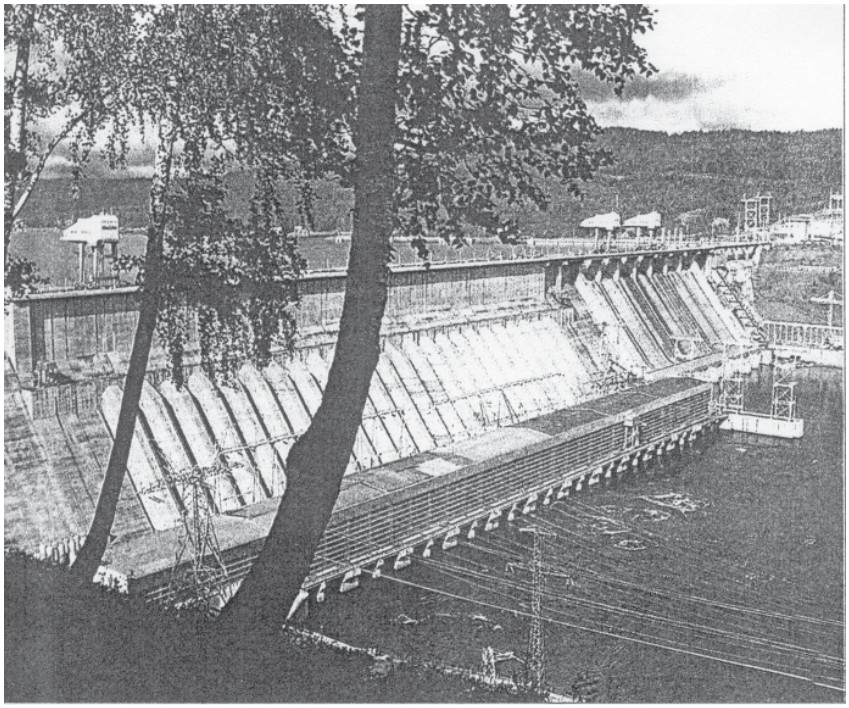


**Рисунок 16.8 — Красноярская ГЭС**
*Примечание. Плотина длиной 1100 м и высотой 120 м.*

В-третьих, в хранилищах вода застаивается, проточность ее замедляется. Это сказывается на жизни всех организмов, обитающих в реке и у реки.

В-четвертых, местное повышение воды оказывает влияние на грунтовые воды, приводит к подтоплению, заболачиванию, а также к эрозии берегов и оползням.

В-пятых, крупные высотные плотины на горных реках представляют собой источники опасности, особенно в районах с высокой сейсмичностью. Известны в мировой практике несколько случаев, когда прорыв таких плотин приводил к большим разрушениям и гибели сотен и тысяч людей.

Опаснейшими загрязнителями природной среды являются ТЭЦ, на которых сжигаются огромные объемы топлива. Миллионы кубометров вредных и опасных отходов от работы тепловых электростанций практически целиком поступают в природную среду.

Долгие годы считалось, что атомные электростанции (АЭС) являются более чистыми, чем ГЭС, ГРЭС, ТЭЦ. Однако они таят в себе большую потенциальную опасность в случае серьезных аварий реактора. Так, взрывы, пожар и извержение продуктов деления при аварии в 1986 году на четвертом энергоблоке Чернобыльской АЭС стали катастрофой глобального масштаба. Было выброшено из разрушенного реактора около 7,5 тонны ядерного топлива и продуктов деления с суммарной активностью не менее 50 млн. кюри. Чернобыльским выбросом в разной степени загрязнены 80 % территории Белоруссии, северная часть Правобережной Украины, 17 областей Российской Федерации.

Таким образом, энергетика ставит сложнейшие экологические проблемы.

**Сведение лесов** — одна из важнейших глобальных экологических проблем современности. В функционировании природных экосистем роль лесных сообществ огромна. Лес поглощает атмосферное загрязнение антропогенного происхождения, защищает почву от эрозии, регулирует сток поверхностных вод, препятствует снижению уровня грунтовых вод и т. д.

Уменьшение площади лесов вызывает нарушение круговоротов кислорода и углерода в биосфере. Хотя катастрофические последствия сведения лесов широко известны, их уничтожение продолжается. Леса на нашей планете занимают площадь около 42 млн. км$^2$, но их площадь ежегодно уменьшается на 2%. Несмотря

на то, что Россия имеет самую большую в мире площадь лесов (на каждого жителя приходится около 5 га лесных угодий), используется это богатство не эффективно. По мнению академика М. Я. Лемешева, массовые экстенсивные лесозаготовки, базирующиеся на сплошных вырубках, к концу XX столетия охватили по существу весь гослесофонд страны. Эти рубки зачастую подрывают основы лесного воспроизводства, особенно в европейской части России и на Урале.

Сведение лесов влечет за собой гибель их богатейших фауны и флоры. Человек должен помнить, что его существование на планете неразрывно связано с жизнью и благополучием лесных экосистем.

**Истощение и загрязнение почвы.** Почвы являются еще одним ресурсом, который подвергается чрезмерной эксплуатации и загрязняется. Несовершенство сельскохозяйственного производства— основная причина сокращения площади плодородных почв. Плодородный слой почвы при неправильной распашке часто смывается выпадающими осадками (водная эрозия), или развеивается ветром (ветровая эрозия), происходит образование оврагов (рис. 16.9).

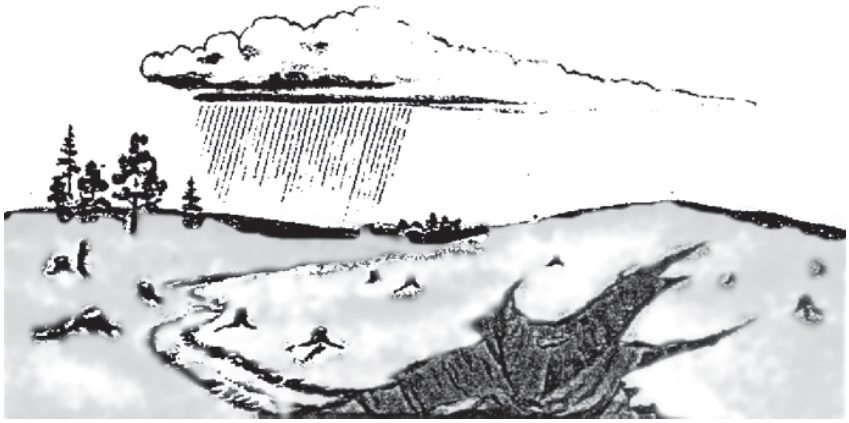


**Рисунок 16.9 — Эрозия почвы и образование оврага (по Е. А. Криксунову и др., 1995)**

Распашка обширных степных площадей в России и других странах стала причиной пыльных бурь и гибели миллионов гектаров плодороднейших земель.

Эрозия почвы в XX столетии стала всемирным злом. Подсчитано, что в результате водной и ветровой эрозий в этот период на планете потеряно 2 млрд. га плодородных земель активного сельскохозяйственного использования.

Избыточное орошение, в первую очередь в условиях жаркого климата, может вызывать засоление почв. Это также одна из основных причин выпадения пахотных земель из сельскохозяйственного оборота. Радиоактивное загрязнение почвы несет большую опасность. Радиоактивные вещества из почв попадают в растения, затем в организмы животных и человека, накапливаются в них, вызывая различные заболевания. Долгоживущие радиоактивные элементы сохраняются в экосистемах сотни лет. Особую опасность представляют химические средства защиты, особенно органические соединения, применяемые в сельском хозяйстве в борьбе с вредителями, болезнями и сорняками (рис. 16.10).

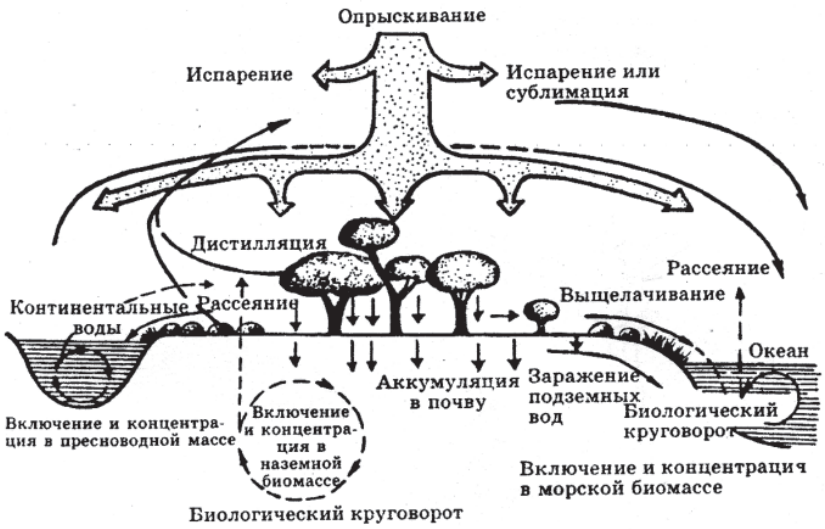



**Рисунок 16.10 — Движение пестицидов в биосфере (по Rudd, 1971; с изменениями)**

*Примечание. Значительная часть пестицидов не достигает обрабатываемой территории, сносится и оседает в более или менее удаленных экосистемах*

Неумелое и бесконтрольное использование пестицидов приводит к их накоплению в почве, воде, донных отложениях водоемов.

Важно помнить, что они включаются в экологические пищевые цепи, переходят из почвы и воды в растения, затем в животных, а в конечном итоге попадают с пищей в организм человека.

**Сокращение природного разнообразия.** Чрезвычайная эксплуатация, загрязнение, а зачастую и просто варварское уничтожение природных сообществ приводят к резкому снижению разнообразия живого. Вымирание животных, свидетелями которого мы являемся, может стать крупнейшим в истории нашей планеты. С лица Земли за последние 300 лет исчезло больше видов птиц и млекопитающих, чем за предшествующие 10000 лет. Вымирание крупных животных драматично, и они, естественно, подлежат охране. Следует помнить, что главный ущерб разнообразию состоит не в их гибели из-за прямого преследования и уничтожения, а в том, что в связи с освоением новых площадей для сельскохозяйственного производства, развитием промышленности и загрязнением среды площади многих природных экосистем оказываются нарушенными. Это так называемое «косвенное воздействие» приводит к вымиранию десятков и сотен видов животных и растений, многие из которых не были известны и никогда не будут описаны наукой. Значительно ускорился процесс вымирания, например, животных, в связи с уничтожением тропических лесов. За последние 200 лет их площадь сократилась почти вдвое и продолжает сокращаться со скоростью 15—20 гектаров в минуту. Практически полностью исчезли степи в Евразии и прерии в США. Сообщества тундры также интенсивно разрушаются. Во многих районах находятся под угрозой коралловые рифы и другие морские сообщества.

В нарушенных, обедненных из-за воздействия человека сообществах в наше время уже возникают новые виды с непредсказуемыми свойствами. Следует ожидать, что этот процесс будет лавинообразно нарастать. При внедрении этих видов в «старые» сообщества может произойти их разрушение и наступить экологический кризис.

**Законы взаимоотношений человек — природа.** Ход исторических изменений связей между природой и человеком приводит к одновременным переменам в природе и в формах хозяйства. Формы

хозяйства, меняясь вследствие затруднений, происходящих от перемен в природе, в свою очередь вызывают цепные реакции в природе. Постоянная обратная связь получила *название закона обратной связи взаимодействия человек — биосфера П. Дансеро (1957), или закона бумеранга, иначе — четвертого закона Б. Коммонера (1974):* «ничто не дается даром». Глобальная экосистема представляет собой единое целое, в рамках которого ничего не может быть выиграно или потеряно и которое не может являться объектом всеобщего улучшения: все, что было извлечено из нее человеческим трудом, должно быть возвращено. Платежа по этому векселю нельзя избежать. Он может быть только отсрочен. Неизбежность платежей подчеркивается и *законом незаменимости биосферы.* Его формулировали многие исследователи, такие, как В. И. Вернадский, Д. П. Марше, Э. Реклю и др. Например, В. Г. Горшков (1990) данный закон формулирует следующим образом: «Нет никаких оснований для надежд на построение искусственных сообществ, обеспечивающих стабилизацию окружающей среды с той же степенью точности, что и естественные сообщества. Сокращение естественной биоты в объеме, превышающем пороговое значение, лишает устойчивости окружающую среду, которая не может быть восстановлена за счет создания очистных сооружений и перехода к безотходному производству... Биосфера... представляет собой единственную систему, обеспечивающую устойчивость среды обитания при любых возникающих возмущениях... Необходимо сохранять естественную природу на большей части поверхности Земли». Незаменимая биосфера до определенного времени работала в рамках принципа Ле Шателье-Брауна (разд. 15.10), что для этой фазы эволюции сформулировано в виде *закона обратимости биосферы П. Дансеро (1957):* биосфера стремится к восстановлению экологического равновесия,, тем сильнее, чем больше давление на нее. Это стремление продолжается до достижения экосистемами климаксовых фаз развития. В то же время П. Дансеро (1957) сформулировал *закон необратимости взаимодействия человек — биосфера:* возобновимые природные ресурсы делаются невозобновимыми в случае глубокого изменения среды, значительной переэксплуатации, доходящей до поголовного уничтожения или крайнего истощения, а отсюда превышения возможностей их восстановления. Такова, например, фаза развития системы взаимоотношений человек — природа в наши дни. Современная цивилизация и культура не обеспечивают стабильных условий существования на Земле ни жизни, ни человека как ее части. Это заключение находит отражение *в пра-*

*виле меры преобразования природных систем,* в ходе эксплуатации природных систем нельзя переходить некоторые пределы, позволяющие этим системам сохранять свойство самоподдержания (самоорганизации и саморегуляции). Так как свойство и саморегуляция природных систем поддерживаются двумя механизмами — соотношением экологических компонентов внутри системы и взаимодействием пространственно выраженных подсистем, систем того же уровня, то данное правило справедливо для обоих этих механизмов.

Таким образом, из правила меры преобразования природных систем можно прийти к следующим выводам:

1. Единица (возобновимого) ресурса может быть получена лишь в некоторой, определяемой скоростью функционирования системы (и их иерархии), отрезок времени. В течение этого отрезка нельзя переходить рубежи ограничений, диктуемых всеми теориями экологии.

2. Перешагнуть через фазу последовательного развития природной системы с участием живого, как правило, невозможно.

3. Рациональное проведение хозяйственных мероприятий лишь в рамках некоторых оптимальных размеров, выход за которые в меньшую и большую стороны, снижает их хозяйственную эффективность.

4. Преобразовательная деятельность не должна выводить природные системы из состояния равновесия путем избытка какого-то из средообразующих компонентов. Если это необходимо, то требуется достаточная компенсация в виде относительно непреобразованных природных систем.

5. Преобразование природы дает локальный или региональный выигрыш за счет ухудшения каких-то показателей в смежных местностях или в биосфере в целом.

6. Хозяйственное воздействие затрагивает не только ту систему, на которую оно направлено, но и ее надсистемы, которые в соответствии с принципом Ле Шателье-Брауна, «стремятся» нивелировать производимые изменения. В связи с этим расходы на преобразование природы никогда не ограничиваются лишь затратами на непосредственно планируемые воздействия.

7. Природные цепные реакции никогда не ограничиваются изменениями вещества и энергии, но затрагивают динамические качества систем природы.

8. Вторичное постепенно сложившееся экологическое равновесие, как правило, устойчивее, чем первичное, но потенциальный «запас преобразований» при этом сокращается.

9. Несоответствие «целей» естественно-системной регуляции в природе и целей хозяйства может приводить к деструкции природного образования, т. е. силы природы и хозяйственных преобразований в ходе противоборства сначала «гасят» друг друга, а затем природная составляющая начинает разрушаться.

10. Технические системы воздействия в длительном интервале времени всегда менее хозяйственно эффективны, чем направляемые естественные.

Антропогенные преобразования природных систем имеют достаточно четкие ограничения. Здесь выявляются и некоторые более частные закономерности, например, нашедшие отражение в *законе убывающей отдачи А. Тюрго — Т. Мальтуса:* повышение удельного вложения энергии в агросистему не дает адекватного пропорционального увеличения ее продуктивности (урожайности). Данный закон стал азбучной истиной сельскохозяйственной экологии.

Обратные связи, которые были изложены выше в законе бумеранга и правиле меры преобразования природных систем, дают подоснову закона *или правила демографического насыщения:* в глобальной или регионально изолированной совокупности количество народонаселения всегда соответствует максимальной возможности поддержания его жизнедеятельности, включая все аспекты сложившихся потребностей человека. Вместе с тем человечество создает давление на среду не столько биологически, сколько техногенно. С другой стороны, фактически в конце XX - начале XXI столетия наблюдается не демографическое насыщение, а с учетом всех потребностей человека, чрезвычайное перенасыщение. Несоблюдение правила демографического насыщения дает резкий дисбаланс в системе взаимоотношений *человек—природа.* К этому сдвигу равновесия может добавиться и воздействие группы биоэкологических факторов, которые зависят от плотности видового населения. Не исключается ситуация, когда оба ограничивающих механизма реализуются одновременно, и произойдет демографическая катастрофа.

В настоящее время положение весьма зыбкое, и многие ученые полагают, что человечество, если оно хочет сохранить цивилизацию, должно решить экологические проблемы в ближайшие десятилетия.

## 16.2 Пути решения экологических проблем

**Сбалансированное развитие человечества** — путь к решению современных экологических проблем. Сбалансированное развитие Международная комиссия по охране окружающей среды и развитию ООН характеризует как путь социального, экономического и политического прогресса, который позволит удовлетворить нужды настоящего и будущих поколений. Иными словами, человечество должно научиться «жить по средствам», использовать природные ресурсы, не подрывая их, вкладывать деньги, образно выражаясь, в «страховку» — финансировать программы, направленные на предотвращение катострофических последствий собственной деятельности. К таким важнейшим программам следует отнести сдерживание роста населения; развитие новых промышленных технологий, позволяющих избежать загрязнения, поиск новых, «чистых» источников энергии; увеличение производства продовольствия без роста посевных площадей.

**Регулирование рождаемости.** Четыре основных фактора определяют численность народонаселения и скорость ее изменения: разница между коэффициентами рождаемости и смерти, миграция, фертильность и количество жителей в каждой возрастной группе. Пока *коэффициент рождаемости* выше *коэффициента смертности,* население будет увеличиваться со скоростью, зависящей от положительной разницы между этими величинами. Среднегодовая величина изменения населения отдельной области, города или страны в целом определяется по соотношению (новорожденные+иммигранты) — (умершие+эмигранты). Численность населения Земли или отдельной страны может выравняться или стабилизироваться только после того, как суммарный *коэффициент фертильности* — среднее число детей, рожденных женщиной за ее репродуктивный период, — будет равен или ниже среднего *уровня простого воспроизводства,* равного 2,1 ребенка на одну женщину. При достижении *уровня простого воспроизводства* требуется некоторое время для стабилизации роста населения. Продолжительность этого периода зависит в первую очередь от количества женщин, которые находятся в репродуктивном возрасте (15-44 года), и от числа девочек моложе 15 лет, вступающих вскоре в свой репродуктивный период.

Промежуток времени, в течение которого рост населения мира или отдельной страны стабилизируется после того, как средний

коэффициент фертильности достигнет или упадет ниже уровня простого воспроизводства, зависит также от *возрастной структуры населения* —процентного соотношения женщин и мужчин в каждой возрастной категории. Чем больше женщин в репродуктивном (15—44 лет) и в дорепродуктивном (до 15 лет) возрасте, тем длиннее период, который потребуется жителям, чтобы достичь нулевого прироста населения (НПН). Основные изменения в возрастной структуре населения, происходящие вследствие высокой или низкой фертильности, имеют демографические, социальные и экономические последствия, которые длятся в течение жизни целого поколения или даже больше. Демографы предсказывают, что после 2000 года возрастной состав населения мира начнет претерпевать кардинальные изменения. Число людей моложе 14 лет станет падать (1), а старше 65 лет — расти (2), и к концу будущего века наша планета сильно «постареет» (рис. 16.11).

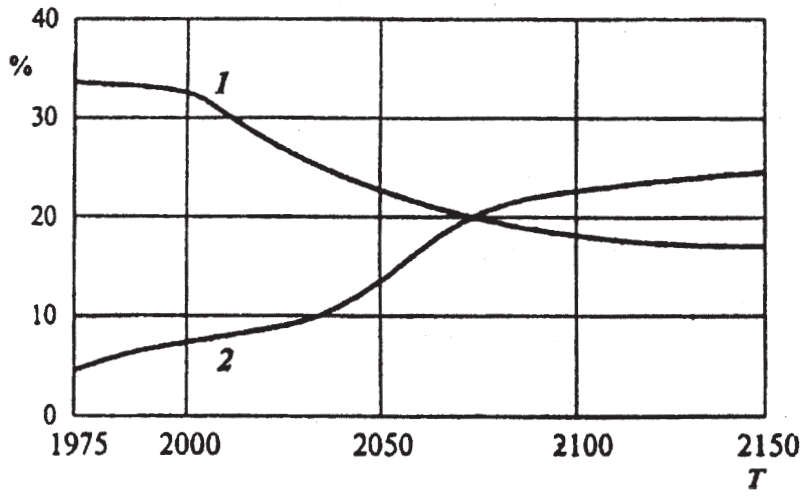



**Рисунок 16.11 — Возрастной состав населения мира в 1975—2000 годах и прогноз до 2150 года.**

Нынешние темпы роста населения не могут сохраняться долго. Специалисты утверждают, что уже к концу XX-началу XXI столетия общая численность людей превышает допустимую в несколько раз. Естественно, она определяется не по биологическим по-

требностям человека в пище и т. д., а по качеству жизни, достойному конца XX-начала XXI веков, и тому удельному давлению на среду, возникающему при стремлении к обеспечению этого качества существования. Существует мнение, что ко второй половине XXI в. население Земли стабилизируется на уровне 10 млрд. человек. Этот прогноз основывается на предположении, что рождаемость в развивающих странах снизится. Практически во всем мире признается необходимость регулирования рождаемости. В большинстве развивающихся стран существуют правительственные программы по контролю за рождаемостью. Проблема заключается в том, что рождаемость снижается параллельно с ростом уровня благосостояния, а при современном быстром темпе роста населения благосостояние можно поднять только при очень высоких темпах экономического развития. Нагрузка на окружающую среду в данной ситуации может превысить допустимый уровень.

Снижение рождаемости — единственный приемлемый способ вырваться из этого порочного круга.

**Устойчивое развитие в глобальной системе «Общество-природа».** Конференция ООН по окружающей среде и развитию, проходившая в 1992 году в Рио-де-Жанейро, приняла для всех стран нашей планеты на XXI в. концепцию устойчивого развития как руководство к действию.

Устойчивое развитие — это обеспечение потребностей настоящего времени без ущерба основополагающим параметрам биосферы и не ставящим под угрозу способность будущих поколений удовлетворять свои потребности (рис. 16.12).

**Рисунок 16.12 — Спираль устойчивого развития**

В глобальной системе «общество-природа» устойчивое развитие означает соблюдение динамического равновесия в социоэкосистемах разного уровня. Компонентами социоэкосистем является общество (социальные системы) и природная среда (эко-и геосистемы).

При ограниченных ресурсных возможностях нашей планеты для непрерывного развития социоэкосистем необходимо поддержание со стороны общества и развития природной средой.

**Рациональное управление природными ресурсами.** Ограниченность ресурсов Земли является в конце XX— начале XXI вв. одной из наиболее актуальных проблем человеческой цивилизации. В связи с этим, одним из важнейших условий современности можно считать решение задач по рациональному управлению природными ресурсами. Их выполнение требует не только обширных и глубоких знаний закономерностей и механизмов функционирования экологических систем, но и целенаправленного формирования нравственного фундамента общества, осознания людьми своего единства *с природой,* необходимости перестройки системы общественного производства и потребления.

Для сознательного и квалифицированного управления экономикой и природопользованием необходимо:

— определить цели управления;

— разработать программу их достижения;

— создать механизмы реализации поставленных задач.

**Стратегия развития промышленности, энергетики и борьба с загрязнениями.** Главным стратегическим направлением развития промышленности является переход на новые вещества, технологии, которые позволяют уменьшить выбросы загрязнителей. Используется общее правило, что предотвратить загрязнение легче, чем ликвидировать его последствия. В промышленности для этого применяются системы очистки сточных вод, оборотное водоснабжение, газоулавливающие установки, на выхлопных трубах автомобилей установливаются специальные фильтры. Переход на новые, более «чистые» источники энергии также способствует уменьшению загрязнения природной среды. Так, сжигание на ГРЭС или ТЭЦ природного газа вместо угля позволяет резко снизить выбросы диоксида серы.

Привлекательным среди альтернативных источников энергии является использование энергии Солнца, экологически чистой уже

потому, что миллиарды лет поступает на Землю и эволюционные процессы происходили на планете при ее участии. Будущее Солнечной энергетики — за прямым преобразованием солнечного излучения в электрический ток с помощью полупроводниковых фотоэлементов — солнечных батарей и т.д. (рис. 16.13., 16.14).

**Рисунок 16.13 — Рост эффективности полупроводниковых преобразователей солнечного света в 1975—2000 годах (по Б. Лучкову, 2002)**

Во многих случаях загрязнение атмосферы и водоемов затрагивает интересы нескольких или многих стран. Для уменьшения его последствий необходимо международное сотрудничество. В качестве примера такого сотрудничества следует назвать соглашение о снижении производства хлорфторуглеродов, в котором участвуют большинство государств мира, в том числе Россия и страны СНГ.

**Рациональное использование минеральных ресурсов.** Из-за несовершенства технологии добычи и переработки минеральных ресурсов нередко наблюдается разрушение биоценозов, загрязнение окружающей среды, нарушение климата и биогеохимических циклов. К рациональным подходам к извлечению и переработке природных минеральных ресурсов относятся:

максимально полное и комплексное извлечение из месторождения всех полезных компонентов;

• рекультивация (восстановление) земель после использования месторождений;

**Рисунок 16.14 — Схема солнечной энергетической установки башенного типа (по Б. Лучкову, 2002)**

• экономное и безотходное использование сырья в производстве;

• глубокая очистка и технологическое использование отходов производства;

• вторичное использование материалов после выхода изделий из употребления;

• использование технологий, позволяющих проводить концентрацию и извлечение рассеянных минеральных веществ;

• использование природных и искусственных заменителей дефицитных минеральных соединений;

• разработка и широкое внедрение замкнутых циклов производства;

• применение энергосберегающих технологий и т. д.

Некоторые из современных производств и технологий отвечают многим из этих требований, но вместе с тем нередко они еще не стали нормой производственной сферы и природопользования в мировом масштабе (рис. 16.15).

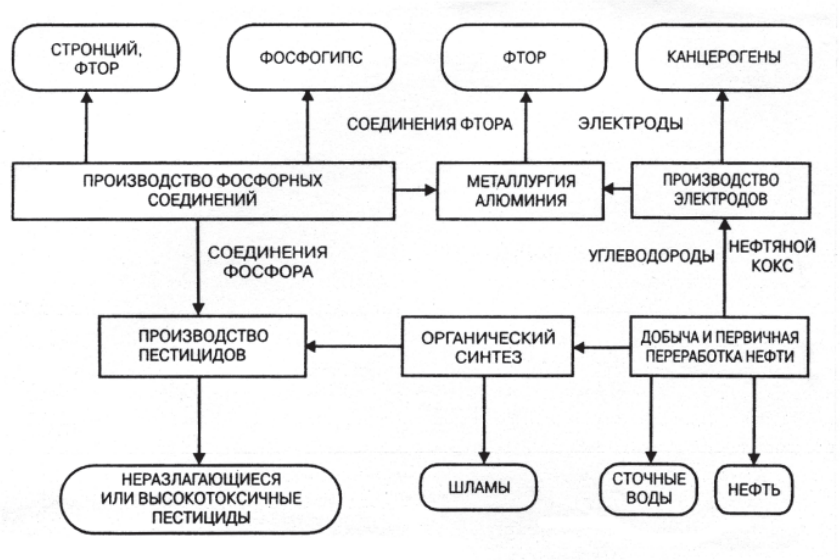



**Рисунок 16.15 — Пример взаимосвязи производств**

Создание новых технологий должно сочетаться с грамотной экологической экспертизой всех, особенно широкомасштабных проектов в промышленности, строительстве, транспорте, сельском хозяйстве и других видах деятельности человека. Проводимая специальными независимыми органами, такая экспертиза позволит избежать многих просчетов и непредсказуемых последствий реализации этих проектов для биосферы.

**Стратегия развития сельского хозяйства.** В конце XX— начале XXI столетий объем мировой сельскохозяйственной продукции растет быстрее, чем население. Однако этот рост сопровождается, как известно, существенными издержками: сведением лесов для расширения посевных площадей, засолением и эрозией почв, загрязнением среды удобрениями, пестицидами и т. д.

В дальнейшем развитии сельского хозяйства стратегическим направлением является повышение урожайности, позволяющей обеспечить растущее население продовольствием без увеличения посевных площадей. Повышение урожайности сельскохозяйственных культур может быть достигнуто за счет расширения орошения. Большое значение, особенно при недостатке водных ресурсов, должно придаваться капельному орошению, при котором вода

рационально используется путем непосредственной ее подачи к корневой системе растений. Другой путь — выведение и возделывание новых сортов сельскохозяйственных культур. Возделывание новых сортов, например, зерновых культур, более продуктивных и устойчивых к болезням, дало в последние десятилетия XX в. основной прирост сельскохозяйственной продукции. Этот успех селекционеров был назван «зеленой революцией».

Урожайность повышается при чередовании возделываемых культур (севооборотах) применительно к зональным условиям, а нередко и при переходе от монокультуры к смешанным посевам, например, совместному выращиванию зерновых культур с бобовыми, особенно на кормовые цели.

Известно, что природные многовидовые ассоциации растений значительно реже страдают от вспышек развития насекомых-вредителей, возбудителей болезней, чем популяции монокультур в агроценозах. Это объясняется высокой концентрацией сельскохозяйственных культур, что делает их удобным объектом для многочисленных хищников, паразитов, возбудителей заболеваний и других вредных организмов, освобождающихся от конкуренции, присущей им в естественной обстановке. Отсюда — важным путем повышения урожайности является снижение потерь от вредителей, болезней и сорняков путем интегрированной системы защиты сельскохозяйственных культур, где особое значение в борьбе с вредными организмами придается агротехническим, селекционным, семеноводческим приемам, севооборотам, биологическим методам. Химический метод применяется в крайних случаях, в годы, когда вредные организмы превышают порог вредоносности, создается угроза потерь урожая и другие приемы не дают возможности предотвратить эти потери.

Для получения максимального урожая и длительного поддержания плодородия почвы, технология внесения удобрений также сложна и требует определенной экологической культуры. Оптимальное соотношение между минеральными и органическими удобрениями, их нормы, сроки, способы и место внесения, использование полива и рыхление почвы, учет погодных условий — это неполный перечень факторов, которые влияют на эффективность применения удобрений.

Повышенные нормы, неправильные сроки или способы внесения, например, азотных удобрений, приводят к накоплению их в почве, а в растениях, соответственно, нитратов, вредных в из-

быточных количествах для человека. Поверхностное и чрезмерное внесение удобрений приводит к частичному их смыву в реки, озера, отравлению воды, гибели животных и растений. Многочисленные примеры нерационального обращения с удобрениями свидетельствуют о необходимости тщательного и серьезного выполнения всех работ в этой отрасли сельского хозяйства.

Вероятно, в XXI в. сельское хозяйство современного типа сохранится. В его развитии нынешние тенденции позволяют надеяться, что растущее население Земли будет обеспечено продовольствием.

**Сохранение природных сообществ.** Основа благосостояния человечества в будущем — сохранение природного разнообразия. Устойчивость в функционировании биосферы обеспечивает разнообразие природных сообществ.

Животные в сообществах характеризуются определенной продуктивностью, производимой в единицу времени новой биомассой. Человек при использовании изымает часть биомассы в виде урожая, представляющего собой ту или иную долю биопродукции. Снижение продукции может происходить из-за наличия внутривидовой или межвидовой конкуренции, воздействия неблагоприятных условий внешней среды и других факторов. Разница между ней и урожаем может значительно сократиться и даже стать отрицательной. В последнем случае изъятие будет превышать естественный прирост биомассы того или иного вида животных, популяций.

Разумное использование *биологических ресурсов* состоит:

• в поддержании продуктивности популяции на максимально высоком уровне;

• сборе урожая, величина которого максимально близка к производимой популяцией продукции.

Данное регулирование предполагает глубокое знание экологии эксплуатируемого вида, популяции, выработку и соблюдение норм и правил использования.

Существует три канала, по которым может осуществляться управление продуктивностью популяции: рождаемость, смертность, скорость роста особей. Эти характеристики находятся под влиянием целого ряда факторов: пищевых ресурсов, состояния климата и почв, наличия влаги, света, тепла, плотности популяции, взаимодействия с другими видами, наличия болезней, паразитов

и т. д. Поддерживая благоприятные условия и подавляя отрицательные воздействия, тем самым человек может регулировать продуцирование биомассы, добиваясь максимальной его скорости. Изменяя интенсивность изъятия биомассы или величины собираемого урожая, человек может оказывать как положительное, так и отрицательное воздействие на ту или иную популяцию.

В материальном производстве человек использует в настоящее время незначительный процент видов. Несомненно, в будущем могут быть использованы полезные свойства большего числа видов при условии, если они к тому времени сохранятся. Сохранение природных сообществ важно не только для материального благополучия, но и для полноценного существования человека.

В настоящее время ясно, что для сохранения видового разнообразия, необходимо сохранить ненарушенные участки, которые должны быть значительными по площади, так как иначе на небольших заповедных «островках» многим видам грозит вымирание. На этом пути достигнуты определенные успехи: создана сеть *биосферных заповедников* в России и других странах, где представлены основные сообщества. На территории заповедников запрещена всякая хозяйственная деятельность, а вокруг созданы специальные охранные зоны. Заповедники при сравнении с другими сообществами служат как бы эталонами, позволяющими выявить «отклонения от нормы».

В целом же при решении экологических проблем должны предусматриваться следующие виды деятельности:

• местный (локальный) и глобальный экологический мониторинг, т. е. измерение и контроль состояния важнейших характеристик окружающей среды, концентрации вредных веществ в атмосфере, воде, почве;

• восстановление и охрана лесов от пожаров, вредителей и болезней;

• дальнейшее расширение и увеличение заповедных зон, эталонных экосистем, уникальных природных комплексов;

• охрана и разведение редких видов растений и животных;

• международное сотрудничество в деле охраны среды;

• широкое просвещение и экологическое образование населения.

Решение экологических проблем зависит не только от ученых, но и политиков, производителей, от разумного поведения всего

общества. Роль экологии — помочь осознать, чем грозит незнание или пренебрежение этими проблемами; изучая природные сообщества, найти пути их сохранения для настоящего и будущего нашей планеты.

## Семинар

**Тема:** Пути решения экологических проблем (по И.Д. Звереву, 1998).

*Материалы и оборудование:* 1. наглядные учебные пособия (плакаты, аудио- видеоаппаратура и др.); 2. линейки; 3. цветные карандаши; 4. рабочая тетрадь.

*Проведение семинара.* При проведении семинара студенты делятся на две подгруппы или звена. Несмотря на то, что в конце XX-начале XXI столетий приняты важные решения на национальном и международном уровнях, все еще не устранены причины острых критических ситуаций в области экологии.

Студенты сравнивают две группы действий по сохранению и улучшению природной среды. Обосновывают, почему отдают предпочтение тем или иным из них.

1. А. Сократить утечку отходов со свалок.
   Б. Внедрить вторичные технологии использования отходов.
2. А. Повысить безотходность АЭС.
   Б. Использовать новые безвредные источники энергии.
3. А. Применять новые способы борьбы с загрязнением от автомобильного транспорта.
   Б. Сократить потребность автотранспорта в топливе.
4. А. Спасать виды, находящиеся на грани вымирания.
   Б. Ограничить рост народонаселения, приводящий к разрушению экосистем и сокращению биоразнообразия.

Выбирают путь: обострение ситуации или решение проблемы?

Обсуждение позволяет сделать вывод о том, что создаваемые человеком системы жизнеобеспечения, противоречащие естественным, неустойчивы. Попытки сохранить их обречены на неудачу.

В сложившейся ситуации ведется поиск выхода. Ориентируются на действия, ведущие к устойчивому развитию:

- стабилизацию численности народонаселения;
- введение сельскохозяйственных технологий, предотвращающих истощение почвы и водных ресурсов, не загрязняющих землю и продукты питания;
- вторичное использование отходов;

- развитие экологически чистых источников энергии;

- достижение разумного потребления и экономию ресурсов.

Отвечают на вопросы: какие меры вы считали бы нужным добавить к этому списку? Какое участие вы могли бы принять в охране окружающей среды:

- изменить личный образ жизни;

- принять участие в экологическом движении;

- избрать профессию, связанную с экологией, природопользованием?

Несколько десятилетий существует два противоположных взгляда на роль человека в мире и опасность проблем окружающей природной среды. Одни люди считают, что при сохранении существующих тенденций будут усугубляться деградация и истощение природы и мир окажется на грани катастрофы, другие уверены, что технологические достижения позволяют успешно разрешить экологические проблемы.

Для оценки этих позиций группа (подгруппа)делится на два звена:

А – сторонники так называемого «технологического оптимизма» и Б – сторонники «угрозы экологической катастрофы». Каждое звено берет карточки с текстами (табл. 16.1), выражающими свою точку зрения. При обсуждении студенты приводят доводы «за» и «против» альтернативных позиций.

Итоги семинара отражают в рабочей тетради.

**Таблица 16.1 — Экологические проблемы современности и пути их решения**

| А | Б |
|---|---|
| **Роль человека на Земле и проблемы среды** | |
| «Я и вообще человек в первую очередь». Завоевание природы в целях экономического роста | «Мы и Земля в целом». Сотрудничество с природой для обеспечения экономического роста и поддержания жизни на Земле |
| Проблемы среды преувеличены, их можно решить путем введения новых технологий | Проблемы очень сложны, их можно решить, если перейти к устойчивому экологическому росту, соответствующему экологическим требованиям |

| А | Б |
|---|---|
| **Рост численности населения** | |
| Нет необходимости контролировать: люди – это самый важный потенциал для решения проблем | Необходим контроль в целях поддержания систем жизнеобеспечения, рост численности населения ограничивается условиями для выживания всех народов |
| **Истощение и деградация ресурсов и энергии** | |
| Мы научимся бережно использовать ресурсы и поэтому не исчерпаем их | Многие ресурсы сильно деградированы и их почти невозможно восстановить (почва, луга, лес, многие виды организмов) |
| Разведка новых месторож-дений, замена использованных ресурсов обеспечит их неисчерпаемость | Видимо, невозможно заменить некоторые виды невозобновляемых ресурсов; внедрение заменителей требует новых экономических затруднений |
| Экономический рост и новые технологии уменьшат истощение ресурсов, загрязнение и деградацию среды | Усиленное использование ресурсов приведет к увеличению отходов, региональному истощению ресурсов, загрязнению и истощению среды |
| Заменить можно любые виды редких ресурсов, поэтому их сбережение не так уж и обя-зательно | Замена может быть худшего качества или более дорогой |
| **Дикая природа** | |
| Дикорастущие растения и дикие животные существуют для удовлетворения потребностей человека | Исчезновение любого вида организмов под влиянием деятельности человека неоправданно; их использование не должно нарушать равновесие экологических систем |

| А | Б |
|---|---|
| **Контроль загрязнения** | |
| Контроль не должен сдерживать экономический рост, обеспечивающим средства на его проведение | Недостаточный контроль наносит ущерб здоровью людей, других видов организмов, ухудшает перспективы развития экономики |
| Тем, кто загрязняет, правительство предоставляет налоговые льготы на оборудование для контроля загрязнения | Те, кто загрязняет, несут расходы по загрязнению; цены на товары и услуги включают стоимость контроля за загрязнением; принцип «за все платит налогоплательщик» маскирует пагубные издержки производства |
| Контроль на выходе, после того как загрязнение уже произошло | Контроль на входе с целью предотвращения загрязнения среды |
| Сжигание, затопление, захоронение отходов | Отходы, как вторичные ресурсы, которые необходимо использовать повторно |

## Контрольные вопросы

1. Какие основные экологические проблемы стоят перед человечеством?
2. Какое влияние оказывает хозяйственная деятельность человека на окружающую среду?
3. Какова экологическая ситуация в вашем регионе?
4. В чем сущность концепции устойчивого развития в глобальной системе «Общество – природа»?
5. Какова стратегия развития промышленности, энергетики, сельского хозяйства и борьбы с загрязнением?
6. В чем сущность сохранения природных сообществ, как основы благосостояния человечества в будущем?

# ТЕРМИНЫ И ПОНЯТИЯ*

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

**Автотрофы** — организмы, берущие нужные им для жизни химические элементы из окружающей их косной материи и не требующие для построения своего тела готовых органических соединений другого организма. Основной источник энергии, используемый автотрофами, — Солнце.

**Агрессия** — форма связей, характеризующаяся истреблением особей своего вида.

**Адаптация** — приспособление организмов к среде.

**Аккрекция** — образование Солнечной системы из облака разреженного газа и пыли.

**Аллелопатия** — химические взаимовлияния между растениями в сообществе, оказывающее на организмы либо токсическое, либо стимулирующее действие.

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

**Анемохория** — расселение организмов с помощью воздушных потоков.

**Ареал** — часть земной поверхности, в пределах которой распространен тот или иной вид.

**Атмосфера** — газообразная оболочка планеты, состоящая из смеси различных газов, водяных паров и пыли.

**Аутэкология** — раздел экологии, изучающий взаимоотношения особей (организмов) с окружающей средой.

**Аэробиосфера** — область атмосферы, населенная аэробионтами, субстратом жизни которых служит влага воздуха.

**Аэропланктон** — организмы, пассивно переносимые потоками воздуха.

---

** Многие термины и понятия разными авторами понимаются неодинаково, поэтому приведенные формулировки и определения терминов и понятий не могут рассматриваться как строго нормативные.*

**Бенталь** — дно океана как среда обитания донных организмов.

**Бентос** — совокупность растений (фитобентос) и животных (зообентос), ведущих донный образ жизни.

**Биогенное вещество** — создается и перерабатывается жизнью, совокупностями живых организмов, например, нефть, каменный уголь, известняки и др.

**Биогеохимический круговорот** (биогеохимический цикл) — обмен химических элементов между живыми организмами и неорганической средой, различные стадии которого проходят внутри экосистемы.

**Биокосное вещество** — создается в биосфере одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя системы динамического равновесия тех и других (почва, кора выветривания, природные воды, свойства которых зависят от деятельности на Земле живого вещества).

**Биом** — совокупность сообществ организмов (экосистем) какой-либо крупной территории, например, природной зоны: биом тундры, тайги и т. п.

**Биосфера** — своеобразная оболочка Земли, содержащая всю совокупность живых организмов и ту часть вещества планеты, которая находится в непрерывном обмене с этими организмами.

**Биота** — совокупность видов организмов какой-либо крупной территории, например, биота тундры и т. д.

**Биотический (биологический) круговорот** — циркуляция веществ между почвой, растениями, животными и микроорганизмами.

**Биотические факторы** — совокупность влияния жизнедеятельности одних организмов на другие.

**Биотоп** — однородный в экологическом отношении участок земной поверхности (территории или акватории), занятый одним биоценозом.

**Биоценоз** — совокупность популяций всех видов живых организмов, населяющих определенную географическую территорию, отличающуюся от других соседних территорий по химическому составу почв, вод, а также по ряду физических

показателей (высота над уровнем моря, величина солнечного облучения и т. д.).

**Валовая первичная продуктивность (ВПП)** — скорость, с которой растения накапливают химическую энергию.

**Галофилы** — животные, приспособившиеся к жизни на засоленных почвах.

**Гелиофиты** — световые виды растений, обитающие на открытых местах с хорошей освещенностью.

**Геобионты** — животные, постоянно обитающие в почве.

**Геобиосфера** — верхняя часть земной коры (литосфера), населенное геобионтами.

**Геоксены** — животные, иногда посещающие почву для временного укрытия или убежища.

**Геофилизация** — погружение базальной (нижней) части растения в почву.

**Геофилы** — животные, часть цикла развития которых (чаще одна из фаз) обязательно проходит в почве.

**Гетеротипические реакции** — взаимодействия между особями разных видов.

**Гетеротрофы** — организмы, нуждающиеся для своего питания в органическом веществе, образованном другими организмами.

**Гетерофилия** — различия строения надводных и подводных листьев у одного и того же растения.

**Гигрофиты** — растения, обитающие во влажной среде, не переносящие водного дефицита и обладающие не высокой засухоустойчивостью.

**Гидробиосфера** — глобальный мир воды (водная оболочка Земли без подземных вод), населенный гидробионтами.

**Гидросфера** — совокупность всех вод Земли: материковых (глубинных, почвенных, поверхностных), океанических, атмосферных.

**Гидрофиты** — водные растения, прикрепленные к грунту и погруженные в воду только нижними своими частями.

**Гомеостаз** — динамическое равновесие процессов, протекающих в организме, популяции, биоценозе, экосистеме.

**Гомотипические реакции** — взаимодействия между особями одного и того же вида.

**Гумус** — органическое вещество почвы, состоящее из отмерших остатков растений и животных.

**Гуттация** — выделение воды у растений через специальные выделительные клетки, расположенные по краю или на острие листа.

**Демэкология** — раздел экологии, изучающий взаимоотношения популяции, вида с окружающей средой.

**Детрит** — мелкие частицы остатков организмов и их выделений.

**Детритные** (сапрофитные) пищевые цепи — пищевые цепи, начинающиеся с отмерших остатков растений, трупов животных.

**Детритофаги** — организмы, питающиеся детритом.

**Доминанты** — преобладающие в фитоценозах виды растений.

**Емкость среды** — количественная характеристика совокупности условий, ограничивающих рост численности популяции.

**Живое вещество** — по В. И. Вернадскому, это совокупность всех живых организмов современной биосферы.

**Жизненная форма организма** — морфологический тип приспособления растения или животного к основным факторам местообитания и определенному образу жизни.

**Закон константности количества живого вещества биосферы** (В. И. Вернадский): количество живого вещества (биомассы всех организмов) биосферы для данной геологической эпохи постоянно.

**Закон минимума** (Ю. Либиха): жизненность организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей. Ю. Либих формулировал данный закон следующим образом: «Веществом, находящимся в минимуме, управляется урожай и определяется величина и устойчивость последнего во времени».

**Закон необратимости эволюции** (Л. Полло): эволюция необратима; организм (популяция, вид) не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков.

**Закон толерантности** (В. Шелфорда): процветание организма ограничено зонами максимума и минимума определенных экологических факторов. Между ними располагается зона оптимума. Каждый вид характеризуется своей *толерантностью* — способностью переносить отклонения экологических факторов от оптимальных.

**Законы экологии** (Б. Коммонера): 1. Все связано со всем; 2. Все должно куда-то деваться; 3. Природа знает лучше; 4. Ничто не дается даром.

**Зоогамия** — опыление растений млекопитающими.

**Ионизирующие излучения** — излучения с очень высокой энергией, которые способны выбивать электроны из атомов и присоединять их к другим атомам с образованием пар положительных и отрицательных ионов.

**Каннибализм** — пожирание особей своего вида.

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

**Климакс** — относительно стабильное состояние биоценоза (экосистемы).

**Конвергенция** — внешнее сходство, возникающее у представителей разных неродственных групп и видов в результате сходного образа жизни.

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

**Комменсализм** — взаимоотношения организмов, при которых один из партнеров получает пользу, не нанося ущерб другому.

**Консоргент** — центральный член или ядро *консорции*.

**Консорты** — группа организмов, связанных с ядром *консорции*, с ее *консоргентом*.

**Консорция** — совокупность популяций организмов, жизнедеятельность которых в пределах одного биоценоза трофи-

чески или топически связана с центральным видом — автотрофным организмом.

**Консументы или фаготрофы** — гетеротрофные организмы, главным образом, животные, питающиеся другими организмами или частицами органического вещества.

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

**Криофиты** — растения холодных и сухих местообитаний.

**Ксерофиты** — растения сухих местообитаний, способные переносить значительный недостаток влаги — почвенную и атмосферную засуху.

**Литосфера** — верхняя «твердая» оболочка Земли, постепенно переходящая с глубиной в сферы с меньшей прочностью вещества. Включает *земную кору* и верхнюю *мантию* Земли.

**Литофиты** — растения каменистых местообитаний.

**Макробиотип (макробиота)** — крупные почвенные животные с размерами тела от 2 до 20 мм.

**Мегабиотип (мегабиота)** — крупные землерои, главным образом из числа млекопитающих.

**Мезобиотип (мезобиота)** — совокупность сравнительно мелких, легко извлекающихся из почвы, подвижных животных (почвенные нематоды, личинки насекомых, клещи, ногохвостки и др.).

**Мезофиты** — растения умеренно увлажненных местообитаний.

**Микробиотип (микробиота)** — почвенные микроорганизмы, составляющие основное звено детритной пищевой цепи, представляют собой как бы промежуточное звено между растительными остатками и почвенными животными.

**Мозаичность** — неоднородность фитоценозов в горизонтальном отношении и расчленение их на более мелкие структуры.

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

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

**Нектон** — совокупность пелагических активно передвигающихся животных, не имеющих непосредственный связи с дном (киты, кальмары, ластоногие, рыбы).

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

**Нитрофилы** — растения, требовательные к повышенному содержанию азота в почве.

**Ноосфера** — сфера разума. Гипотетическая стадия развития *биосферы*, когда разумная деятельность человека станет главным определяющим фактором ее *устойчивого развития*.

**Ограничивающий (лимитирующий) фактор** — это фактор, уровень которого в качественном или количественном отношении (недостаток или избыток) оказывается близким к пределам выносливости данного организма.

**Орнитофилия** — опыление растений с помощью птиц.

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

**Парацеллы** — структурные части горизонтального расчленения биоценоза, отличающиеся составом, структурой, свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена.

**Патоген** — агент, вызывающий патологические процессы в организме.

**Пелагиаль** — толща воды в океане или море, как среда обитания пелагических организмов, *планктона* и *нектона*.

**Периодический закон географической зональности** А. А. Григорьева — М. И. Будыко — со сменой физико-географических поясов Земли аналогичные ландшафтные зоны и их некоторые общие свойства периодически повторяются.

**Пирамида биомасс** — графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных порядков, выраженное в единицах биомассы.

**Пирамида численности (чисел)** — графическое изображение соотношения между *продуцентами* и *консументами* разных порядков, выраженное в единицах числа особей.

**Пирамида экологическая** — графическое изображение соотношения между *продуцентами* и *консументами* разных порядков, выраженное в единицах биомассы (пирамида биомасс), числа особей (пирамида чисел) или заключенной в массе живого вещества энергий (пирамида энергий).

**Пирамида энергий** — графическое изображение соотношения между *продуцентами* и *консументами* разных порядков, выраженное в единицах заключенной в массе живого вещества энергий.

**Пищевые связи** — это механизмы передачи энергии от одного организма к другому.

**Пищевая (трофическая) сеть** — сплетение пищевых (трофических) цепей в сложном сообществе.

**Пищевая (трофическая) цепь** — последовательность переноса энергии в экосистеме.

**Планктон** — совокупность пелагических организмов, не обладающих способностью к быстрым активным передвижениям. Это мелкие животные — *зоопланктон* и растения — *фитопланктон*, которые не могут противостоять течениям.

**Погода** — это непрерывно меняющееся состояние атмосферы у земной поверхности, примерно до высоты 20 км (граница тропосферы).

**Популяция** — элементарная группировка организмов определенного вида, обладающая всеми необходимыми условиями для поддержания своей численности необозримо длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды.

**Правило предварения Алехина** — широко распространенные виды растений на юге произрастают на северных склонах, а на севере встречаются только на южных.

**Правило Аллена** — у видов, живущих в более холодном климате, выступающие части тела (хвост, уши и др.) меньше, чем у родственных видов из более теплых мест.

**Правило Бергмана** — при продвижении на север средние размеры тела в популяциях эндотермных животных увеличиваются.

**Правило Вант-Гоффа** — при оптимальных температурах у всех организмов физиологические процессы протекают наи-

более интенсивно, что способствует увеличению темпов их роста.

**Правило Глогера** — окраска животных в холодном и сухом климате сравнительно светлее, чем в теплом и влажном.

**Правило 10%** (правило пирамиды энергий Р. Линдемана) — с одного трофического уровня экологической пирамиды переходит на другой, более высокий, в среднем не более 10% энергии.

**Правило 1%** — для биосферы в целом доля возможного потребления чистой первичной продукции (на уровне консументов высших порядков) не превышает 1%.

**Правило Тинеманна** — сохранение и расселение видов растений ограничивает устойчивость к неблагоприятным абиотическим воздействиям (холод, жара) репродуктивных органов и незащищенных молодых растений.

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

**Псаммофиты** — растения, приспособленные для жизни на подвижных песках.

**Радионуклиды** (радиактивные изотопы) — изотопы элементов, испускающие радиоактивные излучения.

**Редуценты** — гетеротрофные организмы (бактерии, грибы), получающие энергию путем разложения мертвых тканей или путем поглощения растворенного органического вещества, выделяющегося самопроизвольно, или извлеченного сапрофитами из растений и других организмов.

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

**Синузия** — структурная часть фитоценоза.

**Синэкология** — раздел экологии, исследующий взаимоотношения сообществ и экосистем.

**«Сотрапезничество»** — потребление разных веществ или частей их одного и того же ресурса. Например, взаимоотношения между различными видами почвенных бактерий — сапро-

фитов, перерабатывающих разные органические вещества из перегнивших растительных остатков, и высшими растениями, потребляющими образовавшиеся при этом минеральные соли.

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

**Среда** — часть природы, окружающая живые организмы и оказывающая на них прямое или косвенное воздействие.

**Стенобионты** — экологически маловыносливые виды.

**Суккуленты** — растения с сочными мясистыми подземными органами, в которых развита водозапасающая ткань. Различают листовые и стеблевые суккуленты.

**Сукцессия** — последовательная смена одного биоценоза другим.

**Сукцессия вторичная** — восстановление экосистемы, когда-то уже существовавшей на данной территории.

**Сукцессия первичная** — процесс развития и смена экосистем на незаселенных ранее участках, начинающихся с их колонизации.

**Сукцессионная серия** — последовательный ряд постепенно и закономерно сменяющих друг друга в сукцессии сообществ.

**Сциофиты** — теневые растения, не выносящие сильного освещения, живут в постоянной тени под пологом леса.

**Термопериодизм сезонный** — потребность растений умеренных широт в чередовании в течение года холодных и теплых периодов.

**Толерантность** — выносливость вида к воздействию на него тех или иных факторов среды.

**Топические связи** — характеризуют любое физическое или химическое изменение условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности другого.

**Трофические связи** — наблюдаются, когда один вид питается другим — либо живыми особями, либо их мертвыми остатками, либо продуктами их жизнедеятельности.

**Трофический уровень** — место каждого звена в цепи питания.

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

**УФ** — ультрафиолетовая радиация.

**Фабрические связи** — это такой тип биоценотических отношений, в которые вступает вид, используя для своих сооружений (фабрикации) продукты выделения или мертвые остатки или даже живых особей другого вида.

**ФАР** — фотосинтетическая активность радиации Солнца.

**Фауна** — совокупность видов животных, обитающих на определенной территории.

**Фитофаги** — животные, питающиеся тканями живых растений.

**Флора** — совокупность видов растений, обитающих на определенной территории.

**Форические связи** — это участие одного вида в распространении другого.

**Фотопериодизм** — ритмические изменения морфологических, биохимических и физических свойств и функций организмов под влиянием чередования и длительности освещения.

**Хемосинтез** — синтез органических веществ у хемоавтотрофных бактерий, использующих в качестве источников энергии окисление некоторых неорганических веществ.

**Хищничество** — такой тип взаимоотношения популяций, при котором представители одного вида поедают (уничтожают) представителей другого, т. е. организмы одной популяции служат пищей для организмов другой популяции.

**Численность популяции** — общее количество особей на данной территории или в данном объеме.

**Чистая первичная продуктивность** (ЧПП) — скорость накопления растениями органического вещества за вычетом расхода на дыхание и фотодыхание.

**Эврибионты** — экологически выносливые виды.

**Эдафон** — совокупность живого населения почвы.

**Эдификаторы** — растения, наиболее активно и глубоко преобразующие среду и определяющие условия существования для других сообитателей.

**Экологическая ниша** — положение вида, которое он занимает в общей системе биоценоза, комплекс его биоценотических связей и требований к абиотическим факторам среды.

**Экологическая пластичность** — свойство видов адаптироваться к тому или иному диапазону факторов среды.

**Экологическая стратегия популяции** — это ее общая характеристика роста и размножения.

**Экологическая структура биоценоза** — это его состав из экологических групп организмов, выполняющих в сообществе в каждой экологической нише определенные функции.

**Экология** — это наука, изучающая отношения организмов между собой и с окружающей средой, или наука, изучающая условия существования живых организмов, взаимосвязи со средой, в которой они обитают.

**Экосистема** — любое сообщество живых существ и его среда обитания, объединенные в единое функциональное целое, возникающее на основе взаимозависимости и причинно-следственных связей, существующих между отдельными экологическими компонентами.

**Эпифиты** — растения, живущие на других растениях (на ветвях, стволах деревьев), без связи с почвой.

**Эфемеры** — однолетние травянистые растения, завершающие полный цикл развития за очень короткий и обычно влажный период.

**Эфемероиды** — многолетние травянистые растения, которым, подобно эфемерам, свойствен очень короткий период вегетации.

**«Эффект группы»** — оптимизация физиологических процессов, ведущая к повышению жизнеспособности особей при совместном существовании.

**Ярусность** — вертикальное расслоение биценозов на равновысокие структурные части.

## ЛИТЕРАТУРА

**Акимова, Т.А.** Основы экоразвития: учебное пособие / Т.А. Акимова, В.В. Хаскин. — М.: Изд-во Рос. экон. акад., 1994. — 312 с.

**Акимова, Т.А.** Экология / Т.А. Акимова, В.В. Хаскин. М.: ЮНИТИ, 1998. — 455 с.

**Акимушкин, И.И.** Мир животных / И.И. Акимушкин. — М.: Молодая гвардия, 1981. — 238 с.

**Алексеев, С.В.** Практикум по экологии / С.В. Алексеев, Н.В. Груздева, А.Г. Муравьев, Э.В. Гущина. — М:АО МДС, 1996. - 192 с.

**Бигон, М.** Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. — М.: Мир, 1981. — Т. 1, 2.

**Биосфера и ее ресурсы** (сборник статей под редакцией В.А. Ковды). — М.: Наука, 1971. — 312 с.

**Будыко, М.И.** Глобальная экология / М.И. Будыко — М., 1977. — 327 с.

**Вернадский, В.И.** Биосфера (Избранные труды по биогеохимии) / В.И. Вернадский. — М.: Мысль, 1967.

**Вернадский, В.И.** Живое вещество / / В.И. Вернадский. — М., 1978. — 358 с.

**Войткевич, Г.В.** Основы учения о биосфере / Г.В. Войткевич, В.А. Вронский. — М.: Просвещение, 1989. — 160 с.

**Воронцов, Н.Н.** Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы / Н.Н. Воронцов // Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Биология». — М.: Знание, 1984. — N 7. — 64 с.

**Гиляров, М.С.** Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых / М.С. Гиляров. — М. — Л., 1949. — 278 с.

**Голубкина, Н.А.** Лабораторный практикум по экологии / Н.А. Голубкина, М.А. Шалина. — М.: ФОРУМ-ИНФРА, 2004. — 56 с.

**Горышина, Т.К.** Экология растений / Т.К. Горышина. — М.: Высшая школа, 1979. — 368 с.

**Горшков, В.Г.** Энергетика биосферы и устойчивость состояния окружающей среды / В.Г. Горшков // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Сер. «Теоретические и общие вопросы географии». — М., 1990. — Т. 7. — 338 с.

**Грант, В.** Эволюция организмов / В. Грант. — М.: Мир, 1980. — 407 с.

**Грин, Н.** Биология / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор. — М.: Мир, 1993. —Т. 1-3.

**Гюнтер, Э**. Основы общей биологии / Э. Гюнтер и [др.]; пер. с нем.; под общей ред. Э.Либберта. — М.: Мир, 1982. - 440 с.

**Дажо, Р.** Основы экологии / Р. Дажо. — М.: Прогресс, 1975. — 415 с.

**Двораковский, М.С.** Экология растений / М.С. Двораковский. — М.: Высшая школа, 1983.

**Дрё, Ф.** Экология / Ф. Дрё. — М., 1976. — 168 с.

**Дювиньо, П.** Биосфера и место в ней человека / П. Дювиньо, М. Танг. — М.: Прогресс, 1975.

**Захаров, В.Б.** Общая биология / В.Б. Захаров, С.Г. Мамонтов, Н.И. Сонин. — М.: Дрофа, 2000. — 624 с.

**Зверев, И.Д.** Учебные исследования по экологии в школе / И.Д. Зверев. - М.: Экология и образование, 1993. - 88 с.

**Зверев, И.Д.** Практические занятия по экологии / И.Д. Зверев. - М.: Просвещение, 1998. - 78 с.

**Иванов, В.Г.** Конфликт ценностей и решение проблем экологии / В.Г. Иванов // Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Биология». — М.: Знание, 1991. — N 8. — 64 с.

**Иоганзен, Б.Г.** Основы экологии / Б.Г. Иоганзен. — Томск, 1959. — 390 с.

**Казначеев, В.П., Яншина, Ф.Т.** Учение В. И. Вернадского о преобразовании биосферы и экологии человека / В.П. Казначеев, Ф.Т. Яншина // Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Науки о Земле». — М.: Знание, 1986. — N3. — 48 с.

**Кашкаров, Д.Н.** Основы экологии животных / Д.Н. Кашкаров. — Л., 1945. — 383 с.

**Кириллов, Ю.И.** Практикум по физиологии растений / Ю.И. Кириллов. - Курган: Парус-М, 1995. - 120 с.

**Козлова, Т.А.** Экология / Т.А. Козлова, Т.С. Сухова, В.И. Сивоглазова. - М.: Школа-Пресс, 1996. - 192 с.

**Коммонер Б.** Замыкающий круг / Б. Коммонер. — Л.: Гидрометеоиздат, 1974. — 272 с.

**Криволуцкий, Д.А.** Животные в биогенном круговороте веществ / Д.А. Криволуцкий, А.Д. Покаржевский // Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Биология». — М.: Знание, 1986. — N3. — 64 с.

**Криксунов, Е.А.** Экология / Е.А. Криксунов, В.В. Пасечник, А.П. Сидорин. — М.: Дрофа, 1995. — 240 с.

**Лархер, В.** Экология растений / В. Лархер. — М.: Мир, 1978. — 384 с.

**Лемешев, М.Я.** Природа и мы / М.Я. Лемешев. — М.: Советская Россия, 1989. — 272 с.

**Мамедов, Н.М.** Экология / Н.М. Мамедов, И.Т. Суравегина. — М.: Школа — Пресс, 1996. — 464 с.

**Медоуз, Д.Х.** За пределами роста / Д.Х. Медоуз, Д.Л. Медоуз, И. Рандерс. — М.: Прогресс, Пангея, 1994. — 304 с.

**Миллер, Т**. Спешите спасти планету / Т. Миллер. — М.: Прогресс-Пангея, 1994. — Ч. II. — 336 с.

**Миркин, Б.М.** Экология России / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. — М.: Устойчивый мир, 1999. — 272 с.

**Моисеев, Н.Н.** Современный антропогенез и цивилизованные разломы: Эколого-политологический анализ / Н.Н. Моисеев //Зеленый мир, 1994, N 12. — С. 5—11.

**Монин, А.С.** Глобальные экологические проблемы / А.С. Монин, Ю.А. Шишков // Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Науки о Земле». — М.: Знание, 1990. — N7. — 48 с.

**Наумов, Н.П.** Экология животных / Н.П. Наумов — М., 1963. — 618 с.

**Небел, Б.** Наука об окружающей среде: как устроен мир / Б. Небел . — М.: Мир. 1993. — Т. I. — 424 с.

**Нейл, У.** География жизни / У. Нейл. — М.: Прогресс, 1973. — 340 с.

**Новиков, Г.А.** Основы общей экологии и охраны природы / Г.А. Новиков. — Л., 1979. — 352 с.

**Одум, Ю.** Экология / Ю. Одум. — М.: Мир, 1986. — Т. 1 — 328 с.

**Пасечник, В.В.** Школьный практикум. Экология / В.В. Пасечник. - М.: Дрофа, 1998. - 64 с.

**Перельман, А.И.** Геохимия биосферы / А.И. Перельман. — М.: Наука, 1973. — 168 с.

**Перельман, А.И.** Биокосные системы земли / А.И. Перельман. — М.: Наука, 1977. — 160 с.

**Петров, К.М.** Общая экология: взаимодействие общества и природы / К.М. Петров. — СПб: Химия, 1997. — 352 с.

**Пономарева И.Н.** Общая экология / И.Н. Пономарева. — Л., 1975. — 162 с.

**Пономарева И.Н.** Экология растений с основами биогеоценологии / И.Н. Пономарева. — М.: Просвещение, 1978. — 207 с.

**Пресман, А.С.** Идеи В. И. Вернадского в современной биологии / А.С. Пресман // Новое в жизни, науке, технике, Сер. «Биология». — М.: Знание, 1976. — N9. — 64 с.

**Протасов, В.Ф.** Экология, здоровье и природопользование в России / В.Ф. Протасов, А.В. Молчанов. — М.: Финансы и статистика, 1995. — 528 с.

**Радкевич, В.А.** Экология / В.А. Радкевич. — Минск: Высш. шк., 1997. — 159 с.

**Рамад Ф.** Основы прикладной экологии / Ф. Рамад. — Л.: Гидрометеоиздат, 1981. — 543 с.

**Реймерс Н.Ф.** Природопользование: словарь-справочник / Н.Ф. Реймерс. — М.: Мысль, 1990. — 637 с.

**Реймерс, Н.Ф.** Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) / Н.Ф. Реймерс. — М.: Россия молодая, 1994. — 367 с.

**Риклефс, Р.** Основы общей экологии / Р. Риклефс. — М., 1979. — 424 с.

**Средства оснащения современного экологичесекого практикума:** Каталог Справочник / Сост. А.Г. Муравьев, Б.В. Смолев, А.А. Лавриенко; под общей ред. А.Г. Муравьева. — СПб.: Крисмас+, 2004. - 208 с.

**Стадницкий, Г.В.** Экология / Г.В. Стадницкий, А.И. Родионов. — СПб: Химия, 1996. — 240 с.

**Степановских, А.С.** Экология / А.С. Степановских. — М.: ЮНИТИ—ДАНА, 2001. — 703 с.

**Степановских, А.С.** Прикладная экология / А.С. Степановских. — М.: ЮНИТИ—ДАНА, 2003. — 751 с.

**Степановских, А.С.** Общая экология / А.С. Степановских. — М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2005. - 688 с.

**Сукачев, В.Н.** Основы лесной биогеоценологии / В.Н. Сукачев. — М.: Наука, 1964.

**Сукачев, В.Н.** Избранные труды / В.Н. Сукачев. — М.: Наука, 1972.

**Усольцев, Ю.А.** Методические указания для практических занятий по экологии / Ю.А. Усольцев. - Курган: КГСХА, 2004. - 92 с.

**Фарб, П.** Популярная экология / П. Фарб. — М.: Мысль, 1971. — 192 с.

**Федорова, А.И.** Практикум по экологии и охране окружающей среды / А.И. Федорова, А.Н. Никольская. - М.: ВЛАДОС, 2001. - 288 с.

**Хржановский, В.Г.** Ботаническая география с основами экологии растений / В.Г. Хржановский [и др.]. — М.: Колос, 1994. — 240 с.

**Чернова, Н.М.** Лабораторный практикум по экологии / Н.М. Чернова. - М.: Просвещение, 1986. - 96 с.

**Чернова, Н.М.** Экология / Н.М. Чернова, А.М. Былова. — М.: Просвещение, 1988. — 272 с.

**Яблоков, А.В.** Эволюционное учение / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. — М.: Высшая школа, 1998. — 336 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ ..... 3
1. ВВЕДЕНИЕ: ПРЕДМЕТ ЭКОЛОГИИ ..... 4
1.1. Краткая история экологии ..... 4
1.2. Содержание, предмет и задачи экологии ..... 23
1.3. Взаимосвязь экологии с другими биологическими науками. Подразделения экологии ..... 24
1.4. Методы экологических исследований ..... 28
*Задания к практическим занятиям* ..... 31
*Контрольные вопросы* ..... 34
2. БИОСФЕРА: ОПРЕДЕЛЕНИЕ, СТРУКТУРА И ЭВОЛЮЦИЯ ..... 35
2.1. Планета Земля: возникновение, состав и структура ..... 35
2.2. Определение и структура биосферы ..... 44
2.3. Живое вещество биосферы ..... 51
2.4. Эволюция биосферы ..... 60
2.5. Катастрофы в истории биосферы ..... 84
2.6. Законы биогенной миграции атомов и необратимости эволюции, «законы» экологии Б. Коммонера ..... 88
*Задания к практическим занятиям* ..... 92
*Контрольные вопросы* ..... 99

## ЭКОЛОГИЯ ОСОБЕЙ. СРЕДА И УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ОРГАНИЗМОВ

3. ФАКТОРЫ СРЕДЫ И ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ДЕЙСТВИЯ НА ОРГАНИЗМЫ ..... 100
3.1. Среда и условия существования организмов ..... 100
3.2. Совместное действие экологических факторов ..... 107
*Задания к практическим занятиям* ..... 112
*Контрольные вопросы* ..... 123
4. ВАЖНЕЙШИЕ АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И АДАПТАЦИИ К НИМ ОРГАНИЗМОВ ..... 123
4.1. Излучение: свет ..... 123

4.2. Температура ..... 139
4.3. Влажность ..... 161
4.4. Совместное действие температуры и влажности ..... 177
4.5. Атмосфера ..... 180
4.6. Топография ..... 185
4.7. Физические факторы ..... 189
*Задания к практическим занятиям* ..... 208
*Контрольные вопросы* ..... 224

## ОСНОВНЫЕ СРЕДЫ ЖИЗНИ

5. ВОДНАЯ СРЕДА ЖИЗНИ ..... 226
5.1. Общая характеристика ..... 226
5.2. Экологические группы гидробионтов ..... 230
5.3. Температурный режим ..... 242
5.4. Плотность воды ..... 246
5.5. Световой режим ..... 248
5.6. Солевой режим ..... 254
5.7. Газовый режим ..... 256
5.7. Концентрация водородных ионов ..... 259
5.8. Экологическая пластичность организмов водной среды .. 261
5.9. Особенности адаптации растений к водной среде ..... 261
5.10. Особенности адаптации животных к водной среде ..... 264
*Задания к практическим занятиям* ..... 277
*Контрольные вопросы* ..... 281
6. НАЗЕМНО-ВОЗДУШНАЯ СРЕДА ЖИЗНИ ..... 282
6.1.Общая характеристика ..... 282
6.2. Плотность воздуха ..... 283
6.3. Газовый состав воздуха ..... 286
6.4. Световой режим ..... 289
6.5. Физиологические адаптации растений ..... 295
6.6. Физиологические адаптации животных ..... 296
6.7. Водный режим ..... 297
6.8. Температурный режим ..... 307
6.9. Географическая поясность и зональность ..... 317
*Задания к практическим занятиям* ..... 321
*Контрольные вопросы* ..... 325

7. ПОЧВА КАК СРЕДА ЖИЗНИ ..... 327
7.1. Общая характеристика ..... 327
7.2. Экологические группы почвенных организмов ..... 345
7.3. Отношение растений к почве ..... 352
7.4. Роль эдафических факторов в распределении растений и животных ..... 357
*Задания к практическим занятиям* ..... 359
*Контрольные вопросы* ..... 367
8. ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ КАК СРЕДА ЖИЗНИ ..... 368
8.1. Общая характеристика ..... 368
8.2. Виды паразитизма ..... 370
8.3. Взаимоотношения паразита и хозяина ..... 373
8.4. Реакции животных и растительных организмов на вторжение паразитов ..... 382
*Задания к практическим занятиям* ..... 384
*Контрольные вопросы* ..... 392
9. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ..... 393
9.1. Гомотипические и гетеротипические реакции ..... 393
9.2. Зоогенные факторы ..... 395
9.3. Фитогенные факторы ..... 410
9.4. Антропогенные факторы ..... 425
*Задания к практическим занятиям* ..... 431
*Контрольные вопросы* ..... 436
10. БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ ..... 437
10.1. Внешние ритмы ..... 437
10.2. Внутренние, физиологические ритмы ..... 438
10.3. Биологические часы ..... 456
10.4. Фотопериодизм ..... 457
*Задания к практическим занятиям* ..... 467
*Контрольные вопросы* ..... 470
11. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ОРГАНИЗМОВ ..... 471
11.1. Понятие «жизненная форма» организма ..... 471
11.2. Жизненные формы растений ..... 473
11.3. Жизненные формы животных ..... 483
*Задания к практическим занятиям* ..... 491
*Контрольные вопросы* ..... 498

## ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

12. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ..... 499
12.1. Понятие о популяции ..... 499
12.2. Пространственные подразделения популяций ..... 500
12.3. Численность и плотность популяций ..... 503
12.4. Рождаемость и смертность ..... 507
12.5. Возрастная структура популяции ..... 510
12.6. Половой состав популяции ..... 515
12.7. Генетические процессы в популяциях ..... 517
12.8. Рост популяций и кривые роста ..... 521
*Задания к практическим занятиям* ..... 528
*Контрольные вопросы* ..... 532
13. ВНУТРИВИДОВЫЕ И МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ, ГОМЕОСТАЗ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ..... 533
13.1. Внутривидовые взаимоотношения ..... 533
13.2. Межвидовые взаимоотношения ..... 559
13.3. Колебания численности и гомеостаз популяций ..... 564
13.4. Экологические стратегии популяций ..... 570
*Задание к практическим занятиям* ..... 573
*Контрольные вопросы* ..... 577

## ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ И ЭКОСИСТЕМ

14. БИОЦЕНОЗЫ ..... 578
14.1. Понятие о биоценозе ..... 578
14.2. Видовая структура биоценоза ..... 581
14.3. Пространственная структура биоценоза ..... 589
14.4. Отношения организмов в биоценозах ..... 597
14.5. Экологические ниши ..... 602
14.6. Экологическая структура биоценоза ..... 610
14.7. Пограничный эффект ..... 612
*Задания к практическим занятиям* ..... 614
*Контрольные вопросы* ..... 619
15. ЭКОСИСТЕМЫ ..... 620
15.1. Понятие об экосистемах ..... 620
15.2. Классификация экосистем ..... 621

15.3. Зональность макроэкосистем ..... 624
15.4. Структура экосистем ..... 633
15.5. Солнце как источник энергии ..... 637
15.6. Круговороты веществ ..... 639
15.7. Поток энергии в экосистемах ..... 668
15.8. Продуктивность экосистем ..... 686
15.9. Динамика экосистем ..... 692
15.10. Биосфера как глобальная экосистема ..... 704
15.11. Деятельность человека и эволюция биосферы ..... 710
15.12. Развитие биосферы в ноосферу — сферу разума ..... 717
*Задания к практическим занятиям* ..... 722
*Контрольные вопросы* ..... 736
16. ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СОВРЕМЕННОСТИ И ПУТИ ИХ РЕШЕНИЯ ..... 737
16.1 Основные экологические проблемы современности ..... 737
16.2 Пути решения экологических проблем ..... 756
*Семинар* ..... 766
*Контрольные вопросы* ..... 769

ТЕРМИНЫ И ПОНЯТИЯ ..... 770
ЛИТЕРАТУРА ..... 781