

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
БАШКИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
БАШКИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ  
им. М. АКМУЛЛЫ

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова

# КРАТКИЙ КУРС ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ

## ЧАСТЬ I. ЭКОЛОГИЯ ВИДОВ И ПОПУЛЯЦИЙ

*Учебник*

Уфа

ИЗДАТЕЛЬСТВО  
VAGANT®

2011

УДК 502  
ББК 20.1  
М 63

*Печатается по решению учебно-методического совета  
Башкирского государственного педагогического университета  
им. М. Акмуллы*

**Миркин Б. М., Наумова Л. Г.**

Краткий курс общей экологии. Часть I: Экология видов и популяций: Учебник. – Уфа: Изд-во БГПУ, 2011. – 206 с.

Освещаются основные вопросы общей (биологической) экологии: история, экология видов (аутэкология – факторы среды, адаптации организмов, жизненные стратегии), популяционная экология (характеристика популяций, их динамика и взаимоотношения внутри популяций). Дан обзор основных типов межпопуляционных (межвидовых) взаимоотношений: конкуренции, эксплуатации, мутуализма. Рассматриваются концепция экологической ниши. Обсуждаются вопросы рационального использования и охраны популяций.

Для бакалавров и магистров высших учебных заведений, обучающихся по направлениям и специальностям «Экология», «Биология», «Медицина», «Сельское хозяйство». Представляет интерес для научных работников в области биологии, экологии, лесного и сельского хозяйства и практиков, работающих в сфере охраны окружающей среды.

**Рецензенты:**

*Г.С. Розенберг*, член-корреспондент РАН, директор Института экологии Волжского бассейна РАН, лабораторией дикорастущей флоры Ботанического сада-института УНЦ РАН  
*В.Б. Мартыненко*, доктор биологических наук, зав. Лабораторией геоботаники и охраны растительности ИБ УНЦ РАН

ISBN 978-5-87978-696-5

© Издательство БГПУ, 2011

© Миркин Б. М., Наумова Л. Г., 2011

## ОГЛАВЛЕНИЕ

От авторов .....	6
Глава 1. Краткий очерк истории экологии .....	8
1.1. Предыстория .....	10
1.2. История .....	15
1.3. Современность .....	19
1.4. Особенности истории экологии в СССР и России .....	24
РАЗДЕЛ I. АУТЭКОЛОГИЯ .....	26
Глава 2. Факторы среды .....	27
2.1. Классификация факторов среды .....	27
2.2. Условия и ресурсы .....	33
2.2.1. Ресурсы .....	34
2.2.2. Условия .....	42
2.3. Лимитирующие факторы .....	52
2.4. Взаимодействие факторов. Комплексные градиенты .....	53
Глава 3. Среды жизни .....	55
3.1. Водная среда жизни .....	55
3.1.1. Общая экологическая характеристика .....	55
3.1.2. Гидробионты .....	58
3.2. Наземно-воздушная среда жизни .....	60
3.2.1. Общая экологическая характеристика .....	60
3.2.2. Особенности организмов .....	61
3.3. Почвенная среда жизни .....	63
3.3.1. Общая экологическая характеристика .....	63
3.3.2. Обитатели почвы .....	64
3.4. Организмы как среда жизни .....	65
3.4.1. Общая характеристика условий среды .....	66
3.4.2. Разнообразие организмов-квартирантов .....	66
Глава 4. Основные принципы аутэкологии .....	70
4.1. Принцип экологического оптимума .....	70
4.2. Принцип индивидуальности экологии видов и экологические группы .....	74
4.3. Концепция континуума .....	76
Глава 5. Адаптации к абиотическим факторам .....	79
5.1. Определение понятия .....	79
5.2. Адаптивные комплексы .....	81
5.3. Примеры адаптаций .....	83

5.3.1. Эктотермные и эндотермные организмы .....	84
5.3.2. Миграции .....	87
5.3.3. Роль состояния покоя организмов .....	88
5.3.4. Биоритмы .....	90
5.3.5. Ксерофиты .....	92
5.3.6. Адаптации животных к дефициту кислорода.....	93
5.3.7. Жизненные формы.....	96
5.4. Ареал вида.....	100
Глава 6. Взаимоотношения видов.....	103
6.1. Классификация взаимоотношений.....	103
6.2. Конкуренция.....	105
6.2.1. Особенности конкуренции сосудистых растений и животных.....	106
6.2.2. Конкурентная способность вида .....	108
6.2.3. Сосуществование конкурирующих видов .....	109
6.3. Эксплуатация (отношения видов в пищевых цепях).....	110
6.3.1. Взаимоотношения «фитофаг – растение» .....	111
6.3.2. Взаимоотношения «хищник – жертва».....	114
6.3.3. Взаимоотношения «паразит – хозяин» .....	117
6.4. Мутуализм .....	121
6.4.1. Наиболее важные варианты мутуализма.....	122
6.4.2. Симбиотические организмы .....	130
6.4.3. Мутуализм человека с сельскохозяйственными животными и культурными растениями.....	132
6.5. Комменсализм и аменсализм .....	133
6.6. Сигнальные взаимоотношения организмов.....	137
6.7. Более сложные формы взаимных отношений организмов .....	139
Глава 7. Экологическая ниша.....	141
7.1. Экологическая ниша как многомерное явление.....	141
7.2. Различия экологических ниш у животных и растений .....	142
7.3. Роль дифференциации ниш для сосуществования видов .....	145
7.4. Фундаментальная и реализованная ниши .....	147
7.5. Гильдии .....	148
Глава 8. Типы стратегий жизни (типы поведения) организмов..	149
8.1. «r-отбор» и «K-отбор» .....	149
8.2. Система типов стратегий Раменского–Грайма.....	152
8.2.1. Первичные типы стратегий.....	153
8.2.2. Вторичные типы стратегий.....	157

6.2.3. Пластичность стратегий.....	159
8.2.4. Особенности стратегий культурных растений и животных.....	160
<b>РАЗДЕЛ 2. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ.....</b>	<b>162</b>
Глава 9. Общая характеристика популяций.....	163
9.1. Многообразие популяций.....	164
9.1.1. Территориальная обособленность популяций.....	165
9.1.2. Размер популяции.....	167
9.1.3. Пространственная структура популяции.....	170
9.2. Отношения особей в популяции.....	172
9.2.1. Конкуренция особей в популяции.....	172
9.2.2. Другие формы взаимоотношений особей в популяции.....	175
9.2.3. Регулирование плотности популяций в посевах сельскохозяйственных растений.....	178
9.3. Гетерогенность популяций.....	179
9.3.1. Половой состав.....	180
9.3.2. Возрастной состав.....	181
9.3.3. Социальная иерархия.....	186
9.3.4. Экотипы.....	188
Глава 10. Динамика популяций.....	190
10.1. Динамические характеристики популяций.....	191
10.2. Динамические и статические демографические таблицы ...	192
10.3. Кривые выживания.....	194
10.4. Модели роста популяций.....	195
10.5. Циклическая динамика популяций.....	198
10.6. Оппортунистические популяции.....	200
Глава 11. Рациональное использование и охрана популяций.....	201
11.1. Антропогенные факторы риска для популяций.....	202
11.2. Рациональное использование популяций: показатель максимально допустимого урожая.....	203
11.3. Восстановление популяций.....	204

## ОТ АВТОРОВ

На рубеже тысячелетий слово «экология» превратилось в расхожее клише, которым стали пользоваться не только ученые, но и экономисты, политики, писатели и даже домохозяйки. Если с самого начала признать неправомерность использования этого клише для отражения состояния окружающей среды («плохая экология», «хорошая экология»), то все равно им будут обозначаться многие науки, в той или иной мере связанные с изучением отношений организмов и окружающей среды.

В момент своего официального рождения в середине XIX столетия экология была биологической наукой, но к концу XX века она разрослась в широкий междисциплинарный комплекс из многих наук. Большая часть наук этого комплекса изучает последствия влияния на окружающую среду всего одного биологического вида – *Homo sapiens* (Человек разумный). Разнообразие форм и масштабы его влияния на природу не имеют прецедентов и создали реальные предпосылки для самоуничтожения Человека в результате истощения ресурсов и загрязнения среды обитания. Осознание этой ужасной перспективы отодвинуло на второй и даже третий план изучение взаимоотношений всех других видов друг с другом и условиями среды обитания. Экологи стали лихорадочно искать пути предотвращения надвигающегося экологического кризиса. В 1980-2000-е гг. рождаются представления об устойчивом развитии мирового сообщества, а 2005 год ООН объявляет первым годом «Десятилетия образования в интересах устойчивого развития».

Как итог этого повышенного интереса к экологии на книжных прилавках появилось море учебной литературы по различным аспектам прикладной (о рациональном природопользовании и охране природы) и социальной (об отношениях общества и природы) экологии, а интерес к центральной науке комплекса – общей (биологической) экологии – резко упал. И это несмотря на то, что общая экология служит теоретическим фундаментом для разработки любой системы урегулирования отношений человека и окружающей среды и этот предмет входит в состав учебных планов подготовки студентов-биологов и географов университетов и педагогических институтов, преподается студентам многих специальностей сельскохозяйственных и медицинских вузов.

Учебной литературы по общей экологии для высших учебных заведений, опубликованной за последние годы, достаточно много. Это – учебник И.А. Шилова «Экология» (1998) для студентов биологических и медицинских факультетов и специальностей высших учебных заведений, который выдержал 7 изданий (последнее – в 2010 г.); учебник Н.М. Черновой и А.М. Быловой «Экология» (2004) для студентов высших педагогических учебных заведений, обучающихся по специальности «Биология»; учебник Н.И. Николайкина и др. «Экология» (2004); учебное пособие И.Н. Пономаревой с соавторами «Общая экология» (2005) для студентов педагогических вузов; учебное пособие А.К. Бродского «Общая экология» (2006); учебник А.Б. Ручина «Экология популяций и сообществ» (2006) для студентов высших учебных заведений, и др. Из числа опубликованных ранее изданий отметим учебное пособие А.М. Гилярова «Популяционная экология» (1990) для студентов университетов.

Из зарубежных учебников, переведенных на русский язык, нельзя не отметить прекрасную книгу К. Риклефса «Основы общей экологии» (1979), фундаментальный двухтомник Ю. Одума «Экология» (1986) для студентов и преподавателей биологических вузов; очень полный, но очевидно избыточный для студента-биолога, если он не специализируется по общей экологии, двухтомник М. Бигона с соавторами «Экология: особи, популяции, сообщества» (1989), в оригинале этот учебник выдержал пять изданий.

Все перечисленные учебники и учебные пособия различаются по структуре и содержанию. Авторы настоящего учебника поставили задачу написать руководство по общей экологии, достаточно полное по кругу обсуждаемых вопросов, отражающее современные достижения экологии, лаконичное и доступное по стилю изложения. Учебник задуман как составная часть учебно-методического обеспечения общебиологического образования и ориентирован на бакалавров и магистров разных направлений (экологов, биологов, географов, «аграрников», медиков и др.).

Для удобства использования предлагаемого электронного варианта учебник публикуется в двух частях.

В первую часть вошли главы, посвященные истории экологии (гл. 1), аутэкологии (экологии видов, включая характеристику факторов среды их обитания, концепция стратегий жизни и

взаимные отношения видов, гл. 2-8), экологии популяций (гл. 9-11), во вторую – главы, посвященные экологии экосистем (гл. 12-15) и биосферной экологии (гл. 16).

Вопросы социальной и прикладной экологии, составляющие основу образования для устойчивого развития, в учебнике рассматриваются только в общем контексте. В соответствии с широким пониманием экосистемы как любой совокупности организмов и условий среды, связанных потоками энергии (вне зависимости от того, естественны они или созданы человеком), кратко характеризуются урбоэкосистемы (городские экосистемы) и агроэкосистемы (сельскохозяйственные экосистемы). При рассмотрении биосферных круговоротов веществ специально обсуждается проблема потепления климата, связанная с нарушением круговорота углерода. Рассматривается популярное среди российских экологов понятие «ноосфера». Конспективно охарактеризованы возможные сценарии перехода к устойчивому развитию. В «Заключении» показана роль общей экологии для разработки системы сохранения биологического разнообразия и технологий рационального природопользования. Составлен также предметный указатель, который облегчит пользование учебником.

Авторы благодарят профессора А.М. Гилярова за консультации.

## ГЛАВА 1. КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ЭКОЛОГИИ

Официальное «рождение» экологии датируется 1866 годом, когда этой науке дал определение Э. Геккель. Он писал: «Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организмов к окружающей среде, куда мы относим в широком смысле все «условия существования». Они частично органической, частично неорганической природы; но как те, так и другие... имеют весьма большое значение для форм организмов, так как они принуждают их приспособляться к себе. К неорганическим условиям существования, к которым приспособляются все организмы, во-первых, относятся физические и химические свойства их местобитаний – климат (свет, тепло, влажность и атмосферное электричество), неорганическая пища, состав воды и почвы и т.д. В качестве органических условий существования мы рассматриваем общие отношения организма ко всем остальным организмам, с которыми он вступает в контакт и из которых большинство со-

действует его пользе или вредит. Каждый организм имеет среди остальных друзей и врагов, таких, которые способствуют его существованию, и тех, что ему вредят. Организмы, которые служат пищей остальным или паразитируют в них, во всяком случае, относятся к данной категории условий существования» (Haeskel, 1866, цит по: Г.А. Новиков, 1970).

Однако рождение экологических идей датируется несравненно более ранним временем, что соответствует обычной житейской ситуации – сначала ребенок рождается, потом ему дают имя. Это многократно повторялась и в истории развития знания: большинство наук обрело свое лицо до того, как получало имя. Круг вопросов, очерченных Геккелем, интересовал любого пользователя природой, так как жизнь консумента-человека была невозможна без растений и животных, которые служили и продолжают служить ему пищей. И потому даже до начала цивилизации в период собирательства человек не мог не интересоваться тем, в каких условиях обитают интересные его ресурсные виды живых организмов. Без минимума знаний об этом он был обречен на голод и гибель.

Первые сведения об экологических представлениях человека датируются теми же годами, что и появление письменности (Розенберг, 2007). Зачатки будущей науки содержались в самых ранних письменных памятниках культуры древности – в египетских «текстах пирамид» (XXV-XX вв. до н. э.), в Аккадской мифологии Вавилона (XXII-XVIII вв. до н. э.), в индийских эпических поэмах «Махабхарата» и «Рамаяна» (VI-IV вв. до н. э.). В частности, на пирамиде Хеопса были начертаны слова: «Люди погибнут от неумения пользоваться силами природы и от незнания истинного мира». Первыми экологами Г.С. Розенберг считает древнегреческих поэтов и философов – Гомера, Фалеса, Эмпедокла, Гиппократ, Демокрита, Платона, Аристотеля, Теофраста и римских прагматиков – Варрона, Сенеку, Плиния Старшего и многих других. В особенности велик вклад «отца зоологии» Аристотеля и «отца ботаники» Теофраста. Аристотель (кстати, учитель Теофраста) описал 500 видов животных с характеристикой их образа жизни, включая такие важные особенности, как способность к миграциям и переход в состояние зимнего полупокоя. Теофраст стоял у истоков учения об адаптивных типах растений (жизненных формах) и о географической зональности.

К первым экологами периода Возрождения, который наступил после длительной «средневековой научной пустыни», Г.С. Розенберг отнес всех значительных естествоиспытателей и философов – Леонардо да Винчи, Ф. Бэкона, Р. Бойля, Х. Менцеля, Ф. Реди, Дж. Рея. Однако все перечисленные философы и естествоиспытатели представляют младенческий период науки, о более или менее серьезном вкладе в ее развитие можно говорить, лишь анализируя научное наследие XVIII-XIX вв. С этого времени начинается развитие экологии, которое можно разделить на три периода.

### 1.1. Предыстория

XVIII-XIX вв. были временем появления тех ростков экологии, которые пышно расцвели в следующем столетии. В эти годы формируются представления об адаптациях (приспособлениях) организмов к условиям среды, зарождаются идеи популяционной экологии, представления о биогенном круговороте веществ (экосистемный подход) и единстве жизни на Земле (биосферный подход). Ростки экологии связаны с рядом крупных исторических фигур, предтеч экологии, которые создали предпосылки для ее расцвета в XX в.

**К. Линней (1707-1778).** Великий натуралист, посвятивший свою жизнь идее создания системы знаний о разнообразии живых организмов. При описании видов Линней указывал их связь с условиями среды и сведения о распространении, то есть был одним из первых аутэкологов. В работах Линнея упоминаются растительные сообщества, которые позднее будут использоваться как маркеры границ экосистем. Линней развивал представления об «экономии природы» и считал, что в природе существует созданное Богом равновесие, которое достигается взаимными отношениями всех естественных тел. Для поддержания этого равновесия наряду с размножением и существованием организмов необходимо и их разрушение. По Линнею, гибель одного организма делает возможным существование других. Идея равновесия входит в фундамент теории экологии с той лишь разницей, что современный эколог считает это состояние экосистем формирующимся не в одночасье «сверху» (Богом), а в результате сложного процесса эволюции и коэволюции (взаимного приспособления). Кроме того, экологическое

равновесие понимается не как неизменный феномен, а как среднее состояние, вокруг которого статистически меняются параметры, характеризующие организмы, популяции, их сообщества, конкретные экосистемы и всю биосферу.

**А.Л. Лавуазье (1743-1794).** Этот выдающийся химик стоял у истоков экосистемного подхода. В докладе «Круговорот элементов на поверхности земного шара» (1792) Лавуазье обосновал суть биологического круговорота главного элемента органического вещества – углерода, который растения берут из воздуха, а при разложении органического вещества он вновь возвращается в атмосферу. Причем, если другие естествоиспытатели этого времени считали процесс разрушения мертвого органического вещества физическим, то Лавуазье первым предположил наличие в природе группы организмов, которые разлагают мертвое органическое вещество. По существу он сформулировал представления о трех функциональных группах организмов – продуцентах, консументах и редуцентах (без использования этих терминов).

Спустя 70 лет, Л. Пастер в своем докладе об успехах химических и биологических наук «Роль брожения в природе» специально подчеркнул вклад Лавуазье в понимание сути процесса круговорота веществ. Г.С. Розенберг (Розенберг и др., 1999) по этому поводу заметил, что, если бы не гильотина Великой французской революции, которая оборвала жизнь выдающегося ученого, то, возможно, официальное рождение экологии датировалось бы не публикацией работы Э. Геккеля, а докладом А. Лавуазье.

**Ж.Б. Ламарк (1744–1829).** Выдающийся биолог-эволюционист, сформулировал представления об адаптациях – приспособлениях организмов к условиям среды. Он считал, что в природе действуют специальные законы, которые управляют адаптивной эволюцией (в XX в. такие представления будут названы номогенезом). С именем Ламарка связаны истоки концепции биосферы как «глобального результата» переработки организмами неорганического вещества. Ламарк призывал к изучению законов, по которым живет природа, и считал, что человек наносит себе (и природе) зло именно потому, что не знает или игнорирует эти законы.

Ламарк был одним из первых представителей алармизма (футурологов, предсказывающих конец мира). Он считал, что чело-

век погубит себя путем разрушения своей среды обитания. Поразительно, что такой прогноз был сформулирован в начале XIX столетия, т.е. примерно за сто лет до начала научно-технической революции, которая привела к резкому усилению влияния человека на природу.

Ламарк, независимо от Лавуазье, различал две функциональные группы организмов биосферы: продуценты-растения и консументы-животные (разумеется, также без использования этих терминов). Ламарк считал все живые существа способными создавать сложные соединения, но растения в качестве исходного материала используют находящиеся в «свободном состоянии» основные элементы (т.е. неорганические вещества), а животные могут использовать только соединения, изначально образованные растениями (органические вещества). Однако, признавая «постоянное разрушение сложных веществ» одним из основных законов природы, Ламарк, в отличие от Лавуазье, считал, что разрушение – это чисто физический процесс.

Таким образом, в работах Ламарка мы видим истоки аутоэкологического (приспособление видов к условиям среды), экосистемного (круговорот веществ) и биосферного подходов.

**Т. Мальтус (1766–1834).** Экономист по основной специальности, Мальтус стал основателем популяционного подхода в экологии. Он сформулировал представления об экспоненциальном (т.е. с постоянно возрастающей скоростью) росте численности народонаселения. Его работы имеют значение в первую очередь для демографии как раздела социальной экологии (проблема перенаселения), тем не менее, они сыграли большую роль и для развития общей экологии. Последователем Мальтуса был Ч. Дарвин, который именно под влиянием его идей о способности любого вида к экспоненциальному росту численности и отсюда неизбежности перенаселения сформулировал представления о борьбе за существование и естественном отборе<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> В истории науки вряд ли найдется другая фигура, роль которой оценивалась так неоднозначно, как Мальтус. На основе открытой им экспоненциальной модели роста численности популяций Мальтус дал прогноз неизбежности перенаселения и голода: рост темпов производства продуктов питания в значительной степени отстает от скорости приращения народонаселения. Мальтус сделал вывод, что сохранение человечества возможно только благодаря войнам и болезням (о других более гуманных способах регулирования роста народонаселения через снижение рождаемости в его время еще не

**А. Гумбольдт (1769–1859).** Этот великий путешественник, биолог и географ, внес вклад в аутэкологию, развив представления Теофраста о жизненных формах и о климатической зональности. Вслед за Ламарком, хотя, видимо, и без влияния его идей, Гумбольдт пришел к понятию биосферы. Он писал о необходимости построения целостной картины мира. В своем фундаментальном труде «Космос» Гумбольдт использовал понятие «жизнесфера», которое соответствует современному понятию «биосфера». Процесс познания природы, по его мнению, может быть достигнут лишь путем объединения знания о всех явлениях и существах, которые имеют место на поверхности Земли, поскольку «в этой грандиозной последовательности причин и эффектов ничто не может быть рассмотрено в изоляции».

**К. Рулье (1814–1858).** Профессор Московского университета, практически полностью очертивший круг задач экологии, хотя и не предложивший термина для обозначения этой науки. Он, в частности, писал: «Ни одно органическое существо не живет само по себе; каждое вызывается к жизни и живет только постольку, поскольку находится во взаимоотношении с относительно внешним для него миром» (Рулье, 1850; цит. по: Шилов, 1998). Рулье заложил основы учения о жизненных формах животных – обратил внимание на сходство внешнего строения разных видов, ведущих сходный образ жизни в той или иной среде («земляные», «водные», «воздушные» и др.). По существу он стоял у истоков экологии популяций и сообществ, когда писал «жизнь в товариществе и жизнь в обществе» (Чернова, Былова, 2005).

**Ч. Дарвин (1809–1882).** Вклад этого выдающегося английского естествоиспытателя в историю экологии вряд ли нуждается в доказательстве. Опираясь на идеи Мальтуса, он создал учение об естественном отборе, который исключает перенаселение в при-

---

знали). Поскольку самые многодетные семьи – у бедняков, Мальтус считал необходимым ухудшать условия их жизни. Классики марксизма-ленинизма прочно приклеили к фамилии Мальтуса эпитет «человеконенавистника», а обвинение в мальтузианстве стало одним из самых опасных ярлыков, который в это время навешивали на инакомыслящих. Репутации Мальтуса повредило и то, что его идеи были восприняты идеологами фашизма в Германии, которые, опираясь на них, обосновали необходимость уничтожения целых народов, для того чтобы в ограниченном пространстве ресурсов могли безбедно существовать представители «лучшей» арийской расы. Для реабилитации имени Мальтуса в нашей стране много сделал Н.Ф. Реймерс.

роде за счет дифференцированного выживания и размножения особей и одновременно служит одним из механизмов адаптации организмов к условиям среды. Дарвин объяснил отличия естественного отбора от искусственного отбора, который человек ведет исходя из «эгоистической» полезности для себя растений и животных. В итоге искусственного отбора культурные растения и животные теряют свои приспособления к жизни в естественных условиях, оказываются обреченными на сосуществование с человеком и, как правило, не могут вернуться в дикую природу.

**Э. Геккель (1834-1919).** Как уже отмечалось, Геккелю принадлежит термин «экология». Кроме того, Геккель интуитивно подошел к понятиям экологической ниши и пищевой цепи, и в частности описал цепь «пальмы – насекомые – насекомоядные птицы – хищные птицы – клещи – паразитические грибы». Геккелем был предложен термин «бентос».

**В.В. Докучаев (1846-1903).** Докучаев рассматривал природный феномен почв как результат взаимодействия комплекса факторов почвообразования, главными из которых являются климат, растительность и материнская порода. По существу, Докучаев подошел к трактовке почвы как основного элемента экосистемы. С его именем связано рождение генетической классификации почв, отражающей явления широтной зональности и вертикальной поясности, вызванные изменениями климата<sup>2</sup>. Он описал зональный ряд почв от подзолов и серых лесных до черноземов, каштановых и бурых пустынных почв. Ученик Докучаева В.И.Вернадский назвал своего учителя «русским самородком».

Таким образом, в период предистории экологии в XVIII-XIX вв. были заложены три основных подхода, которые получили развитие в XX в.:

- аутэкологический (Линней, Ламарк, Гумбольдт, Рулье, Дарвин, Геккель);
- популяционный (Мальтус, Дарвин);

---

<sup>2</sup> Следует заметить, что генетическая классификация почв родилась в России в силу значительной меридиональной протяженности евразийского материка и слабого влияния океана на его широтную зональность. В США, где на явления широтной зональности и вертикальной поясности в больше мере, чем в Евразии, влияет близость океана, русский генетический подход не прижился.

– экосистемно-биосферный (Линней, Лавуазье, Ламарк, Гумбольдт, Геккель, Докучаев).

### Контрольные вопросы

1. Какой вклад в экологию внес К. Линней?
2. Чем отличаются представления о круговороте веществ А. Лавуазье и К. Линнея?
3. В чем состоит значение работ Т. Мальтуса для экологии?
4. Расскажите о А. Гумбольдте как экологе.
5. Какой вклад в экологию внес Ч. Дарвин?
6. Назовите русских ученых, которые внесли вклад в развитие экологии?

## 1.2. История

В XX в. теоретический арсенал экологии быстро пополнялся, формировались экологический лексикон и система представлений об особенностях отношений организмов и условий среды на разных уровнях организации:

- особи;
- популяции (более или менее ограниченной в пространстве совокупности особей одного вида с числом, достаточным для ее самоподдержания);
- сообщества<sup>3</sup> (совокупности организмов разных видов одной или нескольких систематических групп в пределах одного местообитания; например, сообщества птиц, мышевидных грызунов, почвенных водорослей, фитоценозы – сообщества высших растений и т.д.);
- биоценоза (совокупности всех сообитающих организмов в пределах одного местообитания, т.е. всех сообществ; термин предложен К. Мебиусом);
- экосистемы (совокупности организмов и условий среды, включая и самую большую экосистему Земли – биосферу).

В.Г. Мордкович (2005) предлагает также говорить об уровнях флоры, фауны и биоты (совокупности всех видов) достаточно больших территорий масштаба природных зон. Эти уровни орга-

---

<sup>3</sup> Некоторые авторы, например, И. Хански (2010), придерживаются широкого понимания термина «сообщество» и отождествляют его с термином «биоценоз». Это неудобно для практики экологии.

низации представляют интерес в том отношении, что биота играет роль пула (запаса) видов, из которого комбинируются ансамбли видов в сообществах и экосистемах.

Для экологии этого периода был характерен «романтический» дедуктивно-гипотетический подход, руководствуясь которым исследователи стремились вывести общие законы отношений организмов и условий среды, подобные законам физики. В дальнейшем, особенно в новейший период истории экологии, проверка этих «законов» на различных природных объектах показала, что большинство из них не являются универсальными. Тем не менее, костяк теории современной экологии, безусловно, сформировался под влиянием достижений ученых рассматриваемого периода, который называют «золотым веком теории экологии», и ее теоретические основы не претерпели каких-либо принципиальных, тем более революционных, изменений до наших дней.

Понятия, принципы и закономерности, сформулированные в этот период, составляют теоретический фундамент экологии и подробно обсуждаются в следующих главах учебника. Поэтому здесь мы ограничимся лишь их перечислением с указанием авторов и ссылок на соответствующие разделы учебника. При этом мы отойдем от хронологической последовательности появления элементов теоретической экологии, которая, учитывая сравнительно небольшую продолжительность периода, не имеет существенного значения.

1. Принципы индивидуальности экологии видов и непрерывного изменения (континуума) состава сообществ (и экосистем) вдоль градиентов среды. Независимо сформулированы россиянином Л.Г. Раменским (1884-1953) и американцем Г. Глисоном (1882-1975). В дальнейшем эти принципы были развиты американскими экологами Дж. Кертисом (1913-1961), Р. Уиттекером (1920-1981) и Р. Макинтошем (род. 1924). (См. 4.2.)

2. Понятие экосистемы как совокупности сосуществующих видов и условий среды их обитания, связанной потоками энергии. Предложено А. Тенсли (1871-1955) (см. 12.1).

3. Концепции экологической сукцессии (процесса изменения состава экосистемы под влиянием жизнедеятельности составляющих ее организмов) и климакса (от англ. *climax*) как устойчивого равновесного с климатом состояния с максимальными продуктив-

ностью и биологическим разнообразием, к которому «стремится» любая экосистема. Сформулированы Ф. Клементсом (1874-1945), в дальнейшем развиты А. Тенсли и Р. Уиттекером (см. 14.3).

4. Концепция экологической ниши как «профессии» вида в экосистеме, которая включает: место «работы»; ресурсы, необходимые для выполнения «работы»; график «работы»; тип выпускаемой «продукции» и характер отношений с другими «работниками», участвующими в совместном «производственном» процессе. Разработана Ч. Элтоном (1900-1991) и Дж. Хатчинсоном (1903-1991) (см. гл. 7).

5. Логистическая (S-образная) кривая роста численности популяции при ограниченных ресурсах со сменой трех фаз: медленного, быстрого и медленного роста. Описана Р. Перлем (1879-1940). В дальнейшем выяснилось, что эта кривая была открыта еще в 1838 г. бельгийским математиком П.Ф. Ферхюльстом (см. 10.4).

6. Математическая модель взаимоотношений «хищник – жертва». Предложена А.Д. Лотка (1880-1949) и В. Вольтерра (1860-1940). Суть ее заключается в том, что при пульсации численности популяций жертв и хищников пики численности хищников запаздывают по отношению к пикам численности их жертв (см. 6.3.2).

7. Математические модели конкуренции. Предложены также В. Вольтерра и А. Лотка, но подтверждены русским ученым Г.Ф. Гаузе (1910-1986) в экспериментах с инфузориями. Гаузе сформулировал принцип конкурентного исключения: не могут сосуществовать два вида, занимающих одну экологическую нишу (см. 6.2).

8. Концепция r- и K-отбора и соответственно r-стратегов и K-стратегов, различающихся по вкладу в репродуктивное усилие и специализированных для жизни в условиях нестабильных (с флюктуирующими ресурсами) и стабильных местообитаний. Разработана Р. Макартуром (1930-1972) и Э. Уилсоном. Как оказалось, еще в 1887 г. аналогичную систему из двух типов стратегий под названием «капиталисты» и «пролетарии» предложил Дж. Маклиод. Примерно в те же годы о двух направлениях эволюции писал Г. Спенсер (1820-1903) (См. 8.1).

9. Концепция C-, S- и R-стратегий, отражающих отношения организмов к благоприятности условий среды и интенсивности нарушений. Предложена Л.Г. Раменским в 1935 г., свои «ценобиотические типы» он назвал виолентами, пациентами и экспле-

рентами. Спустя 40 лет, эти типы были переоткрыты Дж. Граймом (род. 1935) и были названы конкурентами (C), стресс-толерантами (S) и рудералами (R). (См. 8.2.)

10. Функциональный подход к экосистеме как «энергетической установке». Связан с именами Р. Линдемана (1915-1942), предложившего «правило 10%» для оценки эффективности перехода энергии с одного трофического уровня на другой, и Г.Г. Винберга (1905-1987) – автора основного метода измерения биологической продукции водных экосистем (см. 12.2).

11. Концепция популяции как совокупности особей одного вида, связанной с определенным местообитанием, и при числе особей, достаточном для ее поддержания. В наиболее полном виде эти представления выразил Р. Перль в 1937 г. В российской литературе вопросы популяционной экологии рассматривались А.М. Гиляровым (1990), который писал о том, что популяционный подход ставит задачей изучить факторы, определяющие состав биоценозов. В противоположность этому, экосистемный подход концентрирует внимание на потоках вещества и энергии, протекающих через эти биоценозы.

12. Теория «островной биогеографии». Разработана Р. Макартуром и Э. Уилсоном, которые рассматривали число видов на острове как результат формирования равновесия между процессами вселения на остров новых видов и вытеснения уже прижившихся. В дальнейшем как острова стали рассматривать любые экосистемы-изоляты (массив леса среди пашни, высокогорную тундру, озеро и т.д.). (См. 12.3.1).

12. Концепция биосферы как «живой оболочки» планеты. Наиболее полно разработана В.И. Вернадским (1864-1945), обосновавшим геологическую роль жизни на Земле. Близкие представления сформулировал Дж. Лавлок (род. 1919) в концепции Геи (Гея – богиня Земли). (См. гл. 16).

Перечисленные «краеугольные камни» фундамента теории экологии, за исключением принципа индивидуальности экологии видов, в той или иной мере тяготеют к «мифу» о высоком уровне целостности экологических явлений и наличии достаточно «жестких» связей между особями, популяциями, экосистемами и условиями среды. Этот подход получил название холизма (гр. холос – весь), или органицизма, так как при таком взгляде усматри-

ваются сходство явлений надорганизменного уровня с организмами (А.М. Гиляров).

### Контрольные вопросы

1. В чем заключается суть дедуктивно-гипотетического подхода в экологии?
2. Перечислите наиболее важные теоретические достижения экологии в первой половине XX в.
3. Что такое «органицизм» в экологии?

### 1.3. Современность

Периодом современной экологии считаются последние тридцать лет XX в. Главную особенность этого периода хорошо выражает заголовок статьи Дж. Лотона (Lawton, 1999) «Есть ли в экологии общие законы?» (с однозначным ответом: таких законов нет). Г.С. Розенберг и др. (1999), характеризуя смену парадигм в экологии, подчеркивают, что экология стала более субъективной, пространство и время перестали быть простыми, и «экологический мир» стал динамичным.

В этот период было показано, что большинство перечисленных в предыдущем разделе «романтических» законов экологии имеет ограниченные области экстраполяции. Исключений из этих «законов-правил» оказалось так много, что возникло сомнение в их правомочности. В этом непринятии идеи существования универсальных экологических законов, подобных законам физики, – идеология современной экологии (табл. 1).

Таблица 1

**Основные различия подходов «романтической» и современной экологии**

Теоретическое положение	«Романтическая» экология	Современная экология
Характер распределения видов вдоль градиентов среды	Симметричное распределение (колоколовидная кривая)	Симметричное, асимметричное, многовершинное распределения

Отношения «жертва – хищник»	Численности популяций жертв и хищников связаны в соответствии с законом Вольтерра-Лотка (пики численности популяций хищников запаздывают по отношению к пикам популяций жертв)	В силу невозможности изолировать пару «жертва – хищник» закон Вольтерра-Лотка, как правило, не действует. На популяции жертв и хищников действует множество факторов.
Закономерности рассеивания энергии в пищевой цепи	Закон Линдемана: на каждом трофическом уровне рассеивается 90% энергии	С повышением трофического уровня рассеивание энергии снижается
Сосуществование видов	Принцип Гаузе: два вида не могут сосуществовать в одной экологической нише	Модель нейтральности: в одной экологической нише может сосуществовать несколько видов со сходными конкурентными способностями
Концепция климакса	Моноклимакс: в каждом природном районе существует одна климаксовая экосистема с самыми высокими продуктивностью и биологическим разнообразием	Поликлимакс: в одном природном районе может быть несколько климаксов; самыми высокими продуктивностью и биологическим разнообразием, как правило, характеризуются серийные экосистемы
Закономерности экологической сукцессии	Жесткая детерминированность последовательности смены видов	Стохастический процесс смены видов

Различия функциональной роли видов в экосистеме	У каждого вида своя функциональная роль	Одну и ту же функциональную роль могут выполнять несколько видов
---	---	--

Принцип экологической индивидуальности видов и их независимого распределения по градиентам среды в соответствии с симметричной колоколовидной кривой оказался не соответствующим действительности. В ряде случаев кривые распределения были асимметричными и даже полимодальными, что свидетельствовало о зависимости распределений видов друг от друга.

Как оказалось, самыми продуктивными и богатыми видами могут быть не климаксовые, устойчивые сообщества, а сообщества предклимаксовой стадии сукцессий. Конвергенция всего разнообразия экосистем природного района в одну климаксовую экосистему просто невозможна, в каждом природном районе есть несколько климаксовых экосистем. Сукцессии, ведущие к климаксу, оказались стохастическими, а не жестко детерминированными процессами, в ходе которых виды сменяют друг друга в четкой последовательности. В ходе сукцессии не обязательно происходит улучшение условий, повышение биологической продукции и видового разнообразия, возможно ухудшение условия среды и снижение как биологической продукции, так и видового богатства.

Самой «элегантной» математической модели «хищник – жертва» отказались «подчиняться» большинство пар хищников и жертв в реальных экосистемах. Во-первых, хищники, при истощении ресурсов одной популяции жертв, как правило, переключаются на потребление жертв из популяций других видов, что не предусмотрено моделью. Во-вторых, на динамику численности популяций хищников и жертв действует множество других факторов, которые не учтены моделью (паразиты, биологические ритмы и т.д.).

«Число Линдемана» (10%) оказалось слишком приблизительным выражением эффективности перехода энергии с одного трофического уровня на другой. Если такая эффективность наблюдается в звене «растение – фитофаг», то на высших трофических уровнях она может превышать 50%.

Принцип конкурентного исключения, согласно которому в одной экологической нише не могут сосуществовать два вида,

также оказался не универсальным. Во многих случаях при сходной конкурентной способности видов и наличии сдерживающего фактора (нарушение, абиотический стресс, патогены, влияния конкурента и т.д.) виды могут не расходиться по разным нишам. Кроме того, несколько видов могут поочередно занимать одну и ту же нишу или устойчиво сосуществовать в одной нише, если их конкурентные способности равны.

Далекой от реальности оказалась и модель формирования биоразнообразия на островах. Разные виды имеют разные шансы попасть на разные острова или быть вытесненными из их экосистем.

И так далее.

Не оправдались надежды и на математическое моделирование, которое Р. Макинтош назвал «браком экологии и инженерии под дулом пистолета». Построенные модели были либо неадекватными природе и потому практически бесполезными для развития теоретической экологии, либо полученные с их помощью результаты оказывались в достаточной мере тривиальными и могли быть получены без применения моделей. «Всемогущие» компьютеры в ряде случаев также не улучшили, а ухудшили ситуацию, так как стали, по образному выражению Р. Маргалефа, причиной появления «компьютерного опиума в экологии», то есть утери экологами интуиции при оценке экологических закономерностей природы и очевидной переоценки возможности их математического описания. Все это вело к созданию видимости «большой науки» там, где ее нет.

Стало очевидным, что разнообразие биологических объектов, как популяционного, так и экосистемного уровня, столь велико, что крайне сложно отыскать всеобщие законы, которые бы объясняли происходящие процессы, пространственные закономерности и позволяли прогнозировать их. Для сужения сферы их действия (определения областей экстраполяции) экологам потребовалось ввести понятия биологического пространства и биологического времени.

Первое измерение связано с размером особей и их подвижностью (не может быть одно пространство у тли, зайца и слона), второе – с продолжительностью жизненного цикла (он также различается у бактерии, планктонной зеленой водоросли, ветвистого рачка, плотвы и сома).

Такое многоуровневое двумерное биологическое шкалирование сделало представления экологов более реалистичными. Стало ясно, что популяция или фрагмент сообщества, стабильные в одном масштабе, могут быть нестабильными в другом масштабе (нередко, стабильность в крупном масштабе является суммой нестабильностей в мелком масштабе). При этом в последние годы усиливаются подходы «макроэкологии», т.е. анализа экологических закономерностей в глобальном масштабе, при котором погашаются «шумы», мешающие выявлению наиболее существенных закономерностей.

Современные экологи рассматривают живой покров планеты как сложно организованную иерархию (особей, популяций, сообществ, биоценозов, экосистем разного уровня) в осях биологического пространства и биологического времени, стохастичный, с очень «мягкими» связями между элементами, динамичный, постоянно отклоняющийся от состояния экологического равновесия.

Впрочем, в последние годы появляются и более оптимистические оценки современного состояния экологии: законы в экологии все-таки существуют, по крайней мере, в популяционной экологии (закон экспоненциального роста популяций).

Таким образом, к концу XX в. стала очевидной сложность создания системы «универсальных законов» экологии, и родилась новая «универсальная методология». Внимание исследователей переключилось на изучение более частных пространственных и временных закономерностей, неких «механизмов» организации популяций и экосистем. Для выполнения этих исследований имелись все необходимые предпосылки: в экологии уже сформировался развитый понятийный аппарат и был накоплен огромный массив эмпирических данных, которые можно сопоставлять с новыми материалами и вовлекать в повторную обработку часто с изменением ранее сформулированных выводов.

### **Контрольные вопросы**

1. В чем заключается основное отличие представлений современных экологов от взглядов ученых периода «золотого века» теории экологии?

2. Расскажите о понятиях «биологическое пространство» и «биологическое время».

3. Как Вы понимаете «универсальную методологию» экологии?»

## 1.4. Особенности истории экологии в СССР и России

В период «золотого века» экологии в СССР сформировалась сильная группа экологов, в составе которой были В.В. Станчинский (1882-1942), Г.А. Кожевников (1866-1933) Д.Н. Кашкаров (1878-1941), С.А. Северцов (1891-1947), В.Н. Сукачев (1880-1967), Г.Ф. Гаузе (1910-1986) и др. Исследования советских ученых по уровню не уступали работам зарубежных коллег. В частности, В.В. Станчинским была разработана концепция трофодинамических цепей в биоценозе. Крупный историограф российской экологии Д. Вайнер в своей монографии «Экология в Советской России» назвал его «забытым гигантом советской экологии» и писал: «У нас есть основания для ответственного заключения о том, что В.В. Станчинский предвидел концепцию экосистемы, впервые предложенную в 1935 г. Артуром Дж. Тенсли» (1991, с. 316). С.А. Северцовым были разработаны основы популяционной экологии, Г.Ф. Гаузе выполнил беспрецедентные по оригинальности и тщательности эксперименты по изучению взаимоотношений инфузорий, что позволило ему сформулировать знаменитый «принцип Гаузе», который вошел в золотой фонд теории экологии.

Однако в эти годы формируется «научное» (антинаучное) направление Т.Д. Лысенко и И.И. Презента, причем именно Презент сконцентрировал свои усилия на погроме экологии как «буржуазной» науки, «чуждой задачам социалистического строительства». В эти годы идея организации заповедников как эталонов природы была подменена программой использования заповедников как полигонов «преобразования природы» – интродукции инорайонных видов, межвидовой и межродовой гибридизации с целью получения высокопродуктивных растений и животных. Особенно активно «неистовые интродукторы» проводили свои исследования на территории заповедника «Аскания-нова». Там можно было видеть пасущихся рядом зебр, зебу, карибу, страусов и даже зеброидов (гибридов лошади и зебры). Эти исследования, разумеется, не дали положительных результатов, а переключение сил на это «преобразование природы» стало причиной закрытия Степного института В.В. Станчинского, изучавшего процессы формирования автотрофной и гетеротрофной биомассы в степных биоценозах.

Под запретом оказались все математические методы в экологии как «несоответствующие законам природы». Ими не владели ни Лысенко, ни Презент, ни их безграмотные последователи. Кроме того, отсутствие статистической проверки полученных результатов позволяло выдавать за научные достижения откровенную халтуру. Российские экологи 1930-х годов были частью репрессированы, как В.В. Станчинский, частью вытеснены в другие сегменты науки (Г.Ф. Гаузе стал микробиологом).

Лишь в 1940-е гг. экологические исследования были возобновлены В.Н. Сукачевым. Однако для того, чтобы защитить эти исследования от опасных нападок Презента, «буржуазная экология» была переименована в «социалистическую биогеоценологию». Эта «защитная одежда» (в понимании Д. Вайнера) со временем стала, к сожалению, приносить не пользу, а вред, и способствовала изоляции советских биогеоценологов от экологии. Лишь в 1970-е годы, когда началось разрушение «железного занавеса», границы биогеоценологии и экологии были размыты. Этому способствовало то, что в СССР была опубликована целая серия зарубежных руководств по экологии: Р. Дажо (1975), Р. Риклефса (1979), Р. Уиттекера (1980), Э. Пианки (1981), Ю. Одума (1986), П. Джиллера (1988), М. Бигона и др. (1989), и др.

Сегодня термин «биогеоценоз» широко используется для обозначения однородных наземных экосистем, маркируемых растительными сообществами, но о биогеоценологии как науке говорят очень редко.

В России в системе Академии наук работают четыре института экологической направленности: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (г. Москва), Институт экологии растений и животных УРО (г. Екатеринбург), Институт экологии Волжского бассейна (г. Тольятти), Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов (г. Москва).

Из числа российских работ, выполненных в последние годы, отметим наиболее важные монографии: Г.А. Заварзина (2003) об экологии микробоценозов и их роли в биосфере; В.Г. Онопченко и др. (*Alpine Ecosystems...*, 2004) о закономерностях функционирования экосистем альпийских лугов; А.А. Тишкова (2005) о функциональной роли экосистем России; Ю.И. Чернова (2008) по широкому кругу проблем экологии и биогеографии (в первую

очередь о растительности Арктики); И.И. Базилевич и А.А. Титляновой (2008) о круговоротах зольных элементов в экосистемах разных биомов планеты.

Тем не менее, уровень экологических исследований в России в целом остается недостаточным. В 1977 г. ведущие российские экологи М.С. Гиляров, Г.А. Винберг и Ю.И. Чернов (цит. Чернов, 2008) сформулировали основные проблемы развития российской экологии, включив в их число следующие: экологические механизмы и адаптации к среде, регуляция численности популяций, управление продукционным процессом, изучение устойчивости природных и антропогенных ценозов, экологическая индикация. Четверть столетия назад они считали, что для успешного решения этих проблем необходимо резко повысить материальное обеспечение экологических исследований. К сожалению, эта вполне обоснованная рекомендация не была реализована ни в социалистический период развития нашей страны, ни после перехода России к рыночной экономике.

### **Контрольные вопросы**

1. Расскажите о трагедии советской экологии 1930-х годов.
2. Когда возникла наука «биогеоценология»?
3. Какие проблемы стоят перед современной российской экологией?

### **Темы докладов на семинарских занятиях**

1. Предтечи экологии и их вклад в развитие науки.
2. «Золотой век» теории экологии.
3. Современная экология: крушение надежд на создание точной науки.

## **РАЗДЕЛ I. АУТЭКОЛОГИЯ**

Аутэкология, изучающая отношения организмов к условиям среды, – наиболее старый раздел общей экологии. По существу как аутэкологию понимал экологию Э. Геккель. Аутэкологом был и Ч. Дарвин – автор теории приспособления организмов к условиям среды путем естественного отбора.

В состав этого раздела экологии входят характеристика факторов среды (факториальная экология) и приспособлений (адаптаций)

организмов к различным ее условиям. В XX в. аутоэкология пополнилась новым разделом – о жизненных стратегиях организмов.

Аутоэкология исследует отношения организмов к условиям среды на уровне видов, что необходимо как для изучения популяций (это позволяет вынести «за скобки» те признаки, которые характерны для всех популяций одного вида), так и для изучения экосистем, элементами которых являются виды.

## ГЛАВА 2. ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Экологический фактор – это любой нерасчлняемый далее элемент среды, способный оказывать прямое или косвенное влияние на живые организмы хотя бы на протяжении одной из фаз их индивидуального развития (Бродский, 2006).

Факторы среды исследуются разными науками: климат – климатологией, рельеф – геоморфологией, почвы – почвоведением, закономерности распределения вод и их качество – гидрологией и гидрохимией и т.д. Однако экология изучает факторы среды не сами по себе, а их влияние на организмы, т.е. предлагает как бы взглянуть на каждый фактор «глазами» разных организмов. В.Г. Мордкович (2005) даже говорит о специальной науке экографии, изучающей географические закономерности распределения факторов среды как матрицы, на которой формируются ареалы видов и их ансамблей – сообществ и биоценозов.

### 2.1. Классификация факторов среды

В экологии используется классификация факторов среды (табл. 2). Они делятся на *абиотические*, т.е. факторы неорганической, или неживой, природы, и *биотические* – порожденные жизнедеятельностью организмов.

Таблица 2

## Классификация экологических факторов

Роль для организмов	Характер влияния	Различия факторов по причинам, их вызывающим		
		Абиотические	Биотические	Антропогенные
Ресурсы – потребляются организмами, а также другие организмы, содействующие их жизнедеятельности	Снабжают организмы веществами и энергией, способствуют размножению и распространению	Для растений – элементы минерального питания, свет; для аэробных организмов – кислород; для всех организмов – вода и пространство	Для растений – опылители, распространители диаспор, биологические азотфиксаторы; для животных – хищников – живая биомасса, для детритофагов – детрит; для мутуалов и паразитов – живые ткани организма и его прижизненные выделения	Внесение минеральных и органических удобрений, обогащение почвы азотом кислотных дождей, кормление сельскохозяйственных животных, повышение концентрации элементов минерального питания в водной среде за счет стоков

Условия – не потребляются организмами	Прямые – непосредственно влияют на организм	Для всех организмов – рН среды, температура; для наземных организмов – атмосферное давление, гравитация, ветер, пожары; для водных организмов – давление водяного столба, прозрачность воды, течение	Для всех организмов – конкуренты, хищники, паразиты, мутуалы; для наземных организмов – почвообразование, создание микроклимата; для паразитов и некоторых мутуалов – организменная среда обитания	Химическое, физическое (электромагнитное, шумовое, радиационное) и биологическое (привнесение чужеродных организмов) загрязнение сред жизни, разрушение экосистем, промысел животных, заготовка древесины, выпас, изменения климата
	Косвенные – влияют на организмы через прямые факторы	Экспозиция склона, высота над уровнем моря, географическая широта, удаленность от океана, механический состав почвы	Уплотнение почвы крупными фитофагами; влияние через посредников: подавление конкурентов, мутуалов и паразитов	Создание водохранилищ, формирование антропогенных ландшафтов при горных разработках и строительстве городов

Совокупность абиотических факторов в пределах однородного участка называется *экотопом*, вся совокупность факторов, включая биотические, – *биотопом*.

К абиотическим факторам относятся:

1) климатические – свет, тепло, воздух, вода (включая осадки в различных формах и влажность воздуха), ветер;

2) эдафические, или почвенно-грунтовые, – механический и химический состав почвы, ее водный и температурный режим;

3) топографические – условия рельефа.

Климатические и эдафические факторы во многом определяются географическим положением экотопа – его удаленностью от экватора и от океана и высотой над уровнем моря.

Важным абиотическим фактором для наземных организмов является гравитация – сила земного тяготения.

Специфические абиотические факторы в водных экосистемах – глубина водной толщи, характер грунта на дне водоема, химический состав, прозрачность и температура воды, течение (или волны).

Абиотические факторы разделяются на *прямые* и *косвенные*.

Прямые факторы непосредственно влияют на организмы. Их примеры: влажность почвы и воздуха, температура, свет, богатство почвы и воды элементами минерального питания, скорость течения воды и др.

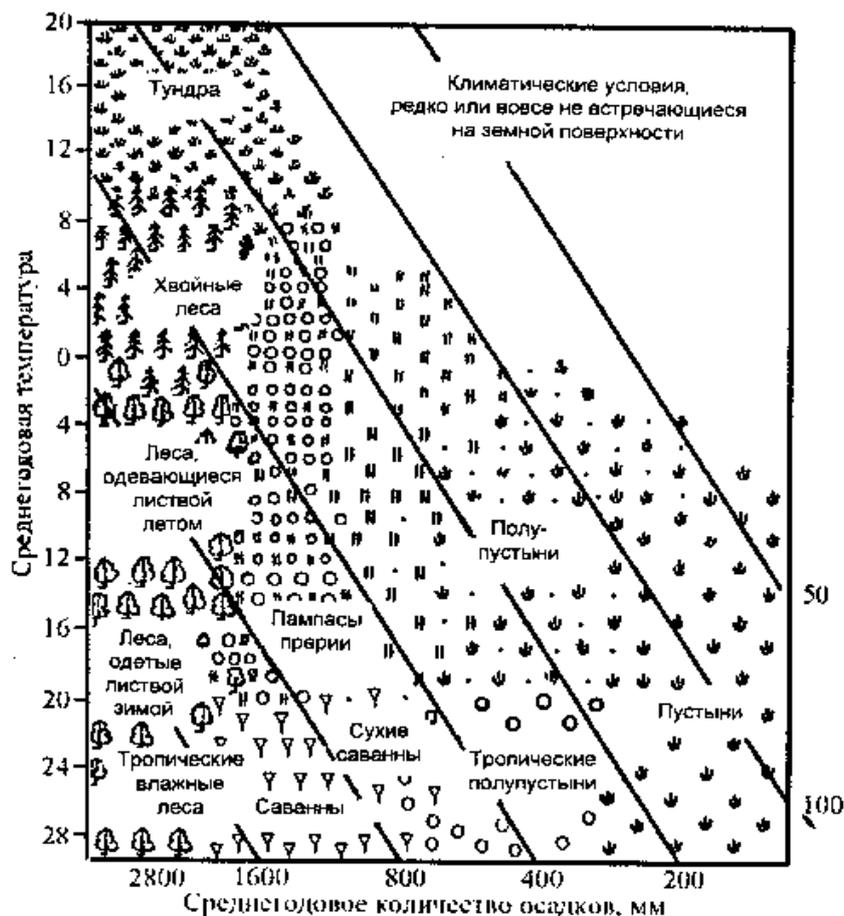
Косвенные факторы действуют на организмы опосредствованно – через прямые факторы. Их примеры: географическая широта и удаленность от океана, рельеф (высота над уровнем моря и экспозиция склона), гранулометрический состав почвы, прозрачность воды.

По градиенту географической широты с севера на юг в силу изменения угла падения солнечного света возрастает количество энергии Солнца, поступающей на единицу поверхности Земли, при удалении от океана – падает количество осадков. Эти закономерности известны с конца XVIII столетия, а в начале XX в. стали популярными схемы «идеальных материков» с координатами «расстояние от экватора/расстояние от океана» или среднегодовая температура и среднегодовое количество осадков (рис. 1).

На «идеальном материке» показано распределение биомов – крупных экологических вариантов экосистем (см. 13.1.6). Для Восточной Европы была построена профильная схема изменения экологических факторов от Северного ледовитого океана до зоны пустыни (рис. 2).

С подъемом в горы также изменяется климат (количество осадков и температурный режим); экспозиция и крутизна склона влияют на интенсивность прогревания поверхности почвы и ре-

жим ее увлажнения. В среднем с повышением высоты над уровнем моря на 100 м среднегодовая температура уменьшается на  $0,5^\circ$ , однако изменения климата на этом градиенте зависят от географической широты и удаленности от океана: широтный, долготный и высотный градиенты взаимодействуют. Так, нижняя граница леса в южных районах (Кавказ) проходит на высоте около 2000 м, а в средней полосе в лесной зоне лесной пояс начинается «от нуля». Велики различия климата, связанные с экспозицией, от которой зависит интенсивность поступления на поверхность солнечной энергии. Климатические пояса и соответствующие им пояса растительности всегда «наклонены» на север. В степной зоне пояс леса на северных склонах спускается на 100-200 м ниже, чем на южных склонах, а в зоне пустынь по южным склонам леса нет вообще.



**Рис. 1. Схема распределения биомов на «идеальном континенте» в зависимости от основных климатических параметров.**

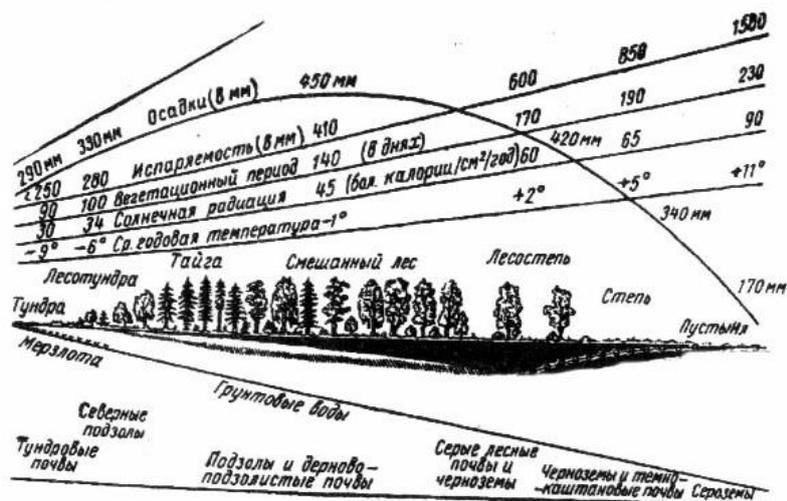


Рис. 2. Схема изменения основных экологических факторов на профиле «тундра – пустыня» в Восточной Европе.

В горах Санта-Каталина Р. Уиттекером (1980) было изучено распределение экосистем в зависимости от высоты над уровнем моря и экспозиции («градиента топографического увлажнения»). По хорошо прогреваемым южным склонам все типы экосистем поднимаются выше, чем по холодным северным (рис. 3).

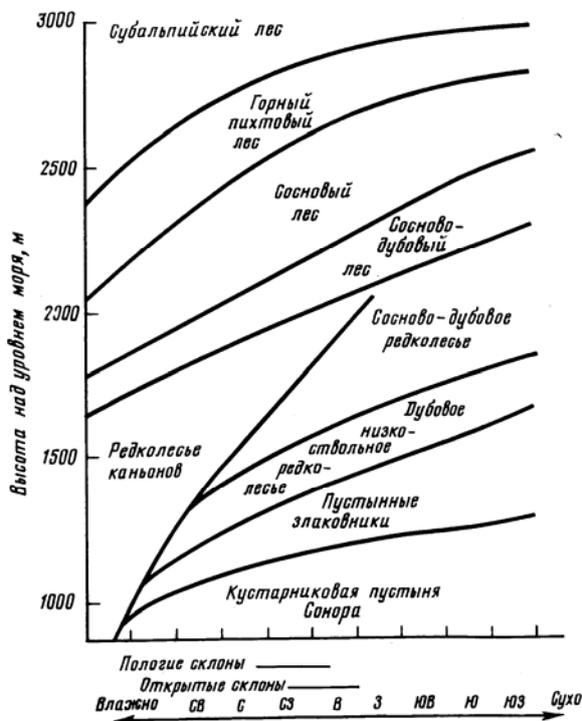


Рис. 3. Распределение основных типов экосистем в зависимости от высоты над уровнем моря и экспозиции в горах Санта-Каталина (по Уиттекеру, 1980).

Гранулометрический состав почвы влияет на растения и почвенную фауну через режим увлажнения и динамику питательных элементов.

Биотические факторы являются следствием взаимоотношений организмов. Для растений – это конкуренция, влияние животных (фитофаги, паразиты, опылители, распространители плодов и семян), грибов (микоризные, паразитические), бактерий (азотфиксирующие и болезнетворные), вирусов. Для животных – это конкуренция, влияние хищников, наличие жертв, патогенные микроорганизмы, растения (для фитофагов).

Факторы, связанные с влиянием человека, выделяются в отдельную группу *антропогенных*. К наиболее существенным антропогенным факторам относятся следующие: химическое загрязнение воды, атмосферы и почвы, техногенное нарушение экосистем при разработке полезных ископаемых, выпас скота, рекреационное влияние, промысел животных (включая лов рыбы), заготовка растительного сырья. Особую роль человек играет как агент переселения видов из одного района в другой. Биологические инвазии, спровоцированные человеком, в настоящее время приняли катастрофические масштабы (см. 14.4.3).

В настоящее время роль антропогенных факторов резко возросла, и потому изучение последствий их влияния и разработка способов регулирования отношений человека и природы являются важнейшими проблемами прикладной экологии (инвайронменталистики).

### Контрольные вопросы

1. Перечислите основные абиотические факторы среды.
2. Расскажите о косвенных экологических факторах.
3. Дайте общую характеристику антропогенным факторам.

## 2.2. Условия и ресурсы

Прямые абиотические факторы подразделяются на *факторы-условия* и *факторы-ресурсы*.

По М. Бигону и др. (1989), условия – это изменяющиеся во времени и пространстве факторы среды обитания, на которые ор-

организмы реагируют по-разному, но эти составляющие среды не расходуются: один организм не может сделать их более доступными или недоступными для других. К числу факторов-условий относятся температура, влажность воздуха, соленость воды и скорость ее течения, реакция (рН) почвенного раствора, содержание в воде и почве загрязняющих веществ, которые не используются растениями как элементы питания.

В отличие от факторов-условий, факторы-ресурсы расходуются организмами в процессе жизнедеятельности, и потому один более сильный организм может «съесть» ресурсов больше, а другому, более слабому, их останется меньше. Некоторые биотические факторы-ресурсы могут не расходоваться. Это организмы, необходимые для жизнедеятельности других организмов – опылители, распространители плодов, за которые также возможна конкуренция. Вид растений, более привлекательный для опылителей, может «переманить» их от менее привлекательных видов (так происходит в Центральной Европе с заносным видом недотрогой железконосной, которая «переманивает» опылителей у чистеца болотного, дербенника иволистного и других видов местной флоры).

### 2.2.1. Ресурсы

Для растений ресурсами являются свет, вода, элементы минерального питания, диоксид углерода, для насекомоопыляемых – насекомые-опылители (ветер как опылитель является фактором-условием). Для животных-фитофагов ресурсом являются растения, для зоофагов (хищников) – живые животные, для детритофагов-сапротрофов и редуцентов (бактерии, грибы) – мертвое органическое вещество. Для большинства организмов необходимым ресурсом является кислород.

**Свет.** Это основной источник энергии для наземных и водных экосистем. При этом из всех щедрот солнечной энергии, поступающей на Землю, на фотосинтез расходуется сравнительно небольшая часть света. Только в культуре микроскопических морских водорослей удалось достичь использования для целей фотосинтеза 4,5 %. В наземных экосистемах усвоение солнечной энергии для фотосинтеза не превышает 1-3 % в тропических лесах и 0,6-1,2 % в лесах умеренных широт, а в посевах сельскохо-

зайственных культур даже с наиболее плотным пологом растений он не выше 0,6 %.

Все экосистемы Земли используют в процессе фотосинтеза не более 0,001 % от всего потока энергии, поступающей с солнечным светом на Землю. В 30-40 раз больше растения используют тепловой энергии солнечного света на испарение (транспирацию). В результате транспирации через корни, стебли и листья растений прогоняется раствор элементов питания, необходимый для их жизнедеятельности. Кроме того, это спасает растения от перегрева.

Для фотосинтеза используется лишь часть световых волн – в диапазоне 400-700 нм. Эта часть солнечной энергии составляет около 40 % поступающего на Землю света и называется фотосинтетически активной радиацией (ФАР). Наибольшее значение в составе ФАР имеют оранжево-красные и сине-фиолетовые лучи. При прохождении через большую толщу воды эти части света отфильтровываются, и до глубоких слоев доходят в основном зеленые лучи. Однако если эти лучи плохо усваиваются зелеными растениями, то за счет дополнительных пигментов их могут использовать красные водоросли (Rhodophyta). Бактерии-фототрофы также используют часть света, но с иным диапазоном длины волны от 800 до 900 нм.

Во многих случаях количество света избыточно, и потому интенсивность фотосинтеза не лимитируется поступающей солнечной энергией. Дефицит света наблюдается в затененных местообитаниях, например под густым пологом древостоя. В таких условиях у теневыносливых растений (сциофитов) выражен специальный синдром признаков теневыносливости, позволяющий усвоить больше света (тонкие листья, высокое содержание хлорофилла). Типичные сциофиты – папоротники, обитающих в расщелинах скал, например, листовик (*Phyllitis scolopendrium*). Дефицит света отмечается в морских глубоководьях и в глубоких озерах, например в Байкале.

Эффективность усвоения света в сообществах растений повышается за счет специальных приспособлений: вертикальное расположение листьев злаков, использующих свет, падающий на лист под острым углом (луга и степи); многослойная крона листьев (леса). Показателем числа слоев листьев, через которые проходит свет, является индекс листовой поверхности (ИЛП), ко-

торый определяется как отношение площади листьев к площади поверхности почвы, над которой они находятся. В разомкнутых сообществах пустынь ИЛП составляет доли единицы, в большинстве луговых сообществ – равен 4-6, а в еловом лесу может достигать 12, т.е. на 1 гектар леса приходится 12 гектаров поверхности листьев (Работнов, 1992).

Экологическое значение имеют и невидимые лучи, т.е. не воспринимаемые глазом человека. Так, самые короткие ультрафиолетовые лучи при высокой интенсивности ослабляют иммунную систему животных, в особенности человека, при умеренной интенсивности они способствуют образованию витамина D в животных организмах. Инфракрасные (тепловые) лучи влияют на температурный режим теплокровных животных, при повышении их интенсивности снижается активность окислительных процессов.

Свет является неисчерпаемым ресурсом, который постоянно поступает на Землю в результате солнечной радиации.

**Вода.** Необходимым фактором жизни любого организма является его обводнение, так как именно вода является средой, в которой протекают все основные метаболические процессы. Ни один организм не обладает надежной системой сохранения воды, содержащейся в его клетках, и потому этот ресурс нуждается в постоянном пополнении. Вода – важнейший ресурс, участвующий в фотосинтезе, хотя основная ее часть, которая всасывается корнями растений, расходуется на испарение, что связано во многом с процессом поглощения через устьица диоксида углерода для фотосинтеза (мембран, которые способны «впускать» углекислый газ и «не выпускать» воду, нет).

Специальные приспособления характерны для растений, обитающих в условиях дефицита влаги (ксерофитов; см. 5.3.5), и растений избыточно увлажненных местообитаний (у водных растений – гидрофитов – проводящая система замещена воздухоносной тканью аэренхимой).

Нет необходимости говорить о различиях водных и наземных животных. Среди наземных животных существуют виды с разной потребностью в воде. Так, животные, обитающие в пустыне, где постоянно ощущается водный дефицит, значительное количество воды получают при разложении жиров, которые выступают за-

пасниками потенциальной влаги. «Депо» жиров у тушканчиков, песчанок находится в хвосте, у верблюда – в горбе.

Степень доступности воды накладывает ограничения на распространение многих видов животных и на потребление ими других ресурсов. Даже дикие копытные животные могут разрушить травостой в результате перевыпаса близ водопоев, хотя радиусы пастбы у них значительно больше, чем у коров или овец. По этой причине отдаленные от воды участки степи или саванны оказываются лучше сохранившимися.

Круговорот воды в биосфере делает ее неисчерпаемым (возобновимым) ресурсом, однако под влиянием человека этот круговорот изменился (см. 16.3.3). Кроме того, во многих районах вода сильно загрязнена, что ограничивает возможность использования ее организмами многих видов, включая человека.

**Диоксид углерода.** Этот ресурс необходим для фотосинтеза, но его содержание в атмосфере столь велико, что в естественных условиях он не лимитирует процесс синтеза органического вещества. Аналогично не лимитирует интенсивность фотосинтеза водных растений содержание диоксида углерода в воде.

Диоксид углерода является не только прямым фактором-ресурсом, но и косвенным фактором, влияющим на климат. В результате сжигания больших количеств топлива, содержащего углерод, концентрация диоксида углерода в атмосфере повышается. В итоге происходит потепление климата (см. 16.3.2).

**Элементы питания.** Элементы, необходимые для жизни организмов, называются биогенными. Из 54 химических элементов периодической таблицы, которые встречаются в природе, около половины их важны либо для животных, либо для растений. Основные биогены называются макроэлементами, шесть из них нужны всем живым существам и в больших количествах. Чтобы запомнить их, экологи составили из латинских букв, соответствующих химическим символам, смешное слово «CHNOPS» («ЧНОПС»: С – углерод, Н – водород, N – азот, О – кислород, P – фосфор, S – сера).

Из других макроэлементов важны: кальций, калий, магний, причем, кальций в больших количествах необходим позвоночным и моллюскам для построения скелета или раковин, а магний – растениям, так как он входит в состав молекулы хлорофилла. Ос-

тальные элементы нужны организмам в меньших количествах и называются микроэлементами. Растениям необходимы 10 микроэлементов, в том числе для фотосинтеза – марганец, железо, хлор, цинк, ванадий; для азотного обмена – молибден, бор, кобальт, железо; для прочих метаболических реакций – марганец, бор, кобальт, медь, кремний. Все эти элементы, кроме бора, нужны и животным. Кроме того, животным необходимы селен, хром, никель, йод, фтор, олово, мышьяк.

У разных растений отмечаются свои «пристрастия» к микроэлементам. Так, некоторым папоротникам для нормального развития необходим алюминий, диатомовым водорослям – кремний, а некоторым зеленым водорослям – селен. Для успешного симбиоза азотфиксирующих бактерий и бобовых (см. 6.4.1) необходим кобальт.

**Кислород.** Этот элемент необходим для дыхания подавляющему большинству организмов, однако его дефицит наблюдается только в водных экосистемах и переувлажненных почвах, что связано с низкой растворимостью кислорода в воде. Если в 1 л воздуха содержится  $210 \text{ см}^3$  кислорода, то в воде его содержание не превышает  $10 \text{ см}^3/\text{л}$ , причем, растворимость кислорода снижается при повышении температуры и солености. Это делает кислород фактором, ограничивающим возможности жизни многих обитателей водоемов. Они гибнут летом при повышении температуры и зимой при заморах, когда вода изолирована от атмосферы слоем льда и весь кислород израсходован организмами.

Пополнение запаса кислорода в воде происходит за счет его поступления из воздуха, причем этот медленный процесс может ускорить сильный ветер, когда поднимаются волны и резко увеличивается площадь контакта воды и атмосферы. Кислород выделяют водные растения, в первую очередь фитопланктон, в процессе фотосинтеза. По этой причине содержание кислорода связано с количеством света, который проникает в водную толщу, что в свою очередь зависит от прозрачности воды. Поэтому, чем вода прозрачнее, тем выше в ней содержание кислорода. Все это объясняет сложную динамику содержания кислорода в воде в зависимости от типа водоема, времени суток и времени года.

В подтапливаемых почвах, т.е. с близким уровнем грунтовых вод, корни древесных растений избегают глубоких пересыщен-

ных водой горизонтов. В зоне дефицита кислорода они практически не всасывают воду и растворенные в ней элементы минерального питания.

**Пространство.** Физическое пространство является ресурсом, потому что любые факторы-ресурсы, которые потребляются организмами, занимают определенную территорию. Растения, чтобы проходить нормальный жизненный цикл, должны получить определенную площадь «под солнцем» и некоторый объем почвы для потребления воды и растворенных в ней элементов минерального питания (площадь питания). Животным-фитофагам нужен «участок пастбища» (для тли это будет часть листа, для косяка лошадей – десятки гектаров степи, для стада слонов – десятки квадратных километров), плотоядным животным – «охотничьи наделы». Охотничий надел лисицы в лесных угодьях с обильной кормовой базой составляет 60-160 га, а в менее обеспеченных кормом биотопах превышает 500 га. Средний радиус охотничьего надела соболя в северной тайге равен 15 км, на Алтае – 3 км, в Баргузинской тайге – 2 км, на Шантарских островах – 1 км (Ручин, 2006). Охотничий надел тигра превышает 1 тыс. км<sup>2</sup>.

Сравнительно редко физическое пространство может быть ресурсом само по себе вне зависимости от того, какие «съедобные» ресурсы с ним связаны. Такое возможно лишь в тех случаях, когда возникает острый дефицит жизненного пространства. Например, при нехватке места одни луковицы крокусов выталкивают другие из земли. В поселениях мидий раковины так плотно прижаты друг к другу, что между ними не могут втиснуться новые претенденты поселиться на том же камне.

Дефицит пространства (как резервуара ресурсов) является фактором, который во многом определяет характер взаимоотношений между особями одного вида или разных видов. Об этом еще предстоит специальный разговор (см. 6.2), тем не менее, отметим, что дефицит пространства (чрезмерно высокая плотность использующих его особей) снижает рождаемость, повышает смертность (в первую очередь у растений) и способствует миграции подвижных организмов (животных) на более свободные территории.

**Организмы как пищевые ресурсы.** Использование организмов как пищевых ресурсов возможно в трех вариантах:

1) *хищничество* – съедание организма-ресурса в живом состоянии. Организм-ресурс при этом может быть убит (как заяц волком) или съеден по частям при сохранении его живым (поедание растений фитофагами, питание оводов и слепней сельскохозяйственными животными);

2) *паразитизм* – длительное использование живого организма-ресурса как среды жизни и источника пищи. Кроме типичного паразитизма, рассмотренного в разд. 6.3.3, в этой категории отношений рассматривается и *клептопаразитизм (пиратство)*, когда более сильные организмы одного вида отбирают пищу у других, более слабых организмов других видов (гиены отбирают добычу и африканских диких собак, крупные чайки отнимают рыбу у более мелких – крачек, топорков и др., полярные совы отбирают леммингов у песцов и т.д.);

3) *детритофагия* – поедание мертвого органического вещества.

Особенности организмов, которые используют эти способы гетеротрофного питания, будут рассмотрены в разд. 12.2.2. Познакомимся с питательными качествами (химическим составом и усвояемостью) разных организмов как ресурсов.

Растения и животные резко различаются как пищевые ресурсы (табл. 3).

Таблица 3

**Различия растений и животных как пищевых ресурсов**

Пищевой ресурс	Характеристика
Растения	Трудно перевариваются (из-за наличия целлюлозных оболочек клеток), для усвоения необходимо тщательное пережевывание и участие микроорганизмов пищеварительного тракта; содержат мало белка (C/N – от 20:1 до 40:1); эффективность усвоения не более 10%
Животные	Легко перевариваются, нет необходимости в пережевывании, жертва может быть заглочена целиком или крупными кусками; содержат много белка (C/N – от 8:1 до 10:1); эффективность усвоения до 30-50%

У фитофагов нет ферментов, позволяющих переваривать целлюлозу, поэтому усвоение растительной пищи всегда очень низкое. Чтобы разрушить оболочки клеток, фитофаги тщательно измельчают (пережевывают) пищу. Тем не менее, разложение целлюлозы выполняют живущие в пищеварительном тракте фитофагов прокариоты и низшие животные, которые обладают целлюлозолитическими ферментами (они связаны с фитофагами отношениями мутуализма, см. 6.4.1). Животные-детритофаги стремятся поедать растительный детрит не в «свежем» состоянии, а когда он уже заселен микроорганизмами-редуцентами.

Разные ткани растений имеют разный химический состав: концентрация азота и других элементов минерального питания выше в меристематических тканях, клетки которых делятся, а углеводов – в ситовидных трубках флоэмы и в некоторых запасующих тканях (в клубнях, семенах), которые являются самыми питательными частями растений. Самые высокие концентрации целлюлозы и лигнина содержатся в старых отмерших тканях, например в древесине.

Различия химического состава разных тканей служат причиной специализации насекомых-фитофагов для их поедания (например, личинки разных видов дубовых галлиц питаются молодыми и старыми листьями, вегетативными почками, мужскими цветками, тканями корня и т.д.). Большинство насекомых-фитофагов, тем не менее, избегает потребления старых одревесневших тканей.

Зоофаги измельчают свою пищу незначительно и часто вообще заглатывают ее целиком. Как подчеркивают М. Бигон и др. (1989), проблем с пищеварением у них нет, «...да и по строению своего пищеварительного аппарата они различаются довольно мало; их заботит скорее то, как добычу отыскать, изловить, умертвить и съесть» (с. 155).

Кстати, о том, что при хищничестве эффективность усвоения энергии выше, чем при фитофагии, знает каждый из личного опыта: вегетарианский обед из овощей или картофеля велик по объему, но малокалориен, а сравнительно небольшой по весу бифштекс утолит голод и надолго обеспечит ощущение сытости. Таким образом, принятая в медицине формальная оценка пищевого рациона количеством калорий односторонняя. «Углеводная» и «белковая» калории играют разную роль в обеспечении организма энергией и веществом.

## Контрольные вопросы

1. На каком принципе основывается различение факторов-ресурсов и факторов-условий?
2. Какая доля солнечной энергии усваивается растениями при фотосинтезе?
3. Что такое ФАР?
4. Как определяется индекс листовой поверхности (ИЛП)?
5. В каких условиях свет может быть лимитирующим фактором?
6. Расскажите об экологической роли невидимых лучей.
7. Какую роль играет вода в жизни растений?
8. Как влияет обеспеченность водой на потребление животными других ресурсов?
9. Охарактеризуйте диоксид углерода как прямой и косвенный экологический фактор.
10. Что означает слово «CHNOPS»?
11. Каково соотношение азота и фосфора в биомассе?
12. Какие элементы питания растений и животных называются микроэлементами?
13. В каких экосистемах кислород является лимитирующим фактором?
14. Чем объясняется взаимообусловленность освещенности и содержания в воде кислорода в водных экосистемах?
15. Расскажите о пространстве как факторе-ресурсе.
16. Какие варианты использования организмов как ресурсов Вы знаете?
17. Сравните растительные и животные организмы как пищевые ресурсы.
18. Почему животным трудно переваривать растительную пищу?

### 2.2.2. Условия

**Температура.** Этот фактор-условие наиболее важный и сложный по «многоканальности» воздействия на организмы. Температура изменяется в связи с географической широтой, высотой над уровнем моря и долготой (расстоянием от океана, которое опре-

деляет степень континентальности климата), в сезонных и суточных циклах. Кроме того, на нее влияют микроклиматические особенности экотопа: разная степень прогревания склонов разной экспозиции, стекание горного холодного воздуха в долины, а в водных экосистемах – глубина. В глубоких слоях водоема температура более низкая и стабильная, а поверхностные воды в теплое время года прогреваются.

Климатологи исследовали вклад каждого из этих факторов в формирование температурного режима. Так, выяснено, что самые высокие температуры отмечаются не на экваторе, а в средних широтах (при высокой континентальности), где с подъемом на каждые 100 м высоты над уровнем моря средняя годовая температура падает на 0,5-1° С. С увеличением глубины водоема колебания температуры в суточных и разногодичных циклах смягчаются и т.д. На температуру воды влияет и степень перемешивания разных слоев: если его нет, то различия между теплыми поверхностными и холодными глубинными водами будут велики, а при перемешивании они сглаживаются.

Экологов интересуют в первую очередь не чисто физические параметры температурного режима, а их экологические (физиологическое) влияние на различные организмы, как эктотермные (холоднокровные), так и эндотермные (теплокровные, см. 5.3.1).

Для эктотермных организмов большое значение имеет «физиологическое время», измеряемое в «градусоднях» – произведении средней температуры на число дней, которые характеризовались превышением «порога развития» (температуры, начиная с которой организм оживает).

Яйца кузнечиков начинают развиваться после того, как средняя дневная температура превысит 16° С. Если температура будет на уровне 20° С, то развитие потребует 17,5 суток, а если она поднимется до 30° С – сократится до 5 суток. Разумеется, если температура превысит верхний порог, при котором возможно существование того или иного организма, то он погибнет.

Для оценки скорости развития микроорганизмов возможно использование «градусочасов», о чем знает любая хозяйка, имеющая дело с дрожжевыми грибами. При более высокой температуре они размножаются более интенсивно, и потому тесто или квас будут готовы быстрее, чем при низкой температуре. Температура влияет

и на интенсивность размножения молочнокислых бактерий: молоко, подолгу сохраняющее свежесть в холодильнике, в теплом помещении скисает в течение нескольких часов.

Принцип определения «градусодней» лежит в основе используемого в сельском хозяйстве показателя «сумма положительных температур за период со средней дневной температурой выше 10°С» (для холодостойких крестоцветных, например рапса или редьки – 5°С). Этот показатель является важнейшей характеристикой климата, по которому определяется возможность возделывания той или иной сельскохозяйственной культуры.

В табл. 4 и 5 показаны значения сумм положительных температур для некоторых наиболее важных в сельскохозяйственном отношении районов России и потребность в этом параметре климата основных сельскохозяйственных культур.

Таблица 4

Агроклиматические условия некоторых районов РФ

Метеостанция	Продолжительность периода (дни) с температурой выше		Безморозный период (дни)	Сумма температур за период выше	
	5°С	10°С		5°С	10°С
Воронеж	190	153	157	2900	2600
Липецк	182	144	147	2650	2350
Астрахань	210	175	183	3750	3450
Элиста	213	176	175	3750	3400
Ставрополь	222	178	180	3575	3200
Краснодар	230	190	200	3300	3000
Екатеринбург	162	119	100	2123	1800
Пермь	162	119	115	2178	1849
Ижевск	164	126	128	2310	1913
Челябинск	165	125	110	2300	2000
Омск	161	121	100	2150	1850
Новосибирск	157	120	110	2175	1900
Барнаул	165	130	112	2350	2100

Таблица 5

Минимально необходимая сумма положительных температур (за период с температурой выше 10° С) для основных сельскохозяйственных культур в средней полосе РФ (по Кирюшину, 1996)

Культура	Сумма положительных температур
Пшеница яровая	1200-1700
Ячмень	950-1450
Овес	1000-1600
Просо	1400-1950
Кукуруза на зерно	2100-2900
Кукуруза на силос	1800-2400
Гречиха	1300
Горох	1300
Картофель	1600
Сахарная свекла	2000

Примечание: указан диапазон при возделывании разных сортов (ранне-, средне- и позднеспелых).

В среднем наиболее активная жизнедеятельность организмов протекает в пределах 0-50° С (критические пороги замерзания воды и тепловой денатурации белков). Однако существуют организмы, которые могут обитать за пределами этих критических значений – криофилы и термофилы.

Криофилы заселяют местообитания с постоянной температурой ниже 5° С, т.е. осваивают глубины мирового океана, арктические пустыни, тундры, высокогорья. В столь сложных условиях организмы выживают за счет специальных приспособлений, в основном биохимических. В их клетках есть ферменты, которые поддерживают жизненные процессы при температурах, близких к 0° С. Кроме того, в клетках накапливаются макромолекулярные вещества – антифризы. Самая низкая температура жизнедеятельности установлена у бактерий, которые могут вызвать порчу мяса в морозильнике при -12° С.

Многие виды переносят низкие температуры при понижении активности жизненных процессов и переходе в состояние покоя. Жуки-жужелицы в тундрах выдерживают переохлаждение до  $-35^{\circ}\text{C}$  за счет того, что накапливают к зиме до 25 % глицерина, являющегося эффективным антифризом. Известны насекомые, которые способны переживать температуры до  $-50^{\circ}\text{C}$ . Среди деревьев чемпион по переживанию низких температур – лиственница, которая переносит морозы именно за счет способности переходить в состояние покоя. В покоящемся состоянии многие организмы могут переживать значительно более низкие температуры: коловратки в обезвоженном состоянии выдерживают температуру  $-190^{\circ}\text{C}$ , покоящиеся формы вирусов – температуры, близкие к абсолютному нулю.

Термофилы – это организмы, чаще всего бактерии и цианобактерии, а также некоторые простейшие, которые заселяют горячие источники и способны размножаться при температуре  $85-95^{\circ}\text{C}$ . В кипящих водах Азорских островов, в Италии и Исландии обнаружены бактерии из родов *Pyrococcus* и *Pyrobaculum*, которые способны нормально жить при температуре свыше  $100^{\circ}\text{C}$ . В неактивном состоянии термофилы способны переживать температуру до  $200^{\circ}\text{C}$ .

У высших растений активная жизнедеятельность (фотосинтез) тормозится при  $40^{\circ}\text{C}$ , однако в состоянии покоя они обладают более высокой устойчивостью. Так, сухие пшеничные зерна сохраняют всхожесть при прогревании до температуры  $90^{\circ}\text{C}$  в течение 10 минут, но если их замочить – гибнут при температуре  $60^{\circ}\text{C}$ .

Таким образом, температура – важнейший фактор, влияющий на метаболизм организмов и определяющий их распространение. Однако для разных видов важными оказываются разные составляющие температурного режима: среднегодовая температура, средняя температура летних месяцев, минимальная температура в разные сезоны года и т.д. Кроме того, нередко температура влияет на организмы косвенно, например, при повышении температуры воды в ней снижается содержание кислорода.

**Относительная влажность воздуха.** Этот фактор-условие обычно тесно взаимодействует с температурой, и риск обезвоживания растений, насекомых или других животных при высоких температурах тем выше, чем ниже влажность воздуха. Разные ви-

ды растений и животных имеют разные возможности противодействовать потерям воды, в частности растения, приспособленные к стрессу засухи (ксерофиты), удерживают воду даже при низкой влажности воздуха (см. 5.3.5).

Влажность воздуха может меняться в разных частях экосистемы: быть достаточно высокой внутри травостоя злаковника и низкой – над его поверхностью. При высокой влажности и очень сухих почвах этот фактор может становиться ресурсом. Выпадение росы, к примеру, играет роль в обеспечении влагой пустынных растений, в частности знаменитое растение пустыни Намиб вельвичия (*Welwitschia mirabilis*) использует в качестве ресурса воды только росу туманов (дожди там вообще не выпадают). Обитающие в этой пустыне жуки-чернотелки также используют воду, оседающую из росы на их холодном теле.

**pH воды и почвы.** Концентрация ионов водорода в воде влияет на организмы непосредственно (при pH ниже 3 происходит повреждение протоплазмы клеток корня у большинства сосудистых растений) и косвенно, определяя концентрацию ионов питательных элементов и токсичных веществ. При этом косвенное влияние pH сильнее: при кислой реакции среды почва насыщается токсичными подвижными соединениями алюминия и железа, в щелочных почвах резко падает доступность фосфатов и многих микроэлементов.

Подзолистые и серые лесные почвы имеют слабокислую реакцию в результате выщелачивания кальция кислотами из разлагающейся подстилки. По этой причине в нечерноземной зоне особенно губительны кислотные дожди, снижающие плодородие почвы и ограничивающие возможности возделывания культур, для которых оптимальна нормальная реакция почвенного раствора (пшеницы, кукурузы и др.). В то же время они наносят сравнительно малый ущерб черноземам степной зоны, которые имеют слабощелочную реакцию и хорошо нейтрализуют выпадающие кислоты. Более того, содержащиеся в кислотных дождях оксиды азота являются азотным удобрением и могут повышать урожай.

Кислотные дожди оказывают влияние на водные экосистемы и их биоту. В организмах нарушаются метаболические процессы: осморегуляция, работа ферментов и газообмен через дыхательные поверхности. В воде повышается концентрация токсичных

элементов (в первую очередь алюминия) в результате катионного обмена с донными осадками и снижается количество пищевых ресурсов для животных обитателей экосистем (число видов растений и животных). В озерах при подкислении воды резко замедляется рост диатомовых водорослей.

**Соленость воды.** Большая часть воды, которая имеется на Земле – соленая морская. В среднем в морской воде содержится около 3,5% солей, причем, 2,7% – это хлористый натрий, а остальное – соли магния, кальция и калия. Из катионов, кроме хлора, в составе морских солей принимают участие ионы сульфата, соды и брома.

Для большинства обитателей моря соленость – чрезвычайно важный фактор. Многие из них изотоничны: концентрация солей во внутренней среде организма примерно такая же, как и в морской воде. Поэтому у них нет проблем с удержанием воды, которая при гипотоничности (т. е. низкой концентрации солей в организме) могла бы быть «вытянута» из тела под действием осмотических сил. Однако среди обитателей моря много и гипотонических организмов, например морских рыб, которые затрачивают энергию на удержание в теле воды. Особую экологическую группу составляют проходные рыбы, совершающие нерестовые миграции из морей в реки (осетровые, лососевые, сельдевые) и из рек в моря (некоторые бычки, речной угорь, тропические виды сомов). Эти виды адаптированы к перепадам солености воды и перед миграциями накапливают резервные вещества (главным образом жир), которые необходимы им для перестройки метаболизма.

Такие же проблемы характерны для растений, произрастающих на засоленных почвах. В этих условиях растут только виды, адаптированные к высоким концентрациям солей в почвенном растворе (галофиты), другие растения – погибают.

Разные ионы по-разному влияют на организмы. Так для растений наименее токсичен сульфат-ион и наиболее токсичен ион гидрокарбоната натрия –  $\text{HCO}_3$ . Ионы хлора имеют среднюю токсичность. По этой причине, если засоление почвы оценивается только по общему содержанию солей, т.е. сухому остатку, который получается после выпаривания водной вытяжки из почвы, и не учитывается состав солей, обусловивших засоление, экологическая оценка этого фактора будет неполной. Один сульфат-ион в пять раз менее токсичен, чем ион хлора, и в десять раз – чем ион  $\text{HCO}_3$ .

Засоление почв характерно для лесостепной, степной и пустынной зон и меняется с севера на юг по ряду: сульфатное – сульфатно-хлоридное – хлоридно-содовое. В любой зоне возможны все варианты уровня засоления – от слабого (содержание солей составляет доли процентов) до солончака (несколько процентов солей от общего веса почвы), хотя площадь солончаков возрастает с севера на юг.

Большинство сельскохозяйственных растений неустойчиво к засолению, что сдерживает возможность возделывания их на почвах даже со слабым засолением. Исключение составляет лишь сахарная свекла, предок которой – свекла морская (*Beta maritima*) – связан с засоленными почвами Средиземноморья. Поэтому сахарную свеклу можно возделывать на слабо солончаковатых почвах, что даже повышает содержание сахара в ее корнях.

**Течение.** Этот прямодействующий физический фактор играет большую роль при определении видового состава растений и животных. В быстротекущих реках состав биоты представлен организмами, участвующими в обрастании камней (т.е. перифитона), прежде всего нитчатými водорослями, а также разнообразными беспозвоночными, обитающими под камнями. В медленно текущих реках формируются богатые видами высокопродуктивные экосистемы с участием разнообразных растений-макрофитов. Экосистемы прибрежий таких рек по составу биоты напоминают озера, в которых вообще отсутствует течение.

Течение влияет на состав водных экосистем также как косвенный фактор через концентрацию в воде кислорода, являющегося важным ресурсом. Чем быстрее течение воды, тем содержание в ней кислорода выше.

Не меньшую роль, чем в пресноводных экосистемах, течение играет в жизни морских экосистем. Морские течения переносят теплые и холодные массы воды и тем самым посредством температуры влияют на условия жизни в море. Теплую воду несут Гольфстрим и Северо-Атлантическое течение, холодную – Калифорнийское течение (вследствие чего на побережье Калифорнии обычны туманы). Кроме поверхностных ветровых течений, существуют и глубоководные перемещения водных масс. По этой причине в морских экосистемах, как правило, не бывает недостатка кислорода, что достаточно обычно для озерных экосистем.

Большую роль играет также вертикальное перемещение водных масс. В пресноводных водоемах перемешивание выравнивает градиент температуры от поверхности до глубоководий и повышает содержание кислорода во всей водной толще.

**Апвеллинг.** Особую роль явление перемешивания вод играет в океанах, где происходит подъем больших масс холодной и обогащенной элементами питания воды к поверхности, что называется апвеллингом. Он происходит в некоторых местах Мирового океана в результате сложного взаимодействия разных течений. Выделяют пять районов апвеллинга: Перуано-Чилийский, Орегон-Калифорнийский, Югозападно-Африканский, Северозападно-Африканский, Аравийский.

Периодическое (раз в несколько лет) повышение температуры поверхностных вод Тихого океана у берегов Эквадора и Перу, получило название Эль-Ниньо – Южное колебание (ЭНЮК; «эль-ниньо» в переводе – «мальчик»). Продолжительность ЭНЮК – от 6-8 месяцев до 3-х лет, в среднем – 1-1,5 г. ЭНЮК чаще всего приходится на рождественские праздники (конец декабря) и потому рыбаки западного побережья Южной Америки связывали его с именем Иисуса в младенчестве. Каждое потепление воды резко снижает рыбопродуктивность океана. Между ЭНЮК происходит похолодание воды, названное перуанцами «Ла-Нинья» (в переводе – «девочка»).

В зоне апвеллинга наблюдается, как правило, высокая биологическая продукция и характерны укороченные пищевые цепи (см. 12.2.1), причем в фитопланктоне преобладают диатомовые водоросли, а в нектоне – сельдевые рыбы. В этих районах ведется рыбный промысел. С Перуано-Чилийским апвеллингом у западного побережья Южной Америки (близ пустыни Атакама со среднегодовым количеством осадков 10-50 мм и крайне бедной растительностью) связано массовое развитие анчоусов, которыми питаются прибрежные морские птицы – бакланы, пеликаны и др. Об интенсивности формирования вторичной биологической продукции в этом районе можно судить по следующим данным: 5 млн. птиц ежегодно съедают до 1000 т анчоусов (в отдельные годы численность птиц возрастает до 27 млн. особей). Однако столь высокое потребление рыбы птицами не мешает ежегодно вылавливать 10-12 млн. т анчоусов, хотя в отдельные годы улов резко падает (до 2 млн. т).

Морские течения являются «машинами климата», т.е. косвенным фактором, который через изменение температуры и влажности влияет на наземные экосистемы.

**Загрязняющие вещества.** Повышение концентрации загрязняющих веществ в воде, атмосфере и почве во многом связано с хозяйственной деятельностью человека, и потому характер загрязнения зависит от типа производства (хотя возможно загрязнение атмосферы сернистым газом и по естественным причинам, например при извержении вулканов). Основными источниками веществ, загрязняющих атмосферу, являются предприятия топливно-энергетического комплекса и транспорт, а загрязняющих воду – предприятия химической промышленности. Загрязняющие атмосферу оксиды серы и азота с кислотными дождями попадают в водные и наземные экосистемы. Предприятия горнодобывающей и металлургической промышленности сбрасывают в водоемы соединения меди, свинца, цинка и других тяжелых металлов. Загрязнение почв тяжелыми металлами (в первую очередь свинцом) происходит при использовании транспортом этилированного бензина.

Большую опасность для водных экосистем представляет поступление в них биогенов – фосфатов, соединений азота и др., которые вызывают эвтрофикацию экосистем (см. 14.3.6). Если в экосистему попадают высокотоксичные элементы, такие как ртуть, то происходит подрыв ее биологической продуктивности и гибель большей части организмов.

Устойчивость организмов разных видов к действию загрязняющих веществ различна, что позволяет по составу биоты оценивать уровень загрязнения экосистемы (использовать методы биологической индикации). В составе популяций многих видов могут быть экотипы, устойчивые к загрязняющим веществам. При повышении уровня загрязнения роль этих экотипов может возрасти (см. 9.3.4).

### **Контрольные вопросы**

1. Какие факторы влияют на температуру в наземных и водных экосистемах?
2. Расскажите о понятии «градусодни».
3. Какую роль играет показатель «сумма положительных температур» для экологически ориентированного сельского хозяйства?

4. От каких факторов зависят температурные пределы выносливости организмов?
5. Приведите примеры косвенного влияния температуры на организмы.
6. В каких условиях влажность воздуха может стать ресурсом?
7. Охарактеризуйте рН среды как прямой и косвенный фактор.
8. Почему соленость воды не опасна для морских организмов?
9. Какой из ионов, вызывающих засоление почвы, наиболее токсичен?
10. Какую роль играет течение в жизни пресноводных экосистем?
11. Расскажите о влиянии течений на экосистемы океана.
12. Перечислите основные вещества, загрязняющие атмосферу.

### 2.3. Лимитирующие факторы

Понятие «лимитирующий фактор» связано с именем агрохимика и физиолога растений Ю. Либиха (1803-1873). По его представлениям наиболее важным для жизни организмов является тот фактор, значения которого находятся в минимуме или в максимуме. Лимитирующие факторы в большей степени, чем другие, определяют состав и продуктивность экосистем и состояние популяций формирующих их видов. В зоне тундры лимитирующим фактором является количество тепла, так как влаги там достаточно, а обеспеченность элементами минерального питания также зависит от тепла: чем теплее субстраты, тем активнее идет в них процесс минерализации органического вещества и меньше накапливается неразложившихся остатков растений.

В зоне тайги лимитирующим фактором является обеспеченность почв питательными элементами. Почвы, формирующиеся на карбонатных породах, которые богаты кальцием и другими минеральными элементами, позволяют формироваться очень продуктивным сообществам. Однако в условиях тайги, особенно в южной ее части, возрастает роль увлажнения.

Увлажнение является лимитирующим фактором в лесостепной и степной зонах, так как почвы в этих зонах (черноземы) богаты питательными элементами. Особенно остро влияние этого фактора проявляется в годы засухи. Дефицит влаги может усили-

ваться влиянием выпаса, а в южной части степной зоны – засоления почвы.

В водных экосистемах для большинства входящих в их состав организмов лимитирующими факторами являются содержание кислорода и фосфора, а для растений, кроме того, – свет.

Для многих животных в условиях умеренного климата лимитирующим фактором является глубина снежного покрова. Свободное перемещение по глубокому снегу свойственно сравнительно небольшому числу видов, имеющих «лыжи» (заяц-беляк, заяц-русак, белая куропатка) или отличающихся «длинноноготью» (лось). Глубокий снег является препятствием для перемещения волка и кабана. Этот фактор определяет границы коневодства с круглогодичным содержанием животных на пастбищах. При глубоком снеге (в период зимнего выпаса – тебеневки) лошади не могут использовать корм.

### **Контрольные вопросы**

1. Кто предложил понятие «лимитирующий фактор», и какие факторы называются лимитирующими?
2. Приведите примеры лимитирующих факторов в наземных экосистемах разных природных зон.
3. Какие факторы являются лимитирующими в водных экосистемах?

### **2.4. Взаимодействие факторов. Комплексные градиенты**

Экологические факторы (в первую очередь ресурсы) незаменимы. Отсутствие одного из них не может быть компенсировано обилием других ресурсов или оптимальными условиями. При отсутствии влаги растения не спасут обилие света и элементов минерального питания, а животных – пищевых ресурсов. При низких температурах прекращается деятельность организмов вне зависимости от обеспечения их ресурсами.

Тем не менее, возможна частичная компенсация одного фактора другим. Дефицит влаги для растений может быть смягчен снижением температуры воздуха за счет уменьшения интенсивности транспирации. Устойчивость растений к засухе повышается при высоком уровне обеспечения азотом (за счет повышения водоудерживающей

способности клеток). Человек переносит жару легче при низкой влажности воздуха, а растения – при высокой. Угроза вымерзания садовых деревьев под действием при низких температур повышается при сильном ветре. Дефицит ресурсов почвенного питания (в первую очередь влаги) повышает риск деградации травостоев пастбищ под влиянием сильного выпаса, так как снижается интенсивность отрастания растений (отавность) и т.д.

Эффект взаимодействия факторов среды формирует «комплексные градиенты», под которыми понимаются группы экологических факторов, изменяющихся сопряженно. Р. Уиттекер (1980) писал, что экологических факторов, которые бы не объединялись в комплексные градиенты, нет.

Комплексные градиенты, как правило, формируются косвенными факторами, подобными высоте над уровнем моря, географической широте или расстоянию от океана. В состав этих комплексных градиентов входят климатические факторы (температурный режим, количество осадков), особенности почв (обеспеченность элементами минерального питания, рН и др.). Вдоль комплексных градиентов меняется совокупность биотических факторов, таких, как затенение почвы растениями и др. Могут взаимодействовать и объединяться в комплексные градиенты и прямодействующие экологические факторы. Например, повышение интенсивности выпаса вызывает уплотнение почвы, а на влажных почвах в степных районах – и их засоление за счет усиления капиллярного подъема воды, несущей соли к поверхности почвы. Изменение увлажнения влияет на биохимические процессы, протекающие в почве, и на активность различных групп почвенной фауны и микроорганизмов, которые осуществляют гумификацию или минерализацию органического вещества. Изменение температуры почвы также может вызвать цепную реакцию процессов изменения режима увлажнения и физико-химических преобразований.

Интересный вариант комплексного градиента, который связывает воедино такие разные факторы, как свет и почвенные факторы, описал Д. Тилман: при крайней скудности почвенных ресурсов (сухость, низкое содержание элементов питания, высокая концентрация токсичных солей) растения не испытывают недостатка в свете, так как не формируют сомкнутого покрова и потому не затеняют друг друга. При изобилии почвенных ресурсов растения образуют

густые заросли – деревья в дубово-липовом или буковом лесу, тростник в низовьях рек субаридной зоны, канареечник на богатых прирусловых наилках в поймах рек лесной зоны, и в дефиците оказывается свет. Этот градиент будет рассмотрен в разд. 6.2.1.

Комплексные градиенты, которые влияют на состав и структуру экосистем в большей степени, чем другие, называются *ведущими*. В их составе всегда есть лимитирующий фактор, т. е. условие или ресурс, который находится в минимуме или максимуме и в большей степени, чем другие факторы, влияет на состояние организмов, популяций или видовой состав экосистемы.

### Контрольные вопросы

1. Что такое «комплексный градиент»?
2. Приведите примеры комплексных градиентов, формируемых прямым и косвенным факторами.
3. Расскажите о комплексном градиенте, описанном Д. Тилманом.

## ГЛАВА 3. СРЕДЫ ЖИЗНИ

Экологические факторы формируют среды жизни – водную, наземно-воздушную, почвенную. Кроме того, для многих организмов средой жизни являются другие организмы.

### 3.1. Водная среда жизни

Водой покрыто более 70% поверхности планеты. Это самая древняя среда, в которой жизнь возникла и долго эволюционировала до того момента, как первые организмы появились на суше. По химическому составу водной среды жизни различаются два ее главных варианта: пресноводная и морская среды.

#### 3.1.1. Общая экологическая характеристика

Специфику водной среды обуславливает в первую очередь ее высокая плотность, которая выше плотности воздуха в 800 раз. И давление на населяющие ее организмы также много выше, чем в наземных условиях: на каждый 10 м глубины оно возрастает на 1 атм.

**Свет.** Основу биологической продукции большинства водных экосистем составляют автотрофы, использующие солнечный

свет, пробивающийся через толщу воды. Возможности «пробивания» этой толщи определяется прозрачностью воды. В прозрачной воде океана в зависимости от угла падения солнечного света автотрофная жизнь возможна до глубины 200 м в тропиках и 50 м в высоких широтах (например, в морях Северного Ледовитого океана). В сильно взмученных пресноводных водоемах слой, заселенный автотрофами (его называют *фотическим*), может составлять всего несколько десятков сантиметров.

Прозрачность воды определяется несложным прибором – диском Секки, который представляет собой окрашенный в белый цвет круг диаметром 20 см. О степени прозрачности воды судят по глубине, на которой диск становится не различимым.

При прохождении через толщу воды спектральный состав света меняется. Наиболее активно поглощается водой красная часть спектра света, сине-зеленые лучи проникают значительно глубже. Сумерки океана, сгущающиеся с глубиной, вначале имеют зеленый, затем голубой, синий, сине-фиолетовый цвет, и, наконец, сменяются полным мраком. От спектрального состава света зависит и автотрофное население. С глубиной сменяют друг друга зеленые, бурые и красные водоросли, специализированные на улавливание света с разной длиной волны. Также закономерно меняется с глубиной и окраска животных. Наиболее ярко и разнообразно окрашены обитатели прибрежий, многие глубинные организмы вообще не имеют пигментов. В сумеречной зоне много организмов, окрашенных в красный цвет, который является дополнительным к сине-фиолетовому цвету этих глубин. Это позволяет животным скрываться от врагов, так как их красный цвет в сине-фиолетовых лучах хищники воспринимают как черный. Красная окраска характерна для таких животных сумеречной зоны, как морской окунь, красный коралл, различные ракообразные.

**Химический состав.** Важнейшей характеристикой воды является ее химический состав – содержание солей (в том числе биогенов), газов, ионов водорода (рН). По концентрации биогенов, особенно фосфора и азота, водоемы разделяются на олиготрофные, мезотрофные и эвтрофные. При повышении содержания биогенов, скажем, при загрязнении водоема стоками, происходит процесс эвтрофикации водных экосистем (см. 14.3.6).

Содержание кислорода в воде примерно в 20 раз ниже, чем в атмосфере, и составляет 6-8 мл/л. Оно снижается при повышении температуры, а также в стоячих водоемах в зимнее время, когда вода изолирована от атмосферы слоем льда. Снижение концентрации кислорода может стать причиной гибели многих обитателей водных экосистем, исключая особо устойчивые к дефициту кислорода виды, подобные карасю или линю, которые могут жить даже при снижении содержания кислорода до 0,5 мл/л.

Содержание углекислого газа в воде, напротив, выше, чем в атмосфере. В морской воде его может содержаться до 40-50 мл/л, что примерно в 150 раз выше, чем в атмосфере. Потребление углекислого газа фитопланктоном при интенсивном фотосинтезе не превышает 0,5 мл/л в сутки.

Концентрация ионов водорода в воде (рН) может меняться в пределах 3,7-7,8. Нейтральными считаются воды с рН от 6,45 до 7,3. Как уже отмечалось, с понижением рН биоразнообразие организмов, населяющих водную среду, быстро убывает. Речной рак, многие виды моллюсков гибнут при рН ниже 6, окунь и щука могут выдержать рН до 5, угорь и голец выживают при понижении рН до 5-4,4. В более кислых водах сохраняются лишь некоторые виды зоопланктона и фитопланктона. Кислотные дожди, связанные с выбросами в атмосферу больших количеств оксидов серы и азота промышленными предприятиями, стали причиной подкисления вод озер Европы и США и резкого обеднения их биологического разнообразия.

**Особенности водной среды океанов.** За исключением внутренних морей (по существу, крупных озер – Каспийского, Аральского) экосистемы океанов сообщаются между собой. Средняя глубина океана составляет 3700 м, причем жизнь обнаруживается во всей глубине, безжизненных зон в океане нет. Химический состав морской воды включает 4 основных катиона (натрий, магний, кальций, калий) и 5 анионов (хлорид, сульфат, бикарбонат, карбонат, бромид).

В прибрежной (ее называют неретической) зоне океанов некоторую роль играют элементы минерального питания, поступающие с суши. Однако на подавляющей площади открытого океана экосистемы функционируют только за счет углерода и азота, которые усваиваются из атмосферы. Круговороты веществ

в них не привязаны к определенной территории: вещества могут переноситься морскими течениями на очень большие расстояния.

### 3.1.2. Гидробионты

За счет сравнительной выравненности условий водной среды («вода всегда мокрая») разнообразие организмов в этой среде много ниже, чем на суше. Лишь каждый десятый вид царства растений связан с водной средой, разнообразие водных животных несколько выше. Общее соотношение числа видов «вода/суша» – около 1:5.

Население водной среды жизни (гидробионты) разделяется на следующие группы.

**Планктон.** Это «парящие» организмы, среди которых одноклеточные и колониальные водоросли, бактерии, цианобактерии, простейшие, медузы, сифонофоры, гребневика, различные ракообразные, а также личинки донных животных, икра и мальки рыб. «Парение» таких организмов достигается за счет приспособлений, повышающих их плавучесть: увеличение поверхности, уменьшение плотности за счет накопления в клетках жиров и пузырьков газов. Фитопланктон не способен к активному перемещению, но виды зоопланктона осуществляют вертикальные миграции в течение суток. Они рассредоточиваются в толще воды в светлое время суток и концентрируются у поверхности в сумерки (см. 14.2.1).

Как разновидность планктона рассматривается нейстон, который включает животных, обитающих на поверхностной пленке воды на границе с воздушной средой. Организмы нейстона подвижны.

**Нектон.** Животные, способные к активному перемещению в толще воды, – рыбы, дельфины, кальмары и др. Способность к быстрому плаванию достигается за счет обтекаемой формы тела и развитой мускулатуры. Кальмары используют «реактивный двигатель» и перемещаются за счет выбрасывания потока жидкости. Поскольку большая часть морского нектона обитает в сумеречной и темной зоне, зрительная ориентация для этих организмов не играет большой роли. Они обладают способностью к ориентации на звук (он распространяется в воде быстрее, чем в воздухе). Некоторые организмы ориентируются при помощи эхолокации – восприятия отраженных звуковых волн (китообразные). Многие организмы воспринимают отраженные электрические

импульсы (известно около 300 видов рыб, способных генерировать электричество).

**Бентос.** Разнообразное население дна пресноводных и морских водоемов. В нем преобладают животные, питающиеся мертвым органическим веществом, и бактерии, разрушающие мертвое органическое вещество до минеральных соединений, повторно вовлекаемых в круговорот. В состав бентоса могут входить и автотрофы: в пресных водах – харовые водоросли, в морских – бурые водоросли.

В пресноводных экосистемах, кроме того, большую роль играют высшие растения-гидрофиты (макрофиты, в отличие от водорослей – микрофитов). Макрофиты прикрепляются корнями к дну (реже – не укореняются, например, ряска, телорез и др.), а их фотосинтезирующие части расположены в толще воды (рдесты), на поверхности (кубышка, кувшинка) или над поверхностью (лотос) воды. Макрофиты имеют целый комплекс приспособлений к жизни в водной среде, главное из которых – замена проводящей системы воздухоносной тканью – аэренхимой.

Среди животных-гидробионтов есть организмы с различным типом питания, но особую роль играют фильтраторы, которые прогоняют через систему специальных приспособлений значительный объем воды и извлекают из него организмы планктона и частицы мертвого органического вещества. Именно фильтраторы являются самыми главными участниками круговорота веществ в водной среде. Их способность к очищению воды очень велика. Так, поселение мидий на одном квадратном метре каменистого дна способны за сутки профильтровать 150-300 л воды, а многие виды дафний в пересчете на одну особь за то же время способны очистить до 1,5 л воды. Фильтрационный тип питания очень экономичен, так как не требует затрат энергии на поиск пищи.

Особая группа гидробионтов – население пересыхающих водоемов, возникающих после разлива рек в поймах, блюдцеобразных понижениях в степях (степные поды), где после дождей или таяния снега скапливается вода, и т.д. Главная особенность этих гидробионтов – их эфемерность, т.е. способность за короткое время давать многочисленное потомство и после этого впадать в состояние покоя для перенесения период пересыхания водоема. Некоторые организмы переживают неблагоприятный период, за-

рываясь в ил (в том числе и некоторые виды рыб, например, вьюн, африканский протоптерус или южноамериканской лепидосирен). Закапываются в грунт и некоторые виды беспозвоночных – щитни, планарии, малощетинковые черви и др. Мелкие беспозвоночные образуют цисты или яйца с плотными покровами или способны переносить неблагоприятный период в состоянии полного обезвоживания – коловратки, тихоходки и др.

### **Контрольные вопросы**

1. Расскажите об основных особенностях водной среды жизни.
2. Каков химический состав морской воды?
3. Расскажите об основных группах гидробионтов.

## **3.2. Наземно-воздушная среда жизни**

Наземно-воздушная среда – самая сложная и разнообразная по экологическим условиям. Именно поэтому так разнообразны обитающие в ней организмы, которые адаптировались к этим условиям.

### **3.2.1. Общая экологическая характеристика**

Условия жизни в наземно-воздушной среде зависят от свойств воздуха, рельефа и характера почвы, которая одновременно является и самостоятельной средой жизни. Основная особенность воздуха – его низкая плотность, что обуславливает сравнительно низкое давление атмосферы на организмы. На равнине на уровне моря оно составляет 760 мм ртутного столба, и при подъеме в горы этот показатель постепенно снижается. На высоте 5600 м атмосферное давление ниже 400 мм. Невысокое атмосферное давление компенсируется действием гравитационных сил, для преодоления которых организмам приходится затрачивать значительную энергию. Воздух – подвижная среда, воздушные массы перемещаются по горизонтали (ветер) и по вертикали – конвекционные потоки.

Воздух прозрачен, и потому солнечный свет легко достигает открытых поверхностей суши, его количество не лимитирует процесса фотосинтеза. Воздух является плохим теплоизолятором

и обладает низкой теплоемкостью, поэтому температура воздуха меняется в несравненно более широких пределах, чем температура других жизненных сред – воды, почвы, организмов.

Газовый состав воздуха в приземном слое атмосферы довольно однороден: доля азота составляет 78,1 %, кислорода – 21,0, аргона – 0,9, углекислого газа – 0,035 %. Под влиянием хозяйственной деятельности человека повышается концентрация углекислого газа и в состав атмосферы попадает значительное количество других газообразных, капельно-жидких и твердых (пылевых) частиц.

Кислород не является фактором, лимитирующим жизнь в наземновоздушной среде, лишь местами возможен временный его дефицит (например, при разложении растительных остатков). Не лимитирует жизнедеятельность организмов и концентрация углекислого газа, хотя при отсутствии ветра в центре больших городов содержание углекислого газа может увеличиваться в десятки раз. Повышенное содержание углекислого газа возможно в зонах вулканической активности и возле термальных источников и других подземных выходов этого газа. При высоких концентрациях углекислый газ токсичен, однако его токсичные концентрации наблюдаются крайне редко.

Важную экологическую роль играют водяные пары, содержащиеся в воздухе. Этот фактор взаимодействует с температурой. В пустынях пары воды в атмосфере могут быть и ресурсом.

Рельеф является важнейшим косвенным фактором-условием, от которого зависит температурный режим воздуха (влияние экспозиции и высоты над уровнем моря), характер горизонтального перемещения воздушных масс. Он влияет на характер почв и соответственно на режим обеспечения влагой и элементами минерального питания растений.

### 3.2.2. Особенности организмов

Воздух отличается значительно более низкой плотностью по сравнению с водой. По этой причине освоение воздушной среды, которое произошло много позже, чем зарождение жизни и ее развитие в водной среде, сопровождалось усилением развития механических тканей, позволившим организмам противостоять действию закона всемирного тяготения и ветра (скелет у позвоночных

животных, хитиновые панцири у насекомых, склеренхима у растений). В условиях только воздушной среды ни один организм постоянно жить не может, и потому даже лучшие «летуны» (птицы и насекомые) должны периодически опускаться на землю. Перемещение организмов по воздуху возможно за счет специальных приспособлений – крыльев у птиц, насекомых, некоторых видов млекопитающих и даже рыб, парашютики и крылышки у семян, воздушные мешки у пыльцы хвойных и т.д.

Воздух – плохой проводник тепла, и потому именно в воздушной среде на суше возникли эндотермные (теплокровные) животные, которым легче сохранить тепло, чем эктотермным обитателям водной среды. Для теплокровных водных животных, включая гигантов-китов, водная среда вторична, предки этих животных когда-то жили на суше.

Для жизни в воздушной среде потребовались более сложные механизмы размножения, которые исключали бы риск высыхания половых клеток (многоклеточные антеридии и архегонии, а затем семязачатки и завязи у растений, внутреннее оплодотворение у животных, яйца с плотной оболочкой у птиц, пресмыкающихся и др.).

В целом возможностей для формирования разнообразных сочетаний факторов в условиях наземно-воздушной среды много больше, чем водной. Именно в этой среде особенно ярко проявляются различия климата разных районов (и на разных высотах над уровнем моря в пределах одного района). Поэтому, как уже отмечалось, разнообразие наземных организмов много выше, чем водных.

Благодаря потокам воздуха, возможно пассивное перенесение организмов, которые формируют аэропланктон. В состав аэропланктона входят пыльца растений, споры грибов, микроскопические клещи и др. Более 10% семенных растений являются ветроопыляемыми, в том числе злаки, которые играют большую роль в формировании растительности степей, саванн и лугов, и голосеменные, доминирующие в тайге. Пассивно переносятся воздушными потоками и семена анемохорных растений, которые обладают специальными «летательными аппаратами».

Обитатели суши обладают самым высоким разнообразием по систематическому составу, экологическим группам (см. 4.2), жизненным формам (см. разд. 5.3.7), стратегиям жизни (см. гл. 8).

## Контрольные вопросы

1. Расскажите об особенностях наземно-воздушной среды жизни
2. Какие признаки организмов связаны с переходом из водной среды жизни в наземно-воздушную?
3. Почему биологическое разнообразие в наземно-воздушной среде выше, чем в водной?

### 3.3. Почвенная среда жизни

Большая часть суши покрыта тонким слоем (по сравнению с толщиной земной коры) почвы, названной В.И.Вернадским биокосным телом. Почва представляет собой сложный многослойный «пирог» из горизонтов с разными свойствами, причем состав и толщина «пирога» в разных зонах различны. Общеизвестны зональный (от подзолов и серых лесных до черноземов, каштановых и бурых почв) и гидрогенный (от влажно-луговых до болотно-торфянистых) ряды почв. В южных районах почвы могут быть, кроме того, засолены. У солончаковатых почв засолен поверхностный слой, у солонцов соли накапливаются в глубине почвы.

#### 3.3.1. Общая экологическая характеристика

Любая почва представляет собой многофазную систему, в составе которой:

- минеральные частицы – от тончайшего ила до песка и гравия;
- органическое вещество – от тел только что умерших животных и отмерших корней растений до гумуса, в котором это органическое вещество подверглось сложной химической переработке;
- газовая (воздушная) фаза, характер которой во многом определяется физическими свойствами почвы – ее структурой и соответственно плотностью и порозностью. Газовая фаза почвы всегда обогащена углекислым газом и парами воды и может быть обеднена кислородом, что сближает условия жизни в почве с водной средой. Состав воздуха меняется с глубиной почвы: происходит уменьшение количества кислорода и увеличение количества углекислого газа. Вследствие разложения органических веществ в почве может повышаться концентрация аммиака, сероводорода, метана и других токсичных газов. При затоплении почвы

и интенсивном разложении органических веществ могут формироваться анаэробные условия;

– водная фаза. Вода в почве также может содержаться в разных количествах (от избытка до крайнего дефицита) и в разных качествах, быть гравитационной – свободно перемещающейся по капиллярам и наиболее доступной для корней растений и животных организмов, гигроскопической – входящей в состав коллоидных частиц, и газовой – в форме пара.

Колебания температуры отмечаются только в приповерхностных слоях почвы, при этом они могут быть даже более выражены, чем в приземном слое воздуха. Однако в глубоких слоях почвы, особенно глубже 1,5 м, колебаний температуры уже практически нет.

Многофазность почв делает их среду наиболее насыщенной жизнью. В почвах сконцентрирована основная биомасса животных, бактерий, грибов, в ней расположены корни растений, живущих в наземно-воздушной среде, но извлекающих из почвы воду с элементами питания и поставляющие в «темный мир» почвы органическое вещество, накопленное в процессе фотосинтеза на свету. Почва – это главный «цех по переработке» органического вещества, через нее протекает до 90% углерода, возвращаемого в атмосферу.

В целом почвенная среда жизни представляет собой переход от водной к наземно-воздушной, что позволило М.С. Гилярову сформулировать гипотезу о выходе организмов из водной среды на сушу через почвенную среду. Этот путь был, видимо, основным для членистоногих, которые через стадию обитания в почве смогли завоевать наземно-воздушную среду жизни.

### 3.3.2. Обитатели почвы

Биологическое разнообразие в почвенной среде жизни высокое. В среднем на  $1 \text{ м}^2$  почвенного слоя приходится более 100 млрд клеток простейших, миллионы коловраток и тихоходок, десятки миллионов нематод, десятки и сотни тысяч клещей и коллембол, тысячи других членистоногих, десятки тысяч энхитреид, десятки и сотни дождевых червей, моллюсков и прочих беспозвоночных. Кроме того,  $1 \text{ см}^3$  почвы содержит десятки и сотни миллионов бактерий, микроскопических грибов, актиномицетов и других микроорганизмов. В освещенных поверхностных слоях в каждом грамме обитают сотни тысяч фотосинтези-

рующих клеток зеленых, желто-зеленых, диатомовых водорослей и цианобактерий (Чернова, Былова, 2004).

Животные почвы являются объектом исследования специальной науки – почвенной зоологии. В составе почвенной фауны выделяют следующие группы:

– микрофауна. К этой группе относятся простейшие, коллатриды, тихоходки, нематоды и прочая «мелюзга», размер которых составляет микроны. По существу это водные организмы, которые обитают в системе «микроводоемов». Большинство этих животных обитает и в настоящих водоемах, однако почвенные формы имеют меньшие размеры и обладают приспособлениями для переживания периодов пересыхания;

– мезофауна. Животные этой группы имеют размер до 2 мм. Это – членистоногие, в основном клещи, коллемболы, протурсы, двухвостки. Специальных приспособлений к рытью у них нет, и потому они ползают по стенкам почвенных полостей. От высыхания почвы эти животные спасаются перемещением вглубь. Как и представители микрофауны, эти организмы хорошо переносят промерзание почвы;

– макрофауна. К этой группе относят животных, размер которых колеблется в пределах от 2 до 20 мм. Это – личинки насекомых, многоножки, дождевые черви и др. Они способны активно перемещаться, раздвигая частицы почвы или прокладывая новые ходы;

– мегафауна. Это крупные землерои, в основном из числа млекопитающих (кроты, слепыши). К ним близки «временные» обитатели почвы, которые роют в ней норы – суслики, сурки, тушканчики, кролики, барсуки и др.

### **Контрольные вопросы**

1. Расскажите об особенностях почвенной среды жизни.
2. С чем связано высокое биологическое разнообразие почвенной среды жизни?
3. Какие размерные группы организмов различаются в почвенной среде жизни?

### **3.4. Организмы как среда жизни**

Нет ни одного вида многоклеточных организмов, который не был бы заселен другими организмами, и в первую очередь, паразитами. Разные организмы и разные их органы, ткани и клетки

имеют свою специфику как среды жизни и свое паразитарное население, которое в разной степени опасно для хозяина, представившего им «жилплощадь со столом».

Организмы как среду жизни, кроме паразитов, могут использовать многие виды, которые полезны организму-хозяину, т.е. находятся с ним в отношениях взаимовыгодного сотрудничества – мутуализма (см. 6.4).

### 3.4.1. Общая характеристика условий среды

Общими особенностями этой среды жизни являются – стабильность условий обитания и практически не ограниченные ресурсы пищи.

В разных частях многоклеточных организмов для паразитов складываются различные условия. По этой причине разные виды паразитов специализированы для заселения разных органов и тканей.

В большинстве случаев хозяин, который заселен паразитами, не является беспомощным перед «квартирантами». Паразитам приходится преодолевать неблагоприятные условия, формируемые в результате защитных реакций хозяев (см. 6.3.3). По этой причине лучшая среда жизни для многих паразитов – это старые ослабленные особи хозяев.

Кроме того, жизнь паразитов часто осложняется недостатком кислорода (лишь часть паразитов – анаэробы) и ограниченностью пространства (особенно у внутриклеточных паразитов), а также трудностями распространения паразитов из одного организма-хозяина в другой.

### 3.4.2. Разнообразие организмов-квартирантов

Паразитов больше всего среди микроорганизмов и относительно примитивных многоклеточных, а подверженность заражению паразитами наиболее высока у позвоночных животных и цветковых растений. Различаются следующие группы паразитов.

*Биотрофы и некротрофы.* Биотрофы всю жизнь питаются за счет живого хозяина, а некротрофы губят его (или часть его тела, например, лист растения) и завершают свою биографию как детритофаги. Пример некротрофов – население плодовых тел грибов. Как указывает И. Хански (2010), в этих микроместообитаниях только в Европе выявлено более 1 тыс. видов насекомых (о послед-

ствиях их деятельности знает любой грибник). В плодовых телах пластинчатых грибов, например сыроежках, которые живут недолго, обитают в основном личинки мух, а в более долго живущих плодовых телах трубчатых грибов (боровиках, подосиновиках, масленках и др.) – личинки жуков. Большинство «грибоедов» – полифаги, способные жить в плодовых телах разных видов грибов.

*Микропаразиты и макропаразиты.* Различаются по размерам. К микропаразитам относятся вирусы, бактерии, микроскопические грибы и простейшие, к макропаразитам – все прочие. Среди макропаразитов есть и гиганты, которые за счет обильной пищи могут достигать огромных размеров. Так, некоторые плоские черви (бычий и свиной солитеры) достигают длины 8-12 м. Инфузории, которые при жизни «на свободе» имеют размеры 50-100 мкм, при паразитарном образе жизни могут достигать размера 500 мкм и даже 2-3 мм.

*Истинные паразиты и паразитоиды.* Истинные паразиты всю свою жизнь питаются за счет организма-хозяина (или нескольких хозяев, если в течение жизненного цикла переселяются из организма одного вида в другой). Паразитоиды (как правило, насекомые) на определенных стадиях жизненного цикла ведут свободный образ жизни (питаются как фитофаги или зоофаги). После этого они откладывают яйца в тело организма-хозяина, в котором паразитируют личинки. Паразитоиды представляют переход к хищникам. Насекомые-паразитоиды (трихограмма, теленомус-наездник и др.) используются для биологического метода контроля насекомых-вредителей в сельском хозяйстве.

*Эндотрофные и эктотрофные паразиты.* Эндотрофные паразиты живут внутри организма-хозяина (глисты в кишечнике позвоночных, стеблевые нематоды в стеблях хлебных злаков), а эктотрофные – на поверхности организма-хозяина (блохи, вши, клещи, ржавчинные грибы и др.). Особый случай эктотрофного паразитизма – образ жизни карликовых самцов глубоководных удильщиков, которые внедряются острыми зубами в тело самки, после чего тела хозяина и паразита сливаются воедино (объединяются даже кровеносные системы). Тело самки в 13 раз больше тела самца. Экологический смысл этой адаптации заключается в повышении вероятности оплодотворения. Удильщики живут в полной темноте и иные варианты поиска «спутника жизни» реализовать крайне сложно.

*Суперпаразиты* – «паразиты паразитов». Существуют суперпаразиты от первого до четвертого порядка (их можно представить в виде матрешки), верхний уровень представлен бактериями или вирусами. В этом случае из паразитов формируется пищевая цепь. Эту матрешку очень точно описал Дж. Свифт:

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*.

Различаются группы паразитов и по сложности жизненного цикла. Одни виды паразитов передаются при непосредственном контакте особей хозяина (например, вирусы и бактерии, вызывающие болезни человека). Другие паразиты, перед заражением основного хозяина, в теле которого они образуют потомство, проходят через один или несколько видов промежуточных хозяев (например, широкий лентец – паразит человека, но в течение жизненного цикла он проходит через стадии жизни в рачках-циклопах и рыбах).

Существует некоторое количество видов растений-паразитов, например заразиха и повилика, которые встречаются в средней полосе России. В тропических лесах обитает растение-паразит с гигантскими цветками раффлезия. Они утратили способность к фотосинтезу и питаются за счет растений-хозяев, с которыми связаны присосками.

И, наконец, кроме паразитов существуют еще и полупаразиты. Значительное число видов растений (в средней полосе в первую очередь из семейства норичниковых) сочетает автотрофное питание и паразитирование на корнях растений-хозяев. Полупаразитом является омела, живущая на ветвях деревьев. При этом если каждый вид растений-паразитов (из семейств заразиховых, повиликовых и др.) имеет своего «персонального» хозяина, то число видов-хозяев для одного вида полупаразита исчисляется десятками и сотнями. В этом случае нет необходимости в тонком подстраивании метаболизма хозяина и полупаразита, как при абсолютном паразитизме, полупаразит получает от растения-хозяина только неспецифические элементы питания.

Среди полупаразитов есть виды, наносящие вред хозяйству человека. Например, погремки (*Rhinanthus*), которые могут быть обильными в луговых сообществах, что снижает их урожайность

в 2-3 раза. Причем, погромок не поедается сельскохозяйственными животными ни на пастбище, ни в сене и ядовит.

В заключение приведем табл. 6, в которой сопоставлены особенности рассмотренных сред жизни.

Таблица 6

Сравнение сред жизни

Характеристика	Среды жизни			
	Водная	Почвенная	Наземно-воздушная	Организменная
Плотность	Высокая	Сравнительно высокая	Низкая	Высокая
Разнообразие экологических условий	Низкое	Умеренно-высокое	Высокое	Очень низкое
Лимитирующие факторы	Кислород, ЭМП, свет, токсичные соли, рН, давление водяного столба	Вода, ЭМП, токсичные соли, кислород, рН	Вода, ЭМП, температура, гравитация	Иммунный ответ хозяина
Биологическое разнообразие	Невысокое	Высокое	Высокое	Очень высокое
Роль в биосфере и экосистемах	1/3 ПБП, основной участник круговорота воды	Пул ЭМП, блок редуцентов в круговороте биогенов	2/3 ПБП, основной участник круговорота углерода	Регулирование плотности популяций автотрофов и гетеротрофов

Примечание: ПБП – первичная биологическая продукция; ЭМП – элементы минерального питания.

## Контрольные вопросы

1. В чем заключаются особенности организменной среды жизни?
2. Расскажите об основных группах паразитов.
3. Чем отличаются растения-паразиты от растений-полупаразитов.

## Темы докладов на семинарских занятиях

1. Главные комплексные градиенты в конкретном регионе (где живет студент).
2. Свет как фактор-ресурс.
3. Вода как незаменимый фактор жизни организмов.
4. Макро- и микроэлементы в питании растений и животных.
5. Организмы как пищевые ресурсы.
6. Температура как экологический фактор.
7. Характеристика температурного режима конкретного региона (где живет студент).
8. Засоление воды и почвы как экологические факторы.
9. Экологическая роль горизонтального и вертикального перемещения водных масс.
10. Экологическое значение загрязняющих веществ в конкретном регионе (где живет студент).
11. Сравнение водной и наземно-воздушной сред жизни.
12. Сравнение водной и почвенной сред жизни.

## ГЛАВА 4. ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ АУТЭКОЛОГИИ

В любой таксономической группе (среди насекомых, ракообразных, мхов, голосеменных и др.) виды разнообразны по требованиям к условиям среды и по способности переносить неблагоприятные условия. Тем не менее, есть несколько экологических правил – принципов аутэкологии, которые имеют всеобщий характер, хотя из этих правил всегда возможны исключения.

### 4.1. Принцип экологического оптимума

На градиенте любого экологического фактора распространение вида ограничено пределами толерантности, за которыми организм существовать не может (рис. 4). Между этими пределами

есть отрезок, на котором условия для конкретного вида наиболее благоприятны и потому формируются самая большая биомасса и высокая плотность популяции. Это его экологический оптимум. Слева и справа от оптимума условия для жизни вида менее благоприятны. Это зоны пессимума, т.е. угнетения организмов, когда падает плотность популяции и вид становится наиболее уязвимым к действию неблагоприятных экологических факторов (включая и влияние человека).

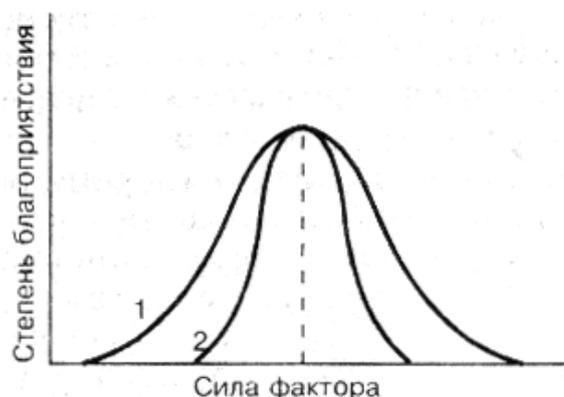


**Рис. 4. Схема распределения вида на градиенте среды**  
 (1 – степень благоприятствования условий среды для организма,  
 2 – величина энергозатрат на поддержание жизнедеятельности)

В зоне оптимума жизнь организма наиболее комфортна, и он затрачивает на ее поддержание минимальное количество энергии. В зонах пессимума для поддержания жизнедеятельности приходится тратить энергии много больше и включать специальные «механизмы выживания». Например, для согревания в холоде теплокровные животные затрачивают энергию, накопленную в жировых тканях. Растения в условиях пессимума затрачивают значительную часть продуктов фотосинтеза на дыхание и медленно растут.

Симметричная колоколовидная кривая, показанная на рис. 4, является достаточно схематизированным приближением к реальной картине отношений видов к факторам среды. Часто распределения видов имеют асимметричный характер, т.е. кривая распределения более пологая с одной стороны и более крутая – с другой. Кроме того, иногда распределения могут быть двухвершинными или даже многовершинными, так как на некоторых отрезках градиента вид может быть подавлен более сильными конкурентами.

Разные виды имеют разные амплитуды распределения по градиентам факторов среды. Виды с узкой амплитудой называются *стенобионтами*, с широкой – *эврибионтами* (рис. 5).



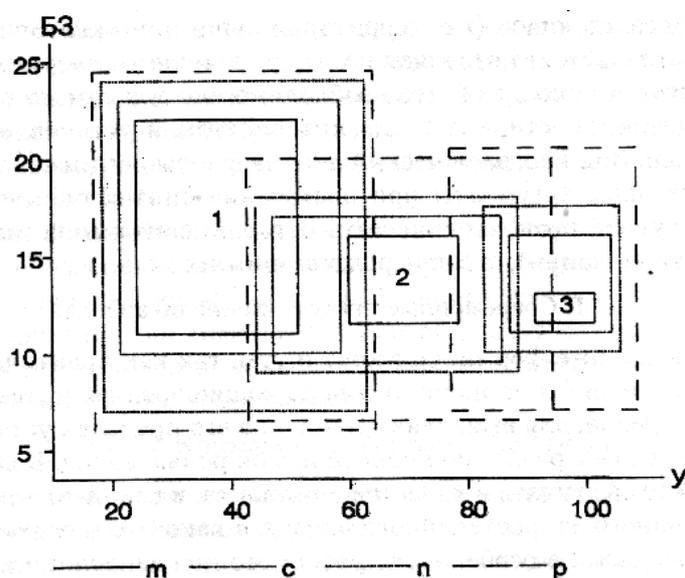
**Рис. 5. Варианты отношения видов к факторам среды**  
1 – эврибионтный вид, 2 – стенобионтный вид

Диапазон распределения вида по факторам среды иногда называют *экологической валентностью*, которая максимальна у эврибионтных и минимальна у стенобионтных видов. Так, стенотермные и эвритермные организмы – это виды соответственно неустойчивые и устойчивые к колебаниям температуры. Пример стенотермности в животном мире – веслоногий рачок *Copilla mirabile*, который не выдерживает изменений температуры за пределами 23-29°С (Шилов, 1998). Стенотермными являются деревья тропического леса, которые выдерживают колебания температуры в интервале 5-8°С. Классический пример эвритермности – лиственница Гмелина (*Larix gmelinii*), которая в Якутии выдерживает колебания температуры от плюс 30 до минус 70°С. Большинство видов деревьев средней полосы Европы выдерживает колебания температуры в пределах 60°С. Эта эвритермность во многом связана со способностью деревьев переживать холодное время года в состоянии покоя (при сбрасывании листьев). К эвритермным относятся многие насекомые (муравьи, жуки-ксилофаги и др.).

Отношение видов к факторам среды может меняться в разных возрастных фазах организма, причем возможна ситуация, когда более устойчивы «взрослые» и менее устойчивы «дети», и наоборот. Так, для развития личинок крабов из рода *Portunus* и многих других морских животных необходима «стандартная» морская вода, но взрослые особи могут обитать в солоноватой и даже пресной воде. Морские желуды баянусы более устойчивы во взрослом состоянии и могут пере-

носить температуры от 0° до 40° С, но расселение личинок возможно только в узком диапазоне температур, не превышающем 15° С. У бабочек, напротив, гусеницы несравненно более устойчивы к неблагоприятным факторам, чем взрослые особи (имаго). Гусениц опускали в жидкий гелий (–271° С), и они после оттаивания продолжали расти, но бабочки такого охлаждения не выдерживают. Периоды жизненного цикла, когда организмы особенно чувствительны к действию неблагоприятных условий среды, называются критическими.

Большой опыт изучения отношения видов к разным факторам среды накоплен ботаниками. Они определяли диапазоны распределения видов по отношению к увлажнению, богатству почвы элементами минерального питания, интенсивности пастбищной нагрузки и т.д. с целью последующей оценки характера экотопов по составу видов растительных сообществ. На рис. 6 показаны экологические ареалы трех видов растений разной экологии, связанных с сухими местообитаниями – типчака (*Festuca valesiaca*), условиями умеренного увлажнения – овсяницы луговой (*Festuca pratensis*) и переувлажненными почвами – осоки лисьей (*Carex vulpina*).



**Рис. 6. Экологические ареалы трех видов растений по отношению к факторам увлажнения (У) и богатства почвы элементами минерального питания (БЗ; по Раменскому и др., 1956).**

Градации проективного покрытия: m – более 8%, c – 8-2,5%, n – 2,4-0,3%, p – 0,2-0,1%; 1 – *Festuca valesiaca*, 2 – *Festuca pratensis*, 3 – *Carex vulpina*.

Рисунок иллюстрирует общеизвестные экологические закономерности:

– при уменьшении обилия расширяется экологическая амплитуда вида;

– кривые распределения видов по градиентам факторов среды могут налагаться друг на друга при невысоком обилии, но оказываются разомкнутыми при высоком обилии.

### **Контрольные вопросы**

1. На какие градации делится градиент фактора среды между пределами толерантности вида?

2. Какие формы может иметь кривая распределения вида на градиенте экологического фактора?

3. Приведите примеры стенобионтных и эврибионтных видов.

4. Что такое экологическая валентность?

### **4.2. Принцип индивидуальности экологии видов и экологические группы**

Каждый вид индивидуально распределяется по экологическим факторам, кривые распределений разных видов перекрываются, но их оптимумы различаются. По этой причине при изменении условий среды в пространстве (например, от сухой вершины холма к влажному лугу) или во времени (при пересыхании озера, при усилении выпаса, при зарастании скал) состав экосистем изменяется постепенно. Известный российский эколог Л.Г. Раменский сформулировал этот закон образно: «Виды – это не рота солдат, марширующих в ногу».

Индивидуальность экологии видов – это то свойство, которое «крайне неудобно» для практического использования данных о связи видов и условий среды. По этой причине для удобства использования в практике (т.е. из прагматических соображений) знание об индивидуальных особенностях видов упрощается (редуцируется) до системы экологических групп. Такие группы объединяют не тождественные по экологии виды, а виды с близким отношением к одному или нескольким факторам среды.

Для выделения экологических групп градиент среды разбивается на некоторое число классов, и к одной экологической группе относятся виды, которые имеют зоны оптимума в этом классе.

Количество классов зависит от задачи, которая была поставлена при выделении экологических групп, и полноты знаний о распределении видов по градиенту экологического фактора, и потому экологические группы видов могут быть выделены в более крупном и более мелком масштабе.

Так, например, по отношению к фактору увлажнения почвы все виды растений можно разбить на три группы:

- 1) ксерофиты – виды сухих местообитаний;
- 2) мезофиты – виды нормально увлажненных местообитаний;
- 3) гидрофиты – виды переувлажненных местообитаний.

Однако этот ряд может быть разбит на 5 градаций за счет двух дополнительных переходных групп и тогда примет следующий вид:

- 1) ксерофиты;
- 2) ксеромезофиты;
- 3) мезофиты;
- 4) мезогидрофиты;
- 5) гидрофиты.

При наличии более массового материала о распределении видов вдоль градиентов среды этот ряд может быть увеличен до 8 групп за счет дополнительных переходных групп. Кроме того, наряду с гидрофитами (типичными водными растениями), можно выделить группу гигрофитов – растений переувлажненных почв, которые покрыты водой лишь часть вегетационного сезона или не заливаются вообще, а увлажнены только за счет приближенных к поверхности грунтовых вод.

В этом варианте ряд растений по отношению к фактору увлажнения будет выглядеть как:

- 1) ксерофиты;
- 2) мезоксерофиты;
- 3) ксеромезофиты;
- 4) мезофиты;
- 5) гигромезофиты;
- 6) мезогигрофиты;
- 7) гигрофиты;
- 8) гидрофиты.

Задача выделения экологических групп имеет множество аналогий в практической жизни. К примеру, форма и размер стопы человека индивидуальны, тем не менее, из соображений удобства обувь

шьется по системе размеров. Поскольку разделение любой совокупности индивидуальных объектов на группы противоречит их природе, периодически возникают ситуации, когда трудно определить принадлежность объекта к группе: один размер обуви еще мал, а следующий – уже велик. Условность отнесения видов к экологическим группам еще больше. Решить вопрос о том, к какой группе относится вид – ксеромезофитам или мезоксерофитам, гигромезофитам или мезогигрофитам – часто бывает очень сложно. Кроме того, один и тот же вид в разных природных районах может по-разному относиться к фактору увлажнения.

### **Контрольные вопросы**

1. Кто сформулировал принцип индивидуальности экологии видов?
2. Почему любая система экологических групп видов условна?
3. Приведите примеры экологических групп растений по отношению к фактору увлажнения.

### **4.3. Концепция континуума**

Важным следствием принципа индивидуальности экологии видов является постепенность изменения состава растительных сообществ и экосистем вдоль градиентов среды и во времени (т.е. в ходе сукцессии, см. 14.3). Такие постепенные изменения называются континуумом (непрерывностью). По этой причине конкретные сообщества и экосистемы выделяются так же условно, как и экологические группы видов.

Концепция континуума была сформулирована в начале XX в. независимо двумя учеными – россиянином Л.Г. Раменским и американцем Г. Глисоном (H. Gleason). Во второй половине XX в. наибольший вклад в ее развитие внесли Р. Уиттекер (R. Whittaker), Дж. Кертис (J. Curtis), Р. Макинтош (R. McIntosh) и М. Остин (M. Austin).

Различают континуумы двух типов: экоклин и экотон. Экоклин – это абсолютный континуум, внутри которого на градиенте не выделяются зоны быстрого и медленного изменений видового состава сообществ. Этот тип континуума наблюдается в тех случаях, когда изменение состава сообществ происходит без смены жизненной формы растений, т.е. в пределах одного типа расти-

тельности – луговой, степной или лесной. Пример экоклина приведен на рис. 7, из которого очевидно, что смена состава растительных сообществ на градиенте происходит постепенно и провести границы между сообществами, соответствующими разным условиям засоления почвы, можно только условно.

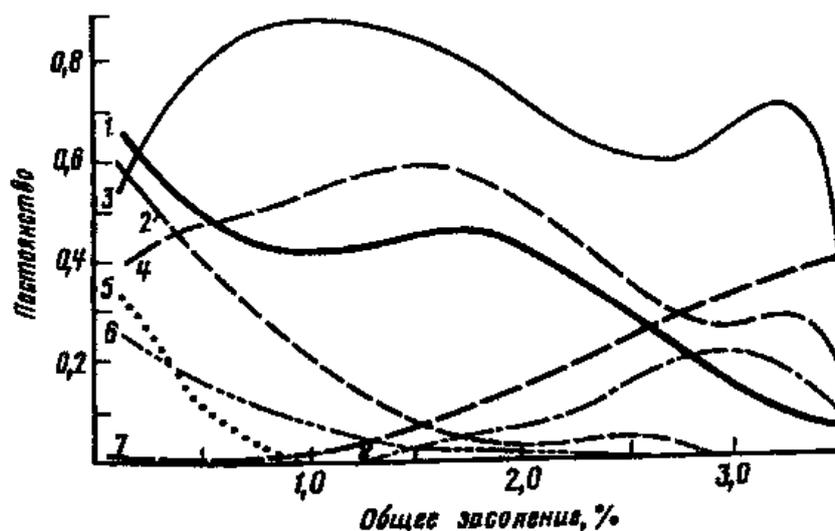
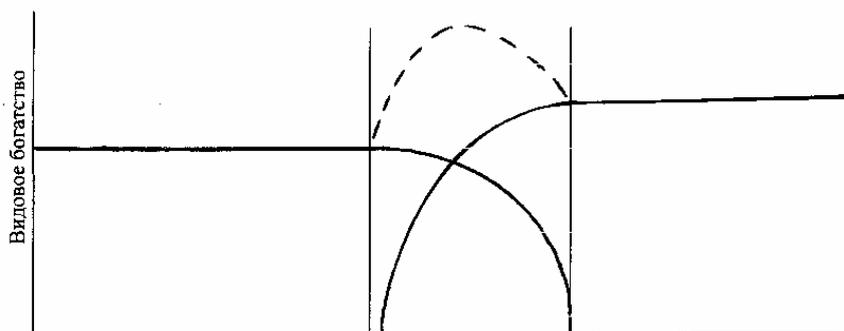


Рис. 7. Экоклин травяной растительности поймы нижней Волги по градиенту общего засоления (по В.Б. Голубу).

- 1 – *Phalaroides arundinacea*, 2 – *Bolboschoenus maritimus*,  
 3 – *Alisma plantago-aquatica*, 4 – *Althaea officinalis*,  
 5 – *Euphorbia borodinii*, 6 – *Argusia sibirica*, 7 – *Atriplex litoralis*,  
 8 – *Tripolium vulgare*.

Экотон – это тип континуума, при котором на градиенте формируются два более или менее однородных сообщества, связанных зоной быстрого и видимого на глаз перехода (рис. 8). При этом за счет наложения видовых комбинаций видов контактирующих сообществ возможен экотонный эффект, т.е. повышение видового богатства. Типичный пример экотона – растительность опушки, т.е. зоны контакта леса и злаковника (луга или степи).



**Рис. 8. Природа экотонного эффекта**  
(сплошные линии – видовые комбинации контактирующих сообществ, пунктир – экотонный эффект)

Аналогичные континуумы типа экоклин и экотон проявляются и в характере изменения гетеротрофной биоты, в первую очередь насекомых и почвенных животных.

Наличие континуума осложняет не только проведение границ между сообществами или экосистемами, но и еще в большей мере – создание классификаций растительных сообществ и соответствующих им типов экосистем. Если на организменном уровне выделение разных таксономических единиц (видов, родов, семейств и т. д.), как правило, проводится по четким морфологическим признакам, то установление типов растительных сообществ и экосистем во многих случаях сопряжено со значительными сложностями.

Классификация растительных сообществ неизбежно упрощает реальную картину пространственных (и временных, если сообщества и экосистемы находятся в состоянии сукцессионных изменений) закономерностей распределения видов по градиентам среды. Типы сообществ (и соответствующих им экосистем) всегда более или менее условны. Они могут выделяться по характеру доминатов (это удобно при классификации лесной растительности) или по группам видов-индикаторов условий среды. Вторым подходом получил название *эколого-флористической классификации* растительных сообществ (его создателем является Ж. Браун-Бланке). Он применим для любой растительности, как лесной, так и травяной или кустарниковой. Выделяемые типы сообществ называются *синтаксонами*, они индицируют определенные варианты условий среды и формирующиеся в них экосисте-

мы. Этот подход, впрочем, не используется для классификации сообществ планктона (и водных экосистем), так как их варианты (типы) выделяются непосредственно по факторам среды (глубина, прозрачность воды, содержание в ней элементов минерального питания, кислорода, рН, соленость воды и т. д.).

К числу закономерностей аутэкологии относится принцип лимитирующих факторов, который был рассмотрен в разд. 2.3.

### **Контрольные вопросы**

1. Объясните содержание принципа индивидуальности экологии вида.
2. Что такое экологические группы видов, с чем связана их условность?
3. Расскажите об истории развития и содержании концепции континуума.
4. Чем отличаются экоклин и экотон?

### **Темы докладов на семинарских занятиях**

1. Для чего и как выделяют экологические группы видов?
2. Концепция континуума: история и значение для экологии.
3. Роль лимитирующих факторов в определении состава биоты экосистем?

## **ГЛАВА 5. АДАПТАЦИИ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ**

Единство организмов с условиями среды их обитания, которое достигается за счет адаптаций (приспособлений), является прописной истиной и составляет основу учения Ч. Дарвина. В этой главе будут рассмотрены общие вопросы природы адаптаций и приведены примеры адаптаций разных организмов к различным условиям среды.

### **5.1. Определение понятия**

*Адаптация* – это приспособление организма к определенным условиям среды, которое достигается за счет комплекса признаков – морфологических, физиологических, поведенческих. В результате адаптаций возникают организмы, приспособленные к различным условиям среды. Адаптациями объясняется различный состав экосистем разных экологических условий.

И.А. Шилов (1998) подчеркивает, что в эволюции крупных таксонов адаптация к лимитирующим факторам определяла наиболее крупные изменения морфологии и физиологии. Так, выход позвоночных животных на сушу был невозможен без преодоления двух лимитирующих факторов – малой плотности среды и низкой влажности. В результате произошла замена «парящей» локомоции на развитие конечностей рычажного типа, способных обеспечить поступательное движение (возникновение «четвероногих») и активный полет птиц.

При выходе растений на сушу эти же лимитирующие факторы привели к возникновению высших растений. В условиях воздушной среды (исключая ту часть растений, которая сохранила связь с водной средой обитания) растения должны были решить комплекс адаптационных задач:

не засохнуть (развить проводящую систему, корневую систему, покровные ткани с устьицами);

не упасть (развить механические ткани, способные противостоять гравитационной силе и ветру);

не умереть с голоду (сформировать мощную листовую поверхность для фотосинтеза и увеличивать всасывание корнями элементов минерального питания за счет симбиоза с грибами и бактериями);

обеспечить условия для размножения – сформировать защищенные от высыхания органы бесполого и полового размножения – многоклеточные спорангии и гаметангии.

Как высшая форма адаптации к жизни в условиях наземной среды возникли семенные растения с «маленьким шедевром эволюции» (А.Л. Тахтаджян) – семенем и объединением спорофита и гаметофита в единый организм.

Адаптации животных к переживанию неблагоприятных условий в целом более разнообразны, чем у растений. Их можно свести к трем основным направлениям:

– уход от неблагоприятных условий (миграция);

– переход в состояние покоя – резкого снижения активности процессов жизнедеятельности;

– развитие приспособлений для жизни в неблагоприятных условиях.

Растения «заякорены», т.е. ведут прикрепленный образ жизни, и потому у них возможны лишь два варианта адаптаций: снижение интенсивности процессов жизнедеятельности в неблагоприятные периоды (сбрасывание листьев, перезимовывание в стадии погребенных в почву органов – луковиц, корневищ, клубней, а также семян и спор, полный криптобиоз у моховидных) или повышение устойчивости к неблагоприятным факторам за счет специальных физиологических механизмов.

Большое разнообразие физиологических механизмов переживания неблагоприятных абиотических (засуха, засоление, дефицит света, холод) и биотических (влияние фитофагов, конкуренция с другими растениями) факторов компенсирует у растений отсутствие способности к миграциям в более благоприятные экологические условия.

Впрочем, наблюдаемые изменения в поведении организмов часто связаны не с адаптациями, а с преадаптациями – «скрытыми» приспособлениями, которые проявились и оказались полезными при появлении нового фактора. Преадаптациями объясняется устойчивость некоторых экотипов сорных растений к действию гербицидов и некоторых видов деревьев к загрязнению атмосферы промышленностью и транспортом.

### **Контрольные вопросы**

1. Что такое адаптация?
2. Расскажите об адаптациях растений к наземному образу жизни.
3. Расскажите об адаптациях животных к наземно-воздушной среде жизни.
4. Чем различаются адаптации к неблагоприятным условиям среды у растений и животных?
5. Что такое преадаптация?

### **5.2. Адаптивные комплексы**

Как уже отмечалось, адаптация любого организма к условиям среды достигается за счет комплекса признаков (синдрома), при этом набор адаптивных признаков бывает достаточно разнообразным. Поэтому разные организмы используют лишь часть потенциально возможных адаптивных признаков. Так, переживание

животными экстремальных условий в жаркой пустыне (высокие температуры, дефицит воды) возможно как за счет физиологических (снижение испарения за счет плотных кожных покровов; уменьшение потерь воды при мочеотделении, как у пустынных черепах и змей, у которых очень густая моча; создание запаса жира, из которого при расщеплении получается вода), так и поведенческих адаптаций (зарывание в песок). Для переживания холода животные могут сжигать некоторое количество жира, сохранять тепло за счет густого шерстного или перьевого покрова, снижать активность жизнедеятельности (см. 5.3.3), зарываться в снег (временно, или зимовать под снегом).

Интересный адаптивный комплекс сформировался у обитательницы американских пустынь рогатой ящерицы (*Phrynosoma platyrhinos*). Это пресмыкающееся питается муравьями, что, прямо скажем, не лучший вариант пищи – в теле муравьев много неусваиваемого хитина. Поэтому, чтобы наестся, нужно съесть много муравьев, и ящерица имеет большой желудок и бочковидную форму тела. С таким телом быстрое перемещение затруднительно, и потому убежать от хищников она не может. Подвижность заместилась на средства самообороны – шипы на кожном покрове. Наконец, чтобы наестся, этой ящерице нужно ежедневно кормиться гораздо дольше, чем другим видам ящериц, потребляющим более питательный корм. И потому период активности у рогатой ящерицы более длинный, ей приходится кормиться и в прохладное время суток, и в жару. Она выработала способность регулировать температуру тела, т.е. стала «частично теплокровной».

Принцип множественности адаптаций к переживанию стрессов достаточно хорошо изучен физиологами растений. К примеру, реакция на повышение концентрации почвенного раствора (засоление) может включать в себя изменение толщины и химического состава клеточных стенок, изменение количества и изоферментного состава мембранных транспортных насосов и каналов, увеличение низкомолекулярных органических и неорганических осмопротекторов, торможение роста, изменение соотношения надземная часть/корень, выделение солей на поверхность растения.

Адаптивные комплексы могут включать признаки, как меняющиеся параллельно в одном направлении (вес организма и длительность жизни, скорость роста растений и их поедаемость

фитофагами), так и связанные отношениями *трейдоффа*, т.е. непреодолимыми отрицательными корреляциями (число потомков и длительность их жизни; устойчивость к стрессу и скорость роста у растений; удои и жирность молока у коров; урожайность и содержание белка в зерне у пшеницы и т.д.).

Интересные примеры *трейдоффа* «заботливость родителей/число потомков» приводит И.А. Шилов (1998). У рыб с пелагической икрой (т.е. «бросаемой на произвол судьбы») количество икринок исчисляется сотнями тысяч и миллионами, а у акул, яйца которых защищены плотной оболочкой, счет икринок идет на единицы. «Беззаботная» зеленая жаба (*Bufo viridis*) производит за сезон 8-12 тыс. икринок, а жаба-повитуха (*Alytes obstetricans*), наматывающая икру на ноги, – всего 150. У американской пипы (*Pipa americana*), вынашивающей икру в особых ячейках на коже спины, количество икринок еще меньше и не превышает 100.

При этом далеко не всегда признаки адаптивного комплекса связаны однозначно. У разных видов одни и те же признаки в одних и тех же условиях могут быть связаны как положительными корреляциями, так и формировать *трейдофф*. Ю.Э. Романовский установил, что у пресмыкающихся, родители которых «не заботятся» о потомках, между массой тела и плодовитостью связь положительная (чем крупнее организм, тем больше у него потомков), а у птиц и млекопитающих с «заботливыми» родителями эти параметры связаны отношениями *трейдоффа*: чем крупнее родители, тем меньше число их потомков. В этом случае отношение двух признаков «размер организма/число потомков» определяет третий – заботливость родителей.

### Контрольные вопросы

1. Что такое адаптивный комплекс признаков?
2. Расскажите о множественности адаптаций организмов к условиям среды.
3. Приведите примеры признаков, изменяющихся параллельно в одном направлении, и *трейдоффов*.

### 5.3. Примеры адаптаций

Приведем несколько примеров адаптаций организмов к абиотическим факторам среды.

### 5.3.1. Эктотермные и эндотермные организмы

Температура является одним из главных факторов, непосредственно влияющих на все организмы (см. 2.2.2). Влияние резких колебаний температуры окружающей среды на организмы снижается за счет специальных адаптивных комплексов признаков. Существует три принципиально разных типа адаптаций к температуре: пассивный, умеренно активный и активный.

**Эктотермные (пойкилотермные, холоднокровные) организмы.** Пассивный тип адаптации характерен для всех таксонов органического мира, кроме птиц и млекопитающих. У этих организмов, благодаря сравнительно низкому уровню обмена веществ, главным источником поступления тепловой энергии является внешнее тепло. Их активность зависит от температуры окружающей среды: насекомые, ящерицы и многие другие животные в прохладную погоду становятся вялыми и малоподвижными. Многие виды животных при этом обладают способностью к выбору места с оптимальными условиями температуры, влажности и инсоляции (при дефиците тепла ящерицы греются на освещенных солнцем плитах горных пород, а при его избытке прячутся под камни и зарываются в песок).

У эктотермных организмов существуют специальные адаптации для переживания холода – накопление в клетках «биологических антифризов», препятствующих замерзанию воды и образованию кристалликов льда в клетках и тканях. Например, у холодноводных рыб такими антифризами являются гликопротеиды, у растений – сахара. Эффективным способом переживания неблагоприятных температур (как низких, так и высоких) является обезвоживание организмов (см. 5.3.3).

В целом эктотермность может быть выгодной для организмов, так как позволяет снизить затраты энергии на поддержание температуры тела. В условиях жаркого климата эктотермность позволяет избегать излишних потерь воды, так как снижение разности между температурой тела и средой обитания позволяет снизить интенсивность испарения. Аналогично экономится энергия и при переживании низких температур.

**Гетеротермные организмы.** Эктотермность относительна. Некоторые эктотермные животные могут повышать температуру

тела за счет резких сокращений мышц (например, тунец). При колебаниях температуры воды от 10 до 30° С изменение температуры тела тунца составляет не более 5 %. В холодную погоду питоны обвиваются вокруг кладки яиц и резкими сокращениями мышц выделяют тепло, достаточное для того, чтобы будущее потомство нормально развивалось. Температура тела питона повышается также во время переваривания пищи. У шмелей температура тела поддерживается на уровне 36–40° С даже при температуре воздуха ниже 10° С. У рептилий пустыни (ящерицы, вараны, черепахи) имеются специальные приспособления для понижения температуры. Вараны и ящерицы более интенсивно дышат (примерно так же, как и собаки), черепахи выделяют слюну, которой смачивают голову и передние конечности.

Есть мнение, что крупные динозавры весом 200-600 кг были инерционно теплокровными, то есть могли поддерживать высокую температуру тела при понижении ее в окружающей среде за счет тепла, накопленного большой биомассой

Таким образом, пассивный и активный типы адаптаций связаны постепенным переходом. Большинство организмов все-таки способно к слабой регуляции температуры тела. «Абсолютная» эктотермность наблюдается только у очень маленьких организмов.

**Эндотермные (гомойотермные, теплокровные) организмы.** Активным типом адаптации обладают только птицы и млекопитающие. Они обеспечиваются теплом за счет собственной теплопродукции и способны активно регулировать производство тепла и его расходование. При этом температура их тела меняется незначительно, ее колебания не превышают 2–4° С даже при самых сильных морозах. Главные адаптации – химическая терморегуляция за счет выделения тепла (например, при дыхании) и физическая терморегуляция за счет теплоизоляционных структур (жировой прослойки, перьев, волос и т. д.).

При продуцировании дополнительного тепла используются нейтральные жиры, содержащие основной запас химической энергии. Млекопитающие обладают даже особым вариантом «бурой» жировой ткани, в которой вся освобождающаяся химическая энергия идет на обогрев организма. такая ткань особенно хорошо развита у животных, обитающих в холодном климате. У морских млекопитающих, обитающих в холодных водах, слой

подкожной жировой клетчатки равномерно распределен по всему телу и достигает 7-9 см. Такой «жировой чулок» позволяет тюленям часами лежать на снегу, причем, снег под ними не тает, хотя температура тела животного поддерживается на уровне 38°С. Доля жира в биомассе тюленя достигает одной трети. У животных жаркого климата (верблюды, курдючные овцы, зебу и др.) хранилища жира локальны, если бы у них также был «жировой чулок», то они погибли бы от перегрева.

Эндотермные животные для понижения температуры тела используют охлаждающие механизмы испарения влаги с поверхности слизистых оболочек ротовой полости и верхних дыхательных путей. Морфофизиологические приспособления дополняются при этом сложными формами приспособительного поведения (выбор мест для ночлега, защищенных от ветра; групповые ночевки у грызунов, формирование пингвинами плотных групп – «черепках» для уменьшения потерь тепла в условиях низких температур Антарктики и т. д.). Авторы наблюдали, как верблюды в пустыне Гоби также образуют аналогичную «черепашку», укладываясь рядом. В этом случае они достигают обратного эффекта: коллективом защищаются от высокой внешней температуры, которая много выше, чем температура тела животных.

Поддержание постоянной температуры тела – «дорогое удовольствие», и поэтому многие эндотермные животные также обладают рассматриваемой ниже гетеротермностью, то есть способностью к изменению температуры тела при ее изменении в окружающей среде, что позволяет снижать затраты энергии на терморегуляцию. Главный способ экономии энергии – переход в состояние покоя (см. 5.3.3). Впрочем, многие виды находят способы экономить энергию на терморегуляцию, не впадая в состояние покоя. Так, у верблюда в жаркое летнее время температура тела повышается на 6-7 градусов, что позволяет ему экономить 5-6 л воды в сутки. Противоположный пример ежесуточного остывания в условиях суровых зим наблюдается у птиц-кедровок, температура тела которых в морозные дни к утру также снижается на 5-6 градусов, что позволяет им экономить энергию (за короткий световой день птицы не успевают собрать достаточное количество пищи).

В целом эндотермность позволяет животным поддерживать постоянный температурный оптимум в широких пределах внеш-

них температур, хотя на это требуются большие затраты энергии. По этой причине в холодных районах часто фактором, ограничивающим распространение видов, является не низкая температура, а дефицит пищевых ресурсов, которые необходимы для обеспечения механизмов терморегуляции.

### Контрольные вопросы

1. Какие организмы относятся к эндотермным?
2. Какие физиологические механизмы используют эктотермные животные для переживания экстремальных температурных условий?
3. Приведите примеры относительности эктотермности.
4. Какие механизмы используют эндотермные животные для регулирования температуры тела?
5. Расскажите о правиле Аллена.
6. Приведите примеры, иллюстрирующие правило Бергмана.

### 5.3.2. Миграции

Для животных, обладающих подвижностью, одним из важных вариантов адаптации является миграция. «Охота к перемене мест» всегда связана с поиском более благоприятных условий и кормовых ресурсов.

Наиболее широко миграции представлены у птиц, многие виды которых ежегодно пускаются в дальние путешествия из холодных стран в теплые. Миграции характерны в основном для птиц, живущих в Северном полушарии, так как климат в Южном полушарии более мягкий и в затратах энергии на дальние перелеты нет необходимости. Большинство перелетных птиц умеренного пояса Европы совершает перелеты в районы экваториальной Африки – в тропические леса и саванны, причем они прибывают в эти районы в период обилия корма – созревания семян доминирующих групп растений. Рекордсменом по дальности путешествий является полярная крачка, которая каждый год улетает из мест размножения в Северной Атлантике в Антарктиду, пролетая почти 60 тыс. км (Риклефс, 1979).

Северные олени в зимнее время часто мигрируют из зоны тундры в тайгу, так как их основной корм – лишайники – в зимние месяцы в тундре оказываются недоступными из-за глубокого

снежного покрова. В Монголии крупные фитофаги, в первую очередь дзерены, в засушливые годы мигрируют из зоны пустыни в более северные районы, где влияние засухи менее выражено.

Из числа морских путешественников наиболее яркий пример – лососевые, которые перемещаются из морских стадий на нерест в верховья рек. Подобным образом ведут себя и осетровые Каспия, которые нерестятся в реках. Именно по этой причине после строительства каскада водохранилищ на Волге резко ухудшились условия для естественного возобновления их популяций, сегодня они сохраняются только благодаря деятельности рыбопроизводных заводов. Гладкие киты летом обитают в изобилующих кормом водах Антарктики, а зимой перемещаются в расположенные севернее тропические и субтропические воды.

Закономерности миграции разных видов различаются. Можно выделить два варианта миграционного поведения животных:

а) один раз туда, один раз обратно. При этом, «туда» и «обратно» мигрируют разные поколения. Этот тип путешественников представляют уже упомянутые лососи. Европейский речной угорь путешествует через Атлантику в Саргассово море, где нерестится и умирает;

б) много раз туда, много раз обратно: олени, киты, земноводные (мигрирующие с суши водоемы).

### **Контрольные вопросы**

1. Какую роль играют миграции в жизни животных?
2. Расскажите об общих закономерностях миграции птиц.
3. Какие варианты миграционного поведения животных вы знаете?

### **5.3.3. Роль состояния покоя организмов**

Важнейшей адаптацией, помогающей организмам, не обладающим способностью совершать миграции, пережить неблагоприятные условия среды, является переход в состояние покоя, при котором жизнедеятельность временно прекращается или резко снижается ее уровень. Различают следующие типы покоя, которые связаны переходами.

**Анабиоз** – полная остановка жизнедеятельности, «временная смерть с возможностью воскрешения» была известна уже в

XVIII в. Главный способ «временной смерти» – обезвоживание организмов, что позволяет им повышать устойчивость и к низким, и к высоким температурам. Это характерно для криофилов и термофилов (см. 2.2.2).

В сухом состоянии семена и споры растений, бактерии и простейшие могут переносить температуры близкие к абсолютному нулю (например, пребывание в жидком гелии при минус 269° С). При бурении ледяных толщ Антарктиды были обнаружены споры бактерий, дрожжей и других грибов, которые после пребывания в состоянии анабиоза десятки и даже сотни тысяч лет оживали при создании благоприятных условий. О способности сухих семян переносить высокие температуры было сказано в разд. 2.2.2. Колонки при обезвоживании выносили температуру до –190° С!

**Гипобиоз** – вынужденный покой. Морозостойкие виды членистоногих могут при наступлении холодов быстро прекращать свою жизнедеятельность и возобновлять ее при улучшении условий жизни. Растения, тронувшиеся в рост весной, при повторном похолодании могут временно прекращать рост и развитие. С одной стороны, гипобиоз выгоден, так как позволяет организмам оперативно реагировать на ухудшение условий среды, но с другой – опасен. При длительном пребывании в состоянии гипобиоза возможны неблагоприятные физиологические изменения и даже гибель организма (например, вымерзание растений).

**Криптобиоз** – состояние физиологического «запрограммированного» покоя, которое является элементом биоритмов (см. разд. 5.3.4). Как криптобиоз рассматриваются зимняя спячка млекопитающих (медведей, сурков и др.), сбрасывание листьев деревьев, переход организмов в покоящиеся стадии семян, цист, яиц с плотными покровами и т.д. Сезонный характер имеет колебание содержания воды в тканях эктотермных животных, что было выявлено у жуков-ксилофагов (т.е. питающихся древесиной и зимующих в «столовой»), в тканях которых летом воды содержится больше, чем зимой.

У разных видов животных спячка протекает по-разному, однако в любом случае снижается уровень жизнедеятельности и более экономно расходуются ранее накопленные резервы энергии. У европейского суслика, например, частота сердцебиений падает с 400 до 4-7, у хомяка обыкновенного – с 200 до 12-15. Потребление кислорода при этом уменьшается в 20-100 раз. За время спяч-

ки крылатые кожаны теряют 30-35 % веса, а суслики – до 50 %. Некоторые виды в зимний период неоднократно пробуждаются и подкармливаются, например, суслики, которые до 7 % времени спячки находятся в бодрствующем состоянии. Зимний сон медведей вообще не рассматривается как спячка, поскольку температура этих зверей понижается всего на 6°С, роды и выкармливание медвежат молоком у медведиц также приходится на время зимнего сна. Медведи способны относительно легко пробуждаться и переходить в активное состояние.

Некоторые мелкие пустынные млекопитающие (мышевидные грызуны, некоторые суслики и др.) впадают в летнюю спячку. Температура тела при этом падает не столь значительно, но это позволяет экономить энергию и особенно воду.

Кроме спячки, как криптобиоз рассматривается состояние кратковременного оцепенения (так называемые торпидные состояния), что делает животных гетеротермными и позволяет им экономить энергию на терморегуляцию, хотя температура при этом снижается не столь значительно, как при впадении в глубокую спячку. Ряд мелких птиц и млекопитающих понижают уровень обмена и температуру тела при неблагоприятных погодных изменениях или даже регулярно в суточных циклах. У колибри, например, с наступлением ночи температура тела падает с 36-40° до 18°С. Птицы садятся на ветки и оцепеневают. В дневные часы впадают в торпидное состояние летучие мыши.

#### 5.3.4. Биоритмы

*Биоритмы* – другой характерный пример адаптаций организмов к изменениям условий среды, которые помогают регулировать физиологические и поведенческие характеристики организма. Биоритмы заключаются в закономерных периодических изменениях физиологии или поведения организмов при смене времени суток, сезонов года, приливов и отливов, лунных фаз.

**Суточные биоритмы** ярко выражены у животных и человека: время активной деятельности и отдыха у разных видов не совпадает. Дневные животные добывают пищу днем, для ночных животных (совы, летучие мыши) период бодрствования наступает с темнотой. С суточным биоритмом связаны десятки физиологических показателей (пульс, артериальное давление, температура тела и

др.), от которых зависит активность организма. В большинстве случаев суточные циклы связаны не только со сменой времени, но и с генетически запрограммированными изменениями активности в течение суток. Такие циклы называются *циркадными*, они лишь корректируются изменениями условий среды в течение суток.

Под влиянием приливов и отливов меняется поведение организмов планктона, бентоса мелководий, в период отливов моллюски закрывают раковины или зарываются в песок. Происходит суточная миграция планктона (см. 14.2.1).

Суточные биоритмы проявляются и у растений. Так, у многих видов цветки закрываются на ночь, у некоторых видов в течение суток изменяется положение листьев. У туранговых тополей, растущих в поймах пустынных рек, в период солнцепека листья поворачиваются ребром к солнцу, и потому под такими деревьями днем не бывает тени. Подобным образом может изменяться положение листьев и у некоторых деревьев умеренной полосы, например у липы. У лотоса листья днем приподнимаются над водой на несколько сантиметров, но ночью «плавают» на ее поверхности также, как листья кувшинки и кубышки. У клевера лугового листья на ночь складываются таким образом, что снаружи оказываются их нижние поверхности. Только ночью открываются устьица у кактусов.

**Сезонные биоритмы** ярко выражены и у животных, и у растений, особенно в районах со значительными изменениями климата по сезонам года (в дождевых тропических лесах, где постоянно тепло и дожди идут круглый год, эти изменения сглажены). С временами года связаны ритмы размножения животных и их миграций (в первую очередь перелетных птиц), наступление фенологических фаз развития растений (бутонизация, цветение, плодоношение, сбрасывание листьев деревьев на зиму в умеренных широтах или в сухой жаркий период в сухих тропиках). Сроки наступления сезонных событий связаны с географической широтой («закон Хопкинса»: в Европе с каждым градусом широты сроки смещаются на 3 дня, а в Северной Америке – на 4 дня). Аналогично сроки сезонных событий зависят от высоты над уровнем моря и континентальности, определяемой удаленностью от океана.

У животных, остающихся зимовать в холодном климате, повышается степень теплоизоляции тела. Так, теплоизолирующая способность зимней «шубы» бурого медведя на 93 % выше, чем летней.

Биоритмы организмов, связанные с изменением длины светового дня, называются *фотопериодизмом*. Так, уменьшение длины дня – сигнал для подготовки растений к зиме (а птиц – к перелетам). За счет искусственного освещения, имитирующего длинный день, организмы могут быть «сбиты с толку». В частности, описаны случаи вымерзания в городах деревьев, если они росли рядом с фонарями. Они оказывались неподготовленными к зиме (у них не накапливались «биологические антифризы» в клетках). Как и в случае с суточными ритмами, сезонные ритмы обусловлены в первую очередь генетически. Однако внутренняя predisposedность в переживанию времен года корректируется конкретными внешними условиями.

### Контрольные вопросы

1. Расскажите о суточных биоритмах растений и животных.
2. Приведите примеры сезонных биоритмов животных и растений.
3. Что такое фотопериодизм у растений?

### 5.3.5. Ксерофиты

Обширная часть суши нашей планеты (степи, прерии, пустыни и др.) характеризуется условиями недостаточного увлажнения. К этим условиям адаптирована большая экологическая группа ксерофитов.

*Ксерофиты* – это засухоустойчивые растения, которые без риска гибели могут терять до 50 % содержащейся в них воды. У этих растений существует целый комплекс адаптаций к условиям недостатка влаги: глубокие и разветвленные корневые системы, способные извлекать воду из большого объема почвы до глубины 8–10 м; высокое осмотическое давление клеточного сока, позволяющее «вытягивать» влагу из достаточно сухой почвы; толстая кутикула и восковой налет на листьях, которые уменьшают испарение; узкие листья, наличие на них волосков, большое число устьиц и особые механизмы регулирования их просвета, увеличенный объем вакуолей, делающих растения резервуарами воды (суккулентность кактусов) и т.д.

Кроме того, некоторые ксерофиты выделяют ароматические вещества, которые обволакивают растение, что способствует уменьшению испарения.

У ксерофитов существуют особые варианты фотосинтеза – С4 и САМ (*кислый метаболизм толстянковых*). Ксерофиты С4 при фотосинтезе на единицу производимого органического вещества затрачивают воды в 2 раза меньше, чем мезофиты с фотосинтезом С3. Растения с фотосинтезом С4 – основа «сухого земледелия» в районах с недостаточным количеством осадков. Пример культурного растения С4 – сорго, которое Н.И. Вавилов назвал «верблюдом растительного мира».

САМ (у суккулентов – кактусов, саксаулов, древовидных молочаев и др.) обеспечивает наиболее экономное расходование влаги: устьица открываются ночью, и поглощаемый диоксид углерода связывается в органические кислоты, а днем фотосинтез осуществляется при закрытых устьицах за счет ночных запасов диоксида углерода. На единицу органического вещества, создаваемого растениями в процессе фотосинтеза, суккуленты затрачивают воды в 4 раза меньше, чем растения-мезофиты.

Различные виды ксерофитов для обеспечения способности переживать стресс засухи используют разные наборы признаков, что делает эту экологическую группу весьма разнообразной по внешнему виду (рис. 9).

### **Контрольные вопросы**

1. Расскажите об адаптации растений к переживанию засухи.
2. Какой экологический ряд вдоль градиента дефицита воды составляют растения с разным типом фотосинтеза?

### **5.3.6. Адаптации животных к дефициту кислорода**

Для большинства организмов кислород имеет большое физиологическое значение, и потому уменьшение его концентрации в атмосфере или в воде ведет к формированию специальных адаптаций к дефициту кислорода.

Эффективные адаптации к недостатку кислорода развиваются у ныряющих животных. Так, морские змеи могут находиться под водой – 2,5 часа, а морские черепахи – 6 часов. У кашалотов остановка дыхания может достигать до одного, реже двух часов, а глубина погружения – свыше 1000 м. При этом кашалот ведет преимущественно глубоководный образ жизни и «отдыхает» между очередными погружениями не более 6-7 минут. Несколько меньше

эти показатели у ластоногих и еще меньше – у полуводных, т.е. постоянно обитающих у воды и в воде млекопитающих и птиц.

В большинстве случаев ныряющие животные имеют увеличенный объем легких и высокое содержание в крови гемоглобина. Важным кислородным депо служит также мышечный миоглобин, содержание которого у ныряющих млекопитающих в 3-4 раза больше, чем у наземных животных. При этом, ныряльщики расходуют кислород очень экономно: у них снижается частота сердечных сокращений и резко замедляется кровоток, значительная часть клеток может временно переходить к анаэробному гликолизу – бескислородному снабжению энергией. При всплывании на поверхность многие параметры функционирования организма быстро нормализуются.

По-разному относятся к дефициту кислорода рыбы континентальных водоемов (табл. 7). У рыб заморных водоемов (карась, линь) также значительно повышено содержание гемоглобина и увеличен объем крови по сравнению с рыбами, обитающими в водоемах с лучшим обеспечением кислородом. Рыбы, не обладающие адаптациями к низкому содержанию кислорода, при снижении его концентрации в воде быстро гибнут.

Таблица 7

Распределение некоторых видов пресноводных рыб по градиенту содержания в воде кислорода (+ – нижний предел толерантности)

Вид	Содержание кислорода в воде, мг/л			
	7-11	5-6	4-1	менее 1
Форель ручьевая	+			
Таймень	+			
Гольян	+			
Голец	+			
Подкаменщик	+			
Хариус		+		
Подуст		+		
Налим		+		
Голавль		+		

Пескарь		+		
Судак		+		
Щука			+	
Плотва			+	
Язь			+	
Лещ			+	
Окунь обыкновенный			+	
Ерш			+	
Линь				+
Карась золотой				+
Карась серебряный				+

Развиты адаптации к пониженному содержанию кислорода и у наземных организмов высокогорий. У обитающих в Андах лам, викуний и альпак обнаружено повышенное сродство гемоглобина с кислородом. Объемная доля  $O_2$  в этих эритроцитах на 25-30 % больше, чем у других наземных животных. Высокое содержание кислорода в крови сочетается с повышенной активностью окислительных ферментов в тканях.

Интересен анализ состояния человека в условиях дефицита кислорода высокогорий. Обычный «равнинный» человек на высоте 3000 м уже испытывает ухудшение самочувствия, а на высоте 6000 м теряет сознание. Тем не менее, в Гималаях и Андах на высоте 5000 м есть постоянные поселения людей, полностью адаптированных к условиям пониженного содержания кислорода в воздухе. У них повышен объем крови, увеличено количество эритроцитов и гемоглобина.

### Контрольные вопросы

1. Расскажите о главных адаптациях животных организмов к низкому содержанию кислорода.
2. Как переживают дефицит кислорода ныряющие животные?
3. Приведите примеры видов рыб с разной устойчивостью к дефициту кислорода.
4. Какие адаптации к дефициту кислорода формируются у людей, постоянно живущих в высокогорьях?

### 5.3.7. Жизненные формы

*Жизненная форма* – это внешний облик организма, в котором отражается его приспособленность к условиям внешней среды (комплекс морфологических, анатомических, физиологических и поведенческих признаков). Приоритет в изучении жизненных форм принадлежит ботаникам, уже в III веке до н. э. Теофраст разделял растения на деревья, кустарники и травы.

В сходных условиях среды организмы даже из систематически далеких групп среды могут иметь сходную жизненную форму. Так, например одну жизненную форму имеют животные, обитающие в водной среде – млекопитающие (дельфин), рыбы (акула), птицы (пингвин); ее же имело вымершее пресмыкающееся ихтиозавр; другую жизненную форму имеют обитатели воздушной среды – птицы, летучие мыши, насекомые и летающие рыбы; третью – обитатели почвенной среды – различные землерои. На характере жизненных форм животных в первую очередь сказывается их перемещение в различных средах.

Жизненная форма прыгающих животных (кузнечики, тушканчики, кенгуру) отличается компактным телом с удлинненными задними и укороченными передними конечностями. Многие из них имеют длинный хвост, который играет роль балансира, помогающего резко изменять направление движения.

Имеется много попыток связать жизненную форму животных с адаптациями к температуре, например «правило Аллена» – чем холоднее климат, тем короче выступающие части тела, например уши. Это «правило» иллюстрируют размеры ушей у северянина-песца, обычной для средних широт рыжей лисицы и африканской лисицы фенек.

По «правилу Бергмана», животные одного рода в разных климатических условиях имеют разный вес: они более крупные в холодных условиях и мельче – в теплых. Волк на Таймыре весит около 50 кг, а в Монголии – только 40, лисица на среднерусской равнине может достигать 10 кг, а в Туркмении – это небольшой зверек весом не более 3 кг. Еще более наглядно «правило Бергмана» иллюстрирует связь размеров пингвинов с условиями их обитания. Самый крупный пингвин – императорский (рост 1,2 м, вес 34 кг) живет в центре Антарктиды и редко встречается за пределами 61° северной широты; патагонский пингвин (90 см, 15-

17 кг) обитает на островах Маккуори (55° южной широты); ослиный (70 см, 6 кг) – до Тасмании (40° южной широты); самый маленький пингвин – галапагосский, размером всего 50 см и массой 3-4 кг, живет на экваторе, на Галапагосских островах.

Однако из этих «правил» есть множество исключений.

Во внешнем облике животных всегда отражается их связь с определенными типами местообитаний и характер передвижения при добывании пищи. В связи с этим различают жизненные формы птиц, связанных с древесной растительностью, открытым пространством суши, болотами и отмелями, водными пространствами. Внутри этих групп выделяют формы по типу питания. Например, добывающие пищу посредством лазания (попугаи, кукушки, дятловые), в полете (в лесах – совы, козодои, на открытых пространствах – ржанковые и длиннокрылые, над водой – трубконосные), кормящиеся при передвижении по земле (лесные – большинство куриных, в саваннах – страусы, на болотах и отмелях – фламинго и т.д.), добывающие пищу с помощью плавания и ныряния (пингвины, гагары, большинство гусиных и т.д.).

Сходные жизненные формы животных встречаются в сходных условиях жизни на разных континентах. Замечательный пример параллельной эволюции – сумчатые и плацентарные животные разных видов: плацентарному волку соответствует сумчатый волк, летяге – сумчатая летяга, муравьеде – сумчатый муравьед, обыкновенному кроту – сумчатый крот.

Такие же закономерности конвергенции внешнего облика под влиянием условий среды еще более четко проявляются у растений. Растения-подушки (у них укороченные стебли, а листья и цветки так сближены, что образуют плотно сомкнутый «панцирь») в холодных высокогорьях Памира, Тянь-Шаня, Алтая представляют разные семейства – розоцветные, бобовые, зонтичные и др. Сходную жизненную форму имеют кактусы в Америке и молочаи в Африке. Видами многих семейств представлены жизненные формы вечнозеленых деревьев влажных тропических лесов, летнезеленых деревьев умеренной полосы и зимнезеленых (сбрасывающие листья на лето) деревьев сухих тропических лесов и саванн.

Хрестоматийным примером конвергенции далеких таксонов в одну жизненную форму являются так называемые розетные деревья. К их числу относятся пальмы, саговники, древовидные папо-

ротники, лилейные (юкки, агавы), сложноцветные (крестовники), бурачниковые (некоторые виды синяка) и др. Морфологическая конвергенция далеких таксонов может быть очень полной. Даже великий Карл Линней пал ее жертвой и отнес голосеменное растение саговник к однодольным цветковым растениям – пальмам.

Наибольшей популярностью у ботаников и экологов пользуется система жизненных форм растений, которую в начале XX в. предложил датский эколог К. Раункиер. Она основана на учете положения почек возобновления относительно поверхности почвы и способа их защиты. В этой классификации растения разделяются на следующие типы жизненных форм (рис. 10):

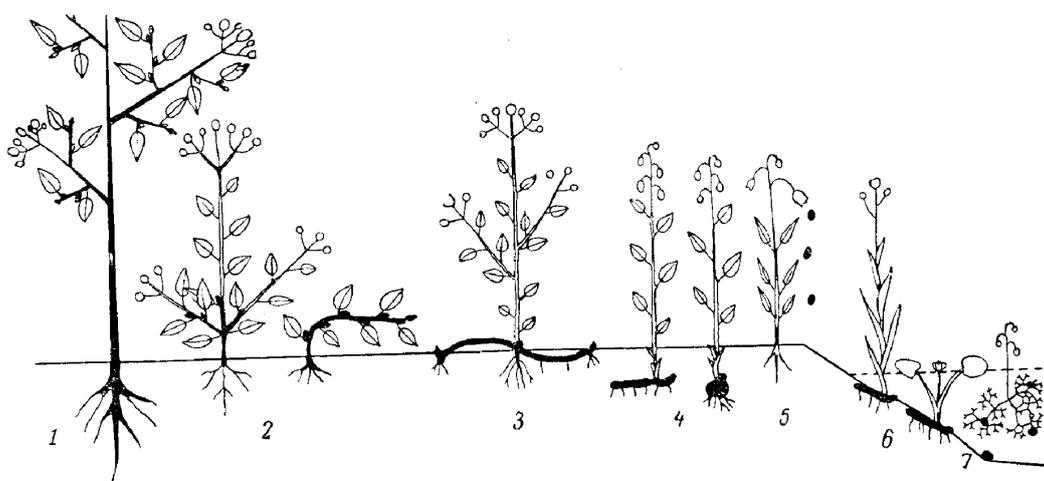
– фанерофиты (почки возобновления находятся на высоте более 20-30 см над поверхностью почвы; подразделяются на деревья, кустарники, лианы и эпифиты);

– хамефиты (почки возобновления находятся над поверхностью почвы на высоте не более 20-30 см; кустарнички);

– гемикриптофиты (почки возобновления находятся у поверхности почвы; большинство луговых и степных трав);

– криптофиты, разделяются на геофиты (почки возобновления расположены в почве; зимуют в стадии корневищ, клубней, луковиц) и гидрофиты (водные растения с почками возобновления, зимующими в воде);

– терофиты (не имеют почек возобновления, зимуют в стадии семян).



**Рис. 10. Жизненные формы растений по Раункиеру**

1 – фанерофит; 2 – хамефиты; 3 – гемикриптофит; 4 – геофиты; 5 – терофит; 6,7 – гидрофиты (черным выделены зимующие части)

В силу проявления уже отмеченного принципа поливергентности адаптаций жизненные формы далеко не всегда совпадают с экологическими и функциональными (различающимися по типу питания) группами. Виды одной жизненной формы встречаются в разных экологических условиях. Например, жизненная форма «дерево» (как один из вариантов фанерофитов) представлена такими разными по экологии видами, как гигрофит ольха черная, мезофит дуб черешчатый и ксерофит саксаул. В ряде случаев жизненные формы делят на экоморфы («подформы») по принадлежности к разным экологическим группам. Приведенные примеры ольхи, дуба и саксаула, как раз, представляют разные экоморфы жизненной формы дерева.

Закономерности распространения жизненных форм ярко проявляются в глобальном масштабе: для разных природных зон (разных биомов) характерна разная представленность жизненных форм. Так, в тропическом дождевом лесу преобладают фанерофиты (деревья, лианы, эпифиты), в пустыне – хамефиты, а в степи и тундре – гемикриптофиты (табл. 8).

Таблица 8

**Спектры жизненных форм некоторых биомов  
(% от общего числа изученных видов, по Уиттекеру, 1980)**

Биом	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Геофиты	Терофиты
Тропический дождевой лес	96	2	0	2	0
Субтропический лес	65	17	2	5	10
Лес умеренно теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Дубовое редколесье	30	23	36	5	6
Степь	1	12	63	10	14
Полупустыня	0	56	14	0	27
Пустыня	0	4	17	6	73

Приведенные данные характеризуют флористический спектр растительности разных природных зон, что не следует путать с количественной представленностью разных жизненных форм. Так, в лесах умеренно холодной зоны (в тайге) доля фанерофитов во флоре составляет всего 10 %, но в фитомассе этих сообществ они занимают более 90 %, так как представлены ограниченным числом доминантов (видами хвойных из родов ель, сосна, пихта, лиственница).

### Контрольные вопросы

1. Дайте определение понятия «жизненная форма».
2. Приведите примеры разных жизненных форм животных.
3. Расскажите о классификации жизненных форм растений по К.Раункиеру.
4. Приведите примеры различий спектров жизненных форм растений в разных природных зонах.

### 5.4. Ареал вида

Адаптированность вида к условиям среды отражается закономерностями его географического распространения и занятой им территорией, которая называется географическим ареалом. Изучение ареалов является одной из центральных задач биогеографии (Воронов и др., 2003; Мордкович, 2005). Отсылая интересующихся к этим руководствам, в которых приведено достаточное количество примеров ареалов конкретных видов, ограничимся краткой характеристикой разнообразия ареалов.

При установлении ареалов следует учитывать, что далеко не все виды являются «хорошими», то есть четко различающимися. Часто формируются межвидовые гибриды. Поскольку систематикам далеко не всегда удается договориться о едином понимании объема того или иного вида, то в ботанической и зоологической литературе достаточно обычны разночтения. Одни исследователи понимают вид более крупно (в этом случае внутри вида выделяются более мелкие таксономические категории – подвиды, варианты, формы и др.), другие – более мелко. В зависимости от понимания объема вида меняется и его ареал.

Ареалы разных видов различаются по ряду параметров:

**а) по размеру.** Ареалы могут быть большими (космополитными, например у видов, связанных с водной средой) и маленькими – у

видов-эндемиков. Классические примеры эндемиков – *Ginkgo biloba*, естественно произрастающий в одном районе Юго-Восточного Китая, и *Welwitschia mirabilis*, которую можно встретить только в пустынной области Юго-Западной Африки. Космополитным ареалом обладает как сам человек (*Homo sapiens*), так и его многочисленные спутники из числа культурных растений (картофель, пшеница, ячмень и др.) и сельскохозяйственных животных (корова, свинья, курица и др.), сорных растений и рудералов, связанных с нарушенными человеком местообитаниями (пастушья сумка, одуванчик, подорожник и мн. др.). Благодаря человеку космополитные ареалы имеют многие вредители сельскохозяйственных растений (трипсы, тли, паутиные клещи, мухи-галлицы и мн. др.);

**б) по характеру распределения вида в пределах ареала.** Ареалы могут быть сплошными или разорванными (дизъюнктивными). В бореальной зоне сплошные ареалы имеют пихта сибирская, береза бородавчатая, сосна обыкновенная, бурый медведь, соболь, белка обыкновенная и др. В аридной зоне сплошное распространение характерно для многих видов ковыля, типчака, жуков-чернотелок, бабочек (включая махаона) и др. Разорванные ареалы часто отражают историю регионов планеты: при изменении климата и усилении влияния человека некоторые виды с прежде сплошным ареалом сохраняются только в отдельных, благоприятных для него, убежищах. Например, многие виды растений зоны тундры (куропаточья трава, водяника, виды рода кобрезия и др.) встречаются в высокогорьях разных горных хребтов. Стал разорванным после похолодания климата прежде сплошной ареал липы – кроме сплошного пятна в Европе, сохранились крошечные пятнышки на юге Западной и Средней Сибири. Виды в таких останцах сплошного ареала называются реликтами;

**б) по пространственной структуре.** В разных частях ареала вид может формировать популяции с разной степенью процветания: популяции могут быть большими и устойчивыми в центре ареала, но ослабленными по его периферии. В разных частях ареала, кроме того, виды могут занимать разные местообитания. Так, степные виды растений у северной границы ареала занимают южные склоны, а лесные виды растений у южной границы распространения встречаются только по северным склонам («правило предварения» Вальтера – Алехина).

Кроме того, можно различать *естественно-исторические* и *приобретенные ареалы*. Второй тип ареалов характерен для видов, которые расселились, как правило, благодаря человеку. Так, виды ондатры, естественные ареалы которых ограничены Северной Америкой, расселились в Европе и Сибири. По всей территории Европы, вплоть до России расселилась занесенная в Ирландию элодея канадская. Приобретенные ареалы имеет большинство видов сорных растений, которые являются спутниками культурных растений и расселяются вместе с ними по мере расширения ареала земледелия.

Как подчеркивает В.Г. Мордкович (2005), каждый вид стремится расширить свой ареал за счет «неуемного стремления осваивать географическое пространство». Расселение видов возможно за счет факторов как абиотической среды (анемохория, гидрохория и др.), так и биотической (зоохория). В литературе описаны удивительные примеры расселения видов путем анемохории. «Сильные ветры переносят на десятки километров мелких, и потому легких на подъем, насекомых. Иногда пассивному переносу подвергаются и более крупные существа. Мощные ураганы вызывают знаменитые своей экзотичностью «лягушачьи и рыбные дожди». Например, в 1949 г. в Моррисвилле (США) ураган унес с собой воду из озера, лежавшего на его дороге, и вывалил все это вместе с рыбой, лягушками, водорослями, моллюсками за десять километров от места захвата. Благодаря подобным явлениям возможно заселение изолированных или вновь возникающих водоемов на суше или островов в океане (Мордкович, 2005, с. 36).

### **Контрольные вопросы**

1. Дайте определение понятия «ареал»
2. По каким критериям различают типы ареалов?
3. Как различаются условия среды для жизни вида в разных частях его ареала?
4. Какими способами расселяются виды и увеличивают свой ареал?

### **Темы докладов на семинарских занятиях**

1. Адаптации организмов к наземно-воздушной среде жизни.
2. Структура адаптивных комплексов организмов.

3. Сравнение адаптаций к низким и высоким температурам у экзотермных и эндотермных организмов.
4. Поливергентность адаптаций ксерофитов.
5. Развитие представлений о жизненных формах растений.

## **ГЛАВА 6. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ**

Биотические факторы среды порождаются влиянием друг на друга организмов разных видов (или одного вида в пределах популяции, см. 9.2), влиянием «друзей» и «врагов», по определению Э. Геккеля. Как правило, основа этих отношений материальная: организмы либо делят ресурсы, либо совместно используют их, либо вещества передаются от одного организма к другому в процессе питания. Кроме того, существуют и нематериальные (сигнальные) отношения, которые дополняют материальные отношения. Однако эти сигнальные взаимоотношения тесно переплетены с материальными и лишь корректируют распределение ресурсов между особями или передачу вещества и энергии от одного организма к другому.

Любые отношения организмов в природе ведут к формированию экологического равновесия, то есть являются составной частью той «экономии природы», о которой писал К. Линней (см. 1.1).

### **6.1. Классификация взаимоотношений**

Взаимоотношения организмов разнообразны (табл. 9). Они разделяются на горизонтальные – между организмами одного типа питания, т.е. одного трофического уровня, и вертикальные – между организмами разных трофических уровней. Взаимоотношения первого рода, как правило, носят характер конкуренции. Взаимоотношения второго рода более разнообразны. Это отношения эксплуатации, при которых один вид организмов служит пищевым ресурсом для другого. К числу этих отношений относятся: «фитофаг – растение», «хищник – жертва» (иногда эти два типа взаимоотношений объединяют, так как фитофаги, по существу, тоже хищники), «паразит – хозяин». Отношения взаимовыгодного сотрудничества – мутуализм, а если эти отношения имеют факультативный характер, их называют протокооперацией. Отношения «одностороннего» влияния называются комменсализмом, если для организма одного вида они безразличны, а для

другого полезны, и аменсализмом, если для организма одного вида они безразличны, а для другого вредны.

Таблица 9

Классификация взаимоотношений организмов в экосистеме

Тип взаимоотношений	Характер влияния на партнера		Пример
	организм А	организм Б	
Нейтрализм	0	0	Организмы не влияют друг на друга (не связанные в процессе питания растения и хищники и др.)
Конкуренция	–	–	Взаимоотношения видов одного типа питания (автотрофов, фитофагов, хищников, паразитов, детритофагов и др.) при дефиците ресурса. Растения могут конкурировать за опылителей
Эксплуатация	–	+	Отношения в пищевых цепях: «растение – фитофаг», «жертва – хищник», «хозяин – паразит»
Мутуализм	+	+	Тесные (обязательные) отношения взаимовыгодного сотрудничества растений – с микоризными грибами, бактериями-азотфиксаторами, специализированными опылителями и т.д.; животных – с населением их пищеварительного тракта; человека – с сельскохозяйственными животными и растениями. Отношения в симбиотических организмах (лишайниках, коралловых полипах, вестиментиферах)

Протоко- операция	+	+	Факультативные (необяза- тельные) взаимовыгодные от- ношения между организмами (растений – с разными опыли- телями, с бактериями ризо- сферы)
Комменса- лизм	+	0	Отношения, выгодные для од- ного организма и бесполезные для другого (фитофаги и дет- ритофаги, растения-няни и их подопечные, деревья и эпифи- ты)
Аменсализм	0	–	Отношения, наносящие вред одному организму и безвред- ные для другого (деревья и ви- ды напочвенного покрова)

Примечание. Используются следующие обозначения: 0 – отсутствие влияния, плюс – положительное влияние, минус – отрицательное влияние.

Разделение взаимоотношений в естественных экосистемах по «полезности» и «вредности» некорректно: любые взаимоотношения помогают поддерживать экологическое равновесие («экономия природы») и в конечном итоге являются «полезными» для всех видов, которые входят в состав экосистемы. О полезности и вредности отношений между организмами можно говорить только в том случае, если в эти отношения вмешивается человек.

### Контрольные вопросы

1. Назовите основные типы вертикальных и горизонтальных отношений между видами.

2. Почему некорректно разделять взаимоотношения популяций в природе на «полезные» и «вредные»?

## 6.2. Конкуренция

Конкуренция – это соревнование организмов одного трофического уровня (между растениями, между фитофагами, между хищниками и т.д.) за потребление ресурса, имеющегося в ограни-

ченном количестве. Конкуренция играет большую роль в определении видового состава сообществ. Особую роль играет конкуренция за потребление ресурсов в критические периоды их дефицита, например, между растениями за воду в период засухи или хищниками за жертвы в неблагоприятный год, когда плотность популяций жертв снижается.

Принципиальных различий у межвидовой и внутривидовой (внутрипопуляционной, см. 9.2) конкуренции нет. Возможны случаи, когда внутривидовая конкуренция является более острой, чем межвидовая, и наоборот. При этом интенсивность конкуренции внутри популяции и между популяциями может меняться в различных условиях. Если условия неблагоприятны для одного из видов, то конкуренция между его особями может усиливаться. В этом случае он может быть вытеснен (или чаще – потеснен) видом, для которого эти условия оказались более подходящими.

Как и в отношениях между особями одной популяции, конкуренция между видами (их популяциями), может быть симметричной (одинаковое влияние видов друг на друга) или асимметричной (один вид сильнее, чем другой). При этом ситуация, когда условия среды одинаково благоприятны для конкурирующих видов, встречается довольно редко, и потому отношения асимметричной конкуренции возникают чаще, чем симметричной.

Однако в многовидовых сообществах пар «дуэлянтов» чаще всего не образуется, и конкуренция носит характер *диффузной*. много видов одновременно конкурируют за один или несколько факторов среды. «Дуэлянтами» могут быть лишь массовые виды растений, которые делят один и тот же ресурс (например, деревья – липа и дуб, сосна и ель и т.д.). Такие отношения могут возникать и между животными одного типа питания.

### 6.2.1. Особенности конкуренции сосудистых растений и животных

Конкурировать могут представители любых таксонов, включая грибы, бактерии, водоросли. В этом разделе мы ограничимся общей характеристикой конкурентных взаимоотношений у сосудистых растений и животных.

У растений возможна конкуренция за свет, за ресурсы почвы и за опылителей. Как отмечает Д. Тилман, на почвах, богатых ре-

сурсами минерального питания и влагой, формируются густые сомкнутые растительные сообщества, где лимитирующим фактором, за который конкурируют растения, является свет. При дефиците в почве влаги или элементов минерального питания полог растений бывает разомкнутым, и они не конкурируют за свет, а соревнуются за потребление почвенных ресурсов (рис. 11).



Рис. 11. Основной комплексный градиент конкуренции растений

При конкуренции за опылителей побеждает тот вид, который более привлекателен для насекомого. Чтобы «понравиться» опылителю, у растений вырабатываются адаптации «привлекательности»: окраска и форма венчика; скученные соцветия, которые видны насекомым издалека; аромат; повышается продукция нектара и содержание в нем сахара. Так, одним из факторов быстрого распространения в Европе гималайского заносного вида недотрога железконосная (*Impatiens glandulifera*) является то, что он продуцирует больше нектара, чем его конкуренты в тех же влажных местообитаниях – чистец болотный и дербенник иволистный. Кроме того, нектар недотроги слаще.

У животных конкуренция происходит за ресурсы пищи. Например травоядные конкурируют за фитомассу. При этом конку-

рентами крупных копытных могут быть насекомые, подобные саранче, или мышевидные грызуны, способные в годы массового размножения уничтожить большую часть травостоя. В Австралии завезенные из Европы кролики конкурируют за фитомассу с кенгуру. Хищники конкурируют за жертвы.

Поскольку количество пищи зависит не только от экологических условий, но и от площади, где воспроизводится ресурс, конкуренция за пищу может перерасти в конкуренцию за занимаемое пространство, т.е. быть не только эксплуатационной, но и интерференционной (см. 9.2). Снижение конкуренции в этом случае возможно при разделении территории на «охотничьи наделы» или на «загоны для выпаса». К примеру, косяки – семейные группы башкирской лошади, в поведении которых сохранились черты их диких предков, рассредоточиваются по «загонам для выпаса», что снижает конкуренцию за фитомассу и способствует равномерному использованию травостоев. Кроме того, копыта лошадей влияют на почву в четыре раза слабее, чем копыта овец. Наконец, у лошадей – широкая диета, что способствует равномерному стравливанию травостоя. По этой причине лошади – это идеальные фитофаги для особо охраняемых территорий в степной зоне.

Большую роль в разделе территории играют сигнальные взаимоотношения (см. 6.6).

### 6.2.2. Конкурентная способность вида

Успех в конкуренции определяется конкурентной способностью вида, отражающей его приспособленность к тому варианту условий среды, в котором происходит соревнование за потребление ресурсов. Если вид находится в зоне пессимума (у границ своего экологического ареала), то его конкурентная способность снижается. Об этом хорошо знал известный русский лесовод Г.Ф. Морозов, который считал, что без учета экологических условий нельзя говорить о том, какой вид является более сильным конкурентом. К примеру, там, где условия среды наиболее благоприятны для дуба, он будет иметь превосходство перед буком; а там, где условия будут наиболее подходящими для бука, последний получит перевес над дубом.

Опыт смешанных посевов (поликультур), которые создаются на протяжении десятков лет в самых разных экологических усло-

виях (от тропиков до тундр) показал, что достигнуть баланса между конкурентными способностями видов, включаемых в поликультуру (скажем, злака и бобового), оказывается весьма сложно. Конкурентная способность компонентов различается не только на разных почвах, но и в разные годы и даже в разные сезоны одного года. По этой причине, несмотря на сотни экспериментов с поликультурами, в которых показаны их преимущества над чистыми посевами (более полное использование ресурсов, устойчивость к вредителям, сорным растениям и патогенам), по сей день, удачные комбинации подбираются эмпирически. Теоретической модели, которая позволяла бы спрогнозировать результат по качествам компонентов и особенностям почвенно-климатической среды, нет.

Кроме того, на исход конкуренции часто влияет то, какой из видов первым начал заселять экотоп (принцип лотереи). Это особенно характерно для маловидовых сообществ водных растений (рогоза, хвоща топяного, тростника, камыша озерного, манника и др.), где более слабый вид может удерживать занятое место в силу того, что он его занял первым.

### 6.2.3. Сосуществование конкурирующих видов

В естественных сообществах даже при асимметричной конкуренции вытеснение конкурентнослабых видов происходит достаточно редко. Устойчиво могут сосуществовать виды как с равной, так и с разной конкурентной способностью. Важным механизмом сосуществования видов является их расхождение по разным экологическим нишам (см. 7.3). Однако при сходной конкурентной способности видов они могут устойчиво сосуществовать в одной экологической нише.

При флюктуирующих ресурсах, что обычно наблюдается в природе (увлажнение или элементы минерального питания для растений, первичная биологическая продукция для разных видов фитофагов, плотность популяций жертв для хищников), преимущества поочередно получают разные конкурирующие виды. Это также ведет не к конкурентному исключению более слабого, а к сосуществованию видов, которые поочередно попадают в более выгодную и менее выгодную ситуацию. При этом ухудшение условий среды виды могут переживать при снижении уровня метаболизма или даже переходе в состояние покоя.

Наконец, конкуренция между видами протекает на фоне отношений с организмами других трофических уровней (хищниками и паразитами). Это также влияет на исход конкуренции, поскольку более привлекательный как пищевой ресурс вид имеет меньше шансов победить в конкуренции. В итоге в естественных экосистемах виды сосуществуют даже при наличии асимметричной конкуренции, которая должна была бы привести к вытеснению одного из них.

Конкурентное исключение чаще всего наблюдается только в искусственных условиях «микрокосма», когда два конкурирующих вида изолированы и помещены в условия стабильной среды (например, в смешанном посеве двух культурных растений с разными конкурентными возможностями).

### **Контрольные вопросы**

1. Дайте определение конкуренции.
2. Имеются ли принципиальные отличия внутривидовой конкуренции от межвидовой?
3. Какая конкуренция называется асимметричной?
4. Что такое диффузная конкуренция?
5. Приведите примеры конкуренции животных за разные ресурсы?
6. За какие ресурсы среды конкурируют растения?
7. От каких факторов зависит конкурентная способность видов?
8. Что такое конкурентное исключение?
9. Какие механизмы облегчают сосуществование конкурирующих видов?

### **6.3. Эксплуатация (отношения видов в пищевых цепях)**

Если исключить растения и некоторые группы бактерий, то все остальные организмы в процессе питания поедают друг друга в живом или мертвом состоянии. Поедание в живом состоянии часто называется эксплуатацией. Возможно эксплуатация трех типов: фитофагия (поедание растений), зоофагия (поедание животных), паразитизм. В последнем случае объектами питания являются любые живые организмы-хозяева, которые выступают в роли среды жизни.

### 6.3.1. Взаимоотношения «фитофаг – растение»

Взаимоотношения «фитофаг – растение» являются первым звеном пищевой цепи, в котором вещество и энергия, накопленные продуцентами, передаются консументам. Фитофаги различаются широтой диеты и могут быть монофагами (специализированные виды, например, капустная бабочка), олигофагами (питаются несколькими близкими видами, например колорадский жук питается несколькими видами из семейства пасленовых) и полифагами (питаются видами разных систематических категорий). К числу последних можно причислить лошадей, которые поедают на пастбище почти все виды растений, включая те, которых избегают коровы (щучка дернистая, ковыль-волосатик).

Для растений в равной мере «невыгодно», чтобы их съели до конца или не съели вовсе. По этой причине в естественных экосистемах проявляется тенденция формирования экологического равновесия между растениями и поедающими их фитофагами. Для этого растения:

- защищаются от фитофагов колючками, образуют розеточные формы с прижатыми к земле листьями, малодоступными для пасущихся животных. У хвойных деревьев защитой от насекомых служит смола. Поэтому короеды предпочитают кормиться на старых деревьях, у которых процесс смолообразования ослаблен;

- защищаются от полного выедания биохимическим путем, продуцируя при усилении поедания токсичные вещества, которые делают их менее привлекательными для фитофагов (это особенно характерно для медленно растущих видов, обитающих в неблагоприятных условиях). У многих видов при их поедании образование «невкусных» веществ усиливается;

- выделяют запахи, отпугивающие фитофагов.

Защита от фитофагов требует значительных затрат энергии, и потому во взаимоотношениях «фитофаг – растение» прослеживается общая закономерность: чем растение быстрее растет (и соответственно, чем лучше условия для его роста), тем оно лучше поедается, и наоборот, чем растение медленнее растет, тем оно менее привлекательно для фитофагов. Интенсивное отрастание позволяет растениям с высокой поедаемостью сохраняться и даже доминировать в сообществах.

В то же время, перечисленные средства защиты не должны обеспечивать полную сохранность растений от фитофагов, так как это повлекло бы за собой ряд нежелательных последствий для самих растений:

– в степных сообществах несъеденная степная трава превращается в ветошь – войлок, который ухудшает условия жизни растений. Появление обильного войлока ведет к накоплению снега, задержке начала развития растений весной и как итог – к разрушению степной экосистемы. Вместо степных растений (ковылей, типчака) обильно развиваются луговые виды и кустарники. У северной границы степи после этой луговой стадии вообще может восстановиться лес;

– «лишние» листья многих видов трав и кустарников делают крону чрезмерно густой, что ухудшает условия для фотосинтеза (затененные листья «паразитируют», т.е. тратят на дыхание больше органического вещества, чем производят его в процессе фотосинтеза). Этот феномен, который исследовал А.А.Любищев, объясняет благоприятное влияние на урожайность посевов присутствия некоторого количества «вредителей»-фитофагов, которые осветляют полог растений. Поедание некоторого количества листьев побегов как бы запрограммировано у культурных растений в «память» о своем диком прошлом;

– в саванне уменьшение потребления побегов деревьев веткоядными животными (антилопами, жирафами и др.) приводит к тому, что их кроны смыкаются. В итоге учащаются пожары, деревья не успевают восстанавливаться, а саванна перерождается в заросли кустарников. Об этом мы еще будем говорить при рассмотрении последствий заноса в экосистемы саванн вируса коровьей чумы.

Кроме того, при недостаточном потреблении растений фитофагами не освобождается место для поселения новых поколений растений.

Подобным образом регулируется равновесие между популяциями видов фитопланктона и зоопланктона. Активно поедаемые водоросли быстро размножаются. Некоторые водоросли, напротив, защищаются от выедания специальными выростами на твердых панцирях (как диатомовые), или объединением в большие колонии, которые не могут быть отфильтрованы рачками. Колониальными формами представлено большинство видов цианобактерий. Защите водорослей от выедания помогает их способность

образовывать покоящиеся стадии, играющие ту же роль, что и банки семян у растений. Наконец, некоторые водоросли заглатываются планктонными животными-фитофагами, но не перевариваются и выделяются с экскрементами живыми.

Для обеспечения экологического равновесия в паре «фитофаг – растение» адаптаций растений и животных, как правило, недостаточно. Оно возможно только в случае, если имеется зоофаг, который контролирует плотность фитофага. В экосистемах тундры для оленей контролирующим видом является волк. В Калифорнии в морских экосистемах континентального шельфа Тихого океана экологическое равновесие поддерживает «трио»: бурая водоросль *Microcystis*, морской еж и калан.

По этой причине невозможно экологическое равновесие, если из экосистемы исчез хищник или в нее внедрился вид-фитофаг, для которого нет контролирующего его хищника. В такой ситуации рост популяций фитофагов приобретает экспоненциальный характер (см. 10.4), что приводит ее к краху. Такова история интродукции северного оленя на острова. От 25 особей (4 самца и 21 самка), завезенных в 1911 г. на остров Святого Павла (Берингово море), к 1938 г. сформировалась популяция из 2000 оленей. Однако затем последовал спад численности, и к 1950 г. сохранилось всего 8 особей. Причина краха популяции – отсутствие в пищевой цепи третьего звена – хищника.

При разведении сельскохозяйственных животных плотность популяций фитофагов регулируется человеком, который сам устанавливает норму потребления фитомассы животными. В большинстве случаев при этом норма оказывается завышенной, что ведет к развитию процессов пастбищной депрессии в экосистемах (см. 14.3.6).

### Контрольные вопросы

1. Расскажите об адаптации, которые позволяют растениям защищаться от фитофагов?
2. Как фитофаги преодолевают «оборону» растений?
3. Почему для устойчивого экологического равновесия в звене пищевой цепи «растение – фитофаг» необходим хищник или паразит?

### 6.3.2. Взаимоотношения «хищник – жертва»

Взаимоотношения «хищник – жертва» представляют звенья процесса передачи вещества и энергии от фитофагов к зоофагам или от хищников низшего порядка к хищникам высшего порядка. По характеру этих отношений различают три варианта хищников:

а) собиратели. Хищник собирает мелких достаточно многочисленных подвижных жертв. Такой вариант хищничества характерен для многих видов птиц (ржанок, зябликов, коньков и др.), которые затрачивают энергию только на поиск жертв;

б) истинные хищники. Хищник преследует и убивает жертву;

в) пастбищники. Эти хищники используют жертву многократно, например, оводы или слепни.

Стратегия добывания пищи у хищников направлена на обеспечение энергетической эффективности питания: затраты энергии на добывание пищи должны быть меньше энергии, получаемой при ее усвоении. Истинные хищники делятся на «жнецов», которые питаются обильными ресурсами (например, планктонные рыбы и даже усатый кит), и «охотников», которые добывают менее обильный корм. В свою очередь «охотники» делятся на «засадников», подстерегающих добычу (например, щука, ястреб, кошка, жук-богомол), «искателей» (насекомоядные птицы) и «преследователей». Для последней группы поиск пищи не требует больших затрат энергии, но ее нужно много, чтобы овладеть жертвой (львы в саваннах). Впрочем, некоторые хищники могут сочетать элементы стратегии разных вариантов охоты (Бродский, 2006).

Как и при отношениях «фитофаг – растение», ситуация, при которой все жертвы будут съедены хищниками, что в конечном итоге приведет и к их гибели, в природе не наблюдается. Экологическое равновесие между хищниками и жертвами поддерживается специальными механизмами, снижающими риск полного истребления жертв. Так, жертвы могут:

– убежать от хищника. В этом случае в результате адаптаций повышается подвижность и жертв, и хищников, что особенно характерно для степных животных, которым негде прятаться от преследователей («принцип Тома и Джерри»);

– приобретать защитную окраску («притворяться» листьями или сучками) или, напротив, яркий цвет, например красный, пре-

дупреждающий хищника о горьком вкусе. Общеизвестно изменение окраски зайца в разные времена года, что позволяет ему маскироваться летом в траве, а зимой на фоне белого снега. Адаптивное изменение окраски может происходить в разных стадиях онтогенеза: детеныши тюленей белые (цвет снега), а взрослые особи черные (цвет скалистого побережья);

– распространяться группами, что делает их поиск и промысел для хищника более энергоемким;

– прятаться в укрытия;

– переходить к мерам активной обороны (травоядные, имеющие рога, колючие рыбы), иногда совместной (овцебыки могут занимать «круговую оборону» от волков и т.д.).

В свою очередь хищники развивают не только способность к быстрому преследованию жертв, но и обоняние, позволяющее по запаху определить место нахождения жертвы. Многие виды хищников разрывают норы своих жертв (лисы, волки).

В то же время сами они делают все возможное для того, чтобы не обнаружить своего присутствия. Этим объясняется чистоплотность мелких кошачьих, которые для устранения запаха много времени тратят на туалет и закапывают экскременты. Хищники одевают «маскировочные халаты» (полосатость щук и окуней, делающих их менее заметными в зарослях макрофитов, полосатость тигров и т.д.).

Полной защиты от хищников всех особей в популяциях животных-жертв также не происходит, так как это привело бы не только к гибели голодающих хищников, но в конечном итоге – к катастрофе популяций жертв. В то же время при отсутствии или снижении плотности популяции хищников ухудшается генофонд популяции жертв (сохраняются больные и старые животные) и ввиду резкого увеличения их численности подрывается кормовая база.

И.В. Стебаев образно сравнивает отношения видов-хищников и их жертв с отношениями между двумя флотами, каждый из которых постоянно усиливает свою огневую мощь и наращивает толщину брони. Но эти флоты никогда не вступают в генеральное сражение.

Еще более образно описал процессы коэволюции потребляемых и потребляющих видов Р. Риклефс (1979): «Каждому эволюционному преимуществу, возникшему в одной популяции, противопоставляются новые приспособления, развивающиеся у дру-

гой популяции. Живой мир подобен зазеркальному миру Алисы, где каждый должен бежать как можно быстрее для того, чтобы оставаться на месте» (с. 223).

Тем не менее, даже при столь богатом арсенале средств защиты у жертв и нападения у хищников экологическое равновесие в паре «хищник – жертва» только за счет их биотических потенциалов невозможно. И в этом случае, как и в отношениях фитофагов и растений, необходимо третье звено пищевой цепи – естественный «враг» хищника – хищник более высокого порядка или паразит.

В зависимости от характера жертвы и типа хищника (истинный, убивающий жертву сразу, или пастбищник, использующий ее многократно), возможна разная зависимость динамики их популяций. При этом картина осложняется тем, что хищники редко бывают монофагами (т.е. питающимися одним видом жертвы по типу «преследования»). Чаще всего, когда истощается популяция одного вида жертвы и ее добыча требует слишком больших затрат сил, хищники переключаются на другие виды жертв. Кроме того, одну популяцию жертв может эксплуатировать несколько видов хищников и паразитов.

По этой причине часто описываемый в экологической литературе эффект зависимости численности популяций жертв и хищников – пульсация численности популяции жертвы, за которой с некоторым запаздыванием пульсирует численность популяции хищника («эффект Лотки – Вольтерры») – наблюдается редко.

Между биомассами хищников и жертв устанавливается достаточно устойчивое соотношение. Так, Р. Риклефс приводит данные о том, что соотношение биомасс хищника и жертвы колеблется в пределах 1:150 – 1:300. В разных экосистемах умеренной зоны США на одного волка приходится 300 мелких белохвостых оленей (вес 60 кг), 100 крупных оленей вапити (вес 300 кг) или 30 лосей (вес 350). Такая же закономерность выявлена в саваннах.

При интенсивной эксплуатации популяций фитофагов человек нередко исключает из экосистем хищников (в Великобритании, к примеру, есть косули и олени, но нет волков; в искусственных водоемах, где разводят карпа и другую прудовую рыбу, нет щук). В этом случае роль хищника выполняет сам человек, изымая часть особей популяции фитофага. При этом он должен руководствоваться экологическими нормативами «максимально

допустимого урожая, МДУ», отражающими скорость восстановления плотности популяций (см. 11.2).

Особый вариант хищничества наблюдается у растений и грибов. В царстве растений встречается порядка 500 видов, способных ловить насекомых и частично их переваривать с помощью протеолитических ферментов. Хищные грибы образуют ловчие аппараты в виде маленьких овальных или шаровидных головок, расположенных на коротких веточках мицелия. Однако самый распространенный вид ловушки – клейкие трехмерные сети, состоящие из большого числа колец, образующихся в результате ветвления гиф. Хищные грибы могут ловить достаточно крупных животных, например, круглых червей. После того, как червь запутается в гифах, они прорастают внутрь тела животного и быстро его заполняют. Весь процесс продолжается около суток (Ручин, 2006). Механизмы регулирования численности хищников и жертв для этих вариантов трофических отношений организмов не изучены.

### Контрольные вопросы

1. Как жертвы «обороняются» от хищников?
2. Как хищники совершенствуют систему преследования жертв?
3. Какие дополнительные условия необходимы для формирования экологического равновесия в паре «хищник – жертва».
4. Почему «эффект Лотки – Вольтерры» в природе проявляется не всегда?

### 6.3.3. Взаимоотношения «паразит – хозяин»

*Паразит* – это организм, который питается за счет другого организма, называемого *хозяином*. Это очень разнообразная группа организмов (животные, растения, грибы, бактерии), которую изучает специальная наука – паразитология.

**Влияние паразитов на хозяев.** Паразиты не убивают хозяев, а длительное время используют их как пищевой ресурс и убежище, лишь сокращая длительность жизни и плодовитость «организма-дома». Паразиты, как правило, снижают устойчивость хозяев к стрессу холода, дефицита ресурсов и др.

Паразиты близки к хищникам-пастбищникам, но в отличие от последних, которые используют несколько жертв, паразит связан

с одним организмом-хозяином (а если с несколькими, то меняет их в ходе жизненного цикла).

В естественных экосистемах взаимоотношения «паразит – хозяин» являются одним из важных факторов поддержания экологического равновесия. Особенно велика их роль при контроле плотности популяций крупных животных, у которых нет естественных врагов-хищников (слон, бегемот, крокодил, лев и др.). При отсутствии паразитов их отношения с жертвами могли бы быть нарушены. Велика роль паразитов в регулировании плотности популяций деревьев тропического леса. В этом случае у каждого вида дерева контролирующую роль играет своя группа патогенов. Особо важную роль играют паразиты, которые контролируют рост популяций деревьев-доминантов (их называют *генералистами*) и не позволяют им вытеснять из сообщества менее обильные виды. Таким образом, деятельность паразитов оказывается важнейшим условием повышения биологического разнообразия и устойчивости этих экосистем. Повышается видовое богатство луговых сообществ под влиянием полупаразитов, которые сдерживают численность популяций доминантов с высокой конкурентной способностью.

В процессе длительной коэволюции (взаимоприспособления) паразитов и хозяев вырабатываются специальные механизмы, которые позволяют им устойчиво сосуществовать.

**Защитные реакции хозяев.** Для защиты от паразитов у хозяев вырабатываются следующие адаптации:

– иммунный ответ организма, т.е. возникновение биохимических реакций, которые сдерживают массовое развитие паразитов;

– сбрасывание зараженных частей (это особенно характерно для растений-хозяев, которые сбрасывают сильно зараженные листья). В этом случае паразиты продолжают жить уже как детритофаги;

– выработка устойчивости к влиянию паразитов за счет быстрого роста здоровых тканей взамен пораженных (это имеет место при паразитировании тли);

– изоляция органов поражения как «зеленых островов» (формирование галлов у дуба, орешника и других растений после того, как насекомое-паразитоид отложит в ткани листа яйцо);

– уменьшение плотности популяций хозяев, что снижает вероятность распространения паразита и заражения им. Зараженные животные менее подвижны и становятся более легкой добычей хищников, которые таким образом снижают долю зараженных особей в популяции;

– формирование гетерогенных популяций хозяев, в составе которых есть экотипы (см. 9.3.4), устойчивые к паразитам. Эти экотипы являются основой адаптивной селекции на повышение устойчивости культурных растений к патогенам.

В естественных экосистемах формирование экологического равновесия между популяциями паразитов и их хозяев – нормальное явление. При этом в отличие от отношений «фитофаг – растение» или «хищник – жертва», оно возможно без третьего участника. В силу того, что паразиты связаны с ограниченным кругом хозяев, эта связь математически описывается проще, чем связь между хищниками и их жертвами. Во многих случаях проявляется модель Лотки – Вольтерры: плотность популяций обоих видов изменяется циклически, но пики плотности паразитов запаздывают по отношению к пикам плотности хозяев.

**Влияние человека на отношения «паразит – хозяин».** В сельскохозяйственных экосистемах заражение скота паразитами, к которым у животных нет иммунитета, может привести к гибели многих животных. Представляют опасность взаимоотношения паразитов и человека, который может заболеть гельминтозами, вызываемыми разными видами глистов, лямблиозом (при заражении простейшим – лямблией), болезнями бактериальной и вирусной природы.

Отсутствие иммунитета к грибам-паразитам характерно для многих видов культурных растений. Наиболее распространенными патогенами из числа этих паразитов являются виды, вызывающие ржавчину, которая поражает хлебные злаки и многие плодовые культуры – виноградную лозу, яблоню и др. В большинстве случаев человек вынужден компенсировать отсутствие иммунитета у растений использованием специальных препаратов-фунгицидов, которые достаточно опасны для окружающей среды. Современные методы генетики и селекции позволяют вести отбор на повышение иммунитета к патогенам. К примеру, устойчив к грибным заболеваниям гибрид пшеницы и ржи (трити-

кале). Особенно эффективны методы генной инженерии (создание генетически модифицированных растений).

Катастрофическими бывают последствия заноса человеком паразитов в новые районы, где у их потенциальных хозяев отсутствуют механизмы защиты. В XX в. произошли ботанические катастрофы. В Америке погиб зубчатый каштан – *Castanea dentata* от занесенного из Китая паразитического гриба *Endothia parasitica*, вызывающего «рак каштана» (заражение произошло от китайского каштана, который был использован для создания гибрида с местным видом). В Европе от «голландской болезни», вызываемой грибом *Ophiostoma ulmi*, который переносится жуком-короедом, почти полностью исчез вяз.

К еще более серьезным последствиям привело распространение вируса «коровьей чумы» в саваннах Африки. Из-за этого вируса, который первоначально вызвал болезни у домашнего скота, а затем порастил многие виды диких крупных копытных животных, резко снизилась интенсивность поедания фитофагами растительности саванны, и в первую очередь ее древесно-кустарникового компонента, что сказалось на его отношениях с травяным покровом саванны. Кустарники и деревья стали бурно разрастаться, подавляя травы, что увеличило количество пожаров, которые при таком сомкнутом древесном пологе стали более частыми и верховыми, охватывающими не только травяной ярус, но и деревья. После пожаров деревья отрастали плохо и замещались кустарниками, корневища которых позволяли им сохраняться во время пожара.

Только в 1970-е годы, когда удалось снять влияние на экосистемы вируса «коровьей чумы», вылечив от болезни домашний скот, поставивший паразита популяциям диких животных через выделения слюны на пастбищах, где их выпас чередовался, процесс был остановлен. Восстановились плотность популяций животных, питающихся ветками, и баланс между древесно-кустарниковым и травяным компонентами экосистемы саванны, которая приобрела первоначальный облик.

Впрочем, в некоторых случаях популяции за несколько поколений сами вырабатывают иммунитет к новому для них паразиту. Так случилось с кроликом, который был интродуцирован из Европы в Австралию (см. 10.4). Аналогично протекают самые тя-

желые эпидемии у человека, что иллюстрирует история массового заболевания чумой, которая распространялась блохами, обитающими на крысах. В начале эпидемии она буквально косила людей, и число заболевших и умерших было очень велико, но дальше смертность снижалась, так как незаболевшие уже имели иммунитет, а у переживших болезнь он формировался. По этой причине спустя всего несколько лет эпидемии быстро шли на спад. Р. Риклефс (1979) приводит данные об эпидемиях чумы в разных районах мира в разные годы. Так, в Индии при эпидемии, которая началась в 1953 г., заболело 20539 человек, из которых 70 % умерло. В последующие годы число заболевших и уровень смертности быстро снижались и составляли соответственно 6730 и 84,5 % (1954 г.), 705 и 23,1 % (1955 г.), 331 и 20,6 % (1956 г.). В считанные дни и недели отмечается спад числа больных при эпидемиях гриппа.

### **Контрольные вопросы**

1. Чем паразиты отличаются от хищников?
2. Расскажите о разнообразии паразитов.
3. Какие защитные реакции против паразитов вырабатываются у хозяев?
4. Расскажите о нарушении экологического равновесия в паре «паразит – хозяин» при вмешательстве человека.

### **6.4. Мутуализм**

*Мутуализм* – это форма взаимоотношений организмов, при которых взаимодействующие партнеры получают обоюдную пользу.

Отношениями мутуализма связаны организмы, не конкурирующие за ресурсы. Мутуализм включает разнообразные формы сотрудничества – от облигатного (симметричного или асимметричного), при нарушении которого гибнут оба или один из сотрудничающих партнеров, до факультативного, которое помогает выживать партнерам, но не является для них обязательным (т.н. *протокооперация*). Рассмотрим основные варианты мутуализма.

### 6.4.1. Наиболее важные варианты мутуализма

**Растения и микоризные грибы.** Взаимоотношения с грибами (микотрофия) свойственны большинству видов наземных сосудистых растений (цветковых, голосеменных, папоротников, хвощей, плаунов), что во многом облегчило освоение ими суши. Микоризные грибы могут обитать на корнях растений (эктотрофная микориза) и в тканях корней (эндотрофная микориза).

Грибы – гетеротрофы, которые получают из корней растений органические вещества, а у растений за счет разветвленных грибных нитей в сотни и тысячи раз увеличивается всасывающая поверхность. Кроме того, некоторые микоризные грибы не просто пассивно всасывают элементы питания из почвенного раствора, но и одновременно выступают в роли редуцентов и разрушают сложные вещества до более простых. Микоризные грибы могут выделять антибиотики, защищающие корни растений от патогенов.

Микоризные грибы – «дорогое удовольствие» для растений, так как использование их в качестве посредников для обеспечения элементами питания и водой сопряжено со значительными затратами вещества и энергии (1/3 или даже 1/2 продуктов фотосинтеза). По этой причине при улучшении условий минерального питания, например, удобрении лугов, даже типичные микотрофные растения отказываются от микориз и переходят на «самообслуживание». Не тратятся на содержание микориз виды-нитрофилы (распространенные на почвах с высоким содержанием нитратного азота) из семейств маревых, крестоцветных и некоторых других, поселяющиеся на нарушенных местообитаниях, где за счет минерализации органического вещества в почве резко возрастает количество нитратов. При этом микоризы, которыми обладают виды следующих стадий сукцессии восстановления экосистем после нарушений, выделяют вещества, подавляющие «самостоятельные» растения. Это ускоряет процесс вытеснения нитрофилов.

Микоризы нет у водных растений, сравнительно редко она встречается у растений, обитающих в экстремальных условиях – пустынях, горных и арктических тундрах. Как подчеркивает Т.А. Работнов (1992), большинство микотрофов – это мезофиты умеренно богатых почв.

Микоризы у травянистых растений, как правило, невидоспецифичны (т.е. один вид грибов может формировать миокризу у разных видов растений), а у древесных – видоспецифичны. Таким образом, плодовые тела подберезовика, подосиновика, масленка или рыжика образуются за счет продукции фотосинтеза соответствующих видов деревьев.

Поскольку микоризные грибы оплетают корни нескольких рядом произрастающих растений, по ним возможен горизонтальный перенос элементов питания от одного растения к другому по «гифопроводам». Данных о количестве веществ, перекачиваемых по миокризам из одного растения в другое, мало. Можно полагать, что оно невелико, тем не менее смягчает отношения конкуренции и повышает общую устойчивость популяций.

**Растения и микроорганизмы-азотфиксаторы.** Эти отношения обуславливают поступление азота из атмосферы и являются важнейшей составляющей круговорота этого элемента в биосфере, так как вклад прочих естественных каналов поступления азота из атмосферы (с дождями при грозовых разрядах) незначителен. Благодаря человеку в экосистемы может поступать азот с кислотными дождями и при внесении азотных удобрений. Возможны две формы мутуализма растений и бактерий-азотфиксаторов – облигатный мутуализм и протокооперация. В первом случае азотфиксирующие микроорганизмы живут в корнях растений строго определенного вида (бобовых, облепихи, ольхи и некоторых других), вызывая образование клубеньков. Процесс связывания атмосферного азота облигатными азотфиксаторами называется симбиотической азотфиксацией. Во втором случае азотфиксирующие микроорганизмы населяют примыкающую к корням часть почвы (ризосферу) и усваивают органические вещества, которые, как в проточном культиваторе, постоянно выделяются корнями. Такая азотфиксация называется *ассоциативной*. Одни и те же микроорганизмы могут обитать в ризосфере разных видов растений, и потому эти отношения рассматриваются как протокооперация.

В целом ассоциативная азотфиксация требует от растений меньших затрат энергии и преобладает в естественных экосистемах. Однако в агроэкосистемах (см. 13.2.1) ее вклад в баланс азота очень невелик, в них биологическая азотфиксация обеспечивается за счет симбиотического варианта – посевов бобовых растений.

Симбиотические микроорганизмы могут жить и в листьях, пример – водный папоротник азолла, распространенный в тропическом поясе. Связанная с азоллой цианобактерия анабена способна за год фиксировать до 1000 кг/га азота, что является беспспорным рекордом. Для сравнения: посев клевера в средней полосе способен за год фиксировать до 200 кг/га азота, а люцерны в жарких районах с удлиненным полевым периодом и при поливе – до 700 кг/га. (Оптимальная доза внесения азотных удобрений в разных условиях и под разными культурами колеблется от 50 до 200 кг/га.)

Обеспечение новых («мертвых») субстратов азотом является необходимым условием для их зарастания растениями. В теплом климате азот в субстрате накапливается в результате симбиотической азотфиксации: пионерами заселения лавовых потоков, отложений речного аллювия, горных осыпей являются бобовые растения (особенно часто из рода люпин). В более прохладном климате субстрат азот поставляется в результате ассоциативной азотфиксации: новые субстраты зарастают злаками и осоками. В самых суровых условиях Севера пионерами новых местообитаний, которые формируются при таянии ледников, оказываются цианобактерии. Эти уникальные прокариоты обладают способностью и к фотосинтезу, и к азотфиксации.

Мутуалистические взаимоотношения с азотфиксаторами, так же как и содержание микоризы, обходятся растениям очень дорого: на них затрачивается значительное количество продуктов фотосинтеза (около 1/3). Большими затратами органического вещества на симбиотическую азотфиксацию объясняются более низкие урожаи зернобобовых культур по сравнению со злаками.

Тем не менее, на биологическую азотфиксацию агроэкологи возлагают большие надежды, она должна во многом заменить «техногенную азотфиксацию» промышленных предприятий, при которой на производство минеральных азотных удобрений затрачивается очень много энергии. Кроме того, экологически грязным является не только само производство удобрений, но и их использование: при внесении азотных удобрений на поля до 50 % их вымывается в окружающую среду, вызывая ее загрязнение (в первую очередь эвтрофикацию водных экосистем, см. 14.3.6).

**Растения и насекомые-опылители.** Насекомые, переносящие пыльцу, питаются не только нектаром, но и пыльцой. По этой при-

чине отмечены случаи участия насекомых в опылении даже таких типично ветроопыляемых растений, как злаки. Насекомые-опылители переносят пыльцу с одного цветка на другой на большие расстояния, чем ветер. Если пыльца деревьев за время, пока рыльцевая поверхность сохраняет способность ее воспринимать, может быть перенесена ветром не более чем на 70 м (у трав – менее 10 м), то за это время шмели переносят пыльцу на расстояние до 3 км. Радиус переноса пыльцы пчелами обычно ограничен 1 км.

Существуют два основных направления развития мутуализма растений и насекомых: узкая и широкая специализация (т. е. в направлении облигатного мутуализма и протокооперации). При узкой специализации эволюция ведет к ограничению числа опылителей: происходит усложнение строения цветка (как у бобовых или губоцветных) таким образом, что нектар становится доступным только для насекомых с определенным типом строения тела (в первую очередь ротового аппарата). Высшее достижение этого варианта эволюции – взаимоотношения опылителей и некоторых представителей орхидных, которые привлекают самцов насекомых-опылителей, имитируя облик и половые феромоны самок.

При широкой специализации спектр опылителей возрастает, такой спектр опылителей имеют представители семейства сложноцветных. Этим объясняется их высокая устойчивость в антропогенно нарушенных экосистемах с обедненным видовым составом опылителей. По этой причине в современном нарушаемом человеком мире обязательный мутуализм растений и насекомых менее выгоден для обоих партнеров, чем протокооперация.

Эффективность протокооперации возрастает благодаря неодновременному цветению разных видов растений, опыляемых одним видом насекомых. Более того, как правило, насекомые посещают цветки именно в апогей их цветения, когда продукция нектара максимальна. (Пчеловоды прекрасно знают, что их подопечные сначала посещают один вид растения и только после того, как его цветки минуют пик нектарообразования, переключаются на сбор нектара с цветков другого вида).

Кроме энтомофилии существуют другие варианты опыления растений животными, например, *орнитофилия*. Общее число видов птиц, способных опылять цветки, превышает 2 тысячи. Особенно много опылителей среди колибри. Реже встречается опы-

ление цветков млекопитающими. Австралийские кенгуру опыляют кустарнички из рода дриандра (они пьют обильный нектар, переходя от цветка к цветку). Высасывают нектар из цветков мелкие обезьяны и сумчатые летяги. Сумчатые сони и летучие собаки охотятся за насекомыми, ночующими в цветках.

**Растения и животные, распространяющие их семена.** Распространение плодов (и семян) растений с помощью животных – *зоохория* – широко представлено в природе. Различаются несколько вариантов зоохории: *эндозоохория* – при поедании плодов, *синзоохория* – «сознательный» перенос плодов в запасники, *эпизоохория* – пассивный перенос плодов на поверхности тела. Основными агентами-распространителями эндозоохорных плодов являются птицы, медведи, копытные, насекомые. Семена растений проходят через пищеварительный тракт животных без повреждений, а их всхожесть даже повышается.

Кроме плотных покровов, защищающих семена от переваривания, существуют другие приспособления для зоохории. Так, на семенах растений, распространяемых муравьями (многие губоцветные, лилейные, маковые, молочайные, лютиковые, сложноцветные) имеются специальные придатки, богатые маслом, которые привлекают муравьев и используются ими в пищу. Сухие зоохорные плоды снабжены различными крючочками и щетинками для прикрепления к шерстному покрову животных, например у репейничка, череды, чернокорня.

С помощью животных распространяются споры некоторых видов грибов и мхов.

**Растения и муравьи.** В общей сложности известно около 3 тысяч видов растений, с которыми сотрудничают муравьи. Кроме уже рассмотренной выше зоохории (мирмекохории) описано множество более сложных вариантов мутуализма муравьев и растений, когда насекомые, получая пищу от растений, защищают их от других фитофагов. Появилось даже понятие «муравьиные деревья», которым обозначаются многочисленные варианты мутуализма муравьев и деревьев тропических лесов. В этом биоме (см. 13.1.6) муравьи играют роль основного зоофага, контролирующего популяции основных фитофагов и детритофагов – термитов. Муравьи охраняют деревья от фитофагов и питаются либо специальными комочками питательных веществ, выделяемых де-

ревьями, либо обитающими на деревьях тлями. Деревья извлекают из этого сотрудничества двойную пользу, так как, с одной стороны, защищены от муравьев-листорезов и других прожорливых фитофагов (личинок, гусениц, слизней, жуков-точильщиков), а с другой – получают дополнительные элементы минерального питания из детрита, накапливающегося в муравьиных гнездах (часто в гнездо проникает воздушный корень дерева).

Муравьи устраивают свои жилища внутри стволов, ветвей, листьев или заселяют лианы, которые обвивают «муравьиное дерево». У южноамериканской цекропии муравьи живут в полых стеблях, у видов рода акация – в колючках. Целые галереи ходов создают муравьи в стволах дерева макаранга, причем, семья муравьев каждого дерева распознает своих членов по запаху и не допускает представителей семей других деревьев. Исследованы многие виды лиан, на которых живут муравьи. Наиболее известная из них – дишидиа: жилища муравьев на листьях этой лианы напоминают кувшинчики.

Совсем недавно стало известно о поразительных отношениях муравьев с одним из видов тропических деревьев Амазонии – *Duroia hirsute*. Обычно тропические леса отличаются очень высоким видовым богатством – на одном гектаре можно насчитать десятки и даже сотни видов деревьев. Однако местное население давно знало о «чертовых садах», где растет только *Duroia*. Оказалось, что садоводами являются муравьи, которые живут в полостях стеблей дерева и, чтобы жилищ было больше, уничтожают все другие виды деревьев, впрыскивая в жилки листьев муравьиную кислоту, которая действует как сильный гербицид.

**Животные и микроорганизмы, населяющие их пищеварительный тракт.** Большинство животных, включая человека, но особенно травоядные, сами не в состоянии переваривать пищу, так как не имеют ферментов, разрушающих целлюлозу, и эту роль играют микроорганизмы – простейшие и бактерии, которые живут в их желудочно-кишечном тракте.

Кишечный тракт термитов заселен жгутиковыми, которые способствуют усвоению целлюлозы, превращая ее в сахара. Любопытно, что появляющиеся на свет молодые термиты облизывают анальные отверстия взрослых животных и таким образом

заражают себя симбионтами. В свободном состоянии жгутиковые, населяющие кишечник термитов, не встречаются.

В кишечном тракте гладких китов среди 1000 видов бактерий были найдены даже те, которые могут разрушать органические вещества, присутствующие в нефтепродуктах. Возможно, что наличием таких симбионтов объясняется сравнительно высокая устойчивость этого вида китов к нефтяному загрязнению океана.

Большую роль микроорганизмы-мутуалы играют в жизни человека, причем ими заселен не только пищеварительный тракт, но и поверхность многих других органов – кожи, печени, почек и др. По некоторым данным, общая биомасса бактерий в теле одного человека может достигать 5 кг. Если эти мутуалы уничтожаются (скажем, при длительном приеме антибиотиков), то состояние человека ухудшается. Особенно опасна потеря полезной микрофлоры в пищеварительном тракте. Чтобы восстановить нормальное пищеварение, приходится принимать специальные бактериальные препараты. Способствуют восстановлению этой микрофлоры кисломолочные продукты (бифидок, биокефир, биоряженка и др.).

**Микробные консорциумы.** Сообщества микроорганизмов, в отличие от сообществ видов более высокого уровня организации, функционально связаны и формировались в процессе коэволюции (Заварзин, 2003). Эти связи настолько тесные, что несколько видов бактерий (а иногда и протистов) функционируют как единое целое. Пример микробных консорциумов – цианобактериальные маты на морских и пресноводных мелководьях. Они состоят из нескольких слоев бактерий, различающихся по функциональной роли. Верхний слой этого «пирога» образуют продуценты-цианобактерии, его толщина – не более 1 мм. Глубже расположены слои бактерий-консументов и редуцентов. Поскольку разрушение органического вещества происходит поэтапно, то в «пироге» может быть до 4 слоев из разных групп бактерий. Самые мощные бактериальные маты (толщиной до нескольких сантиметров) образуются серобактериями в гидротермальных экосистемах (см. 13.1.5).

Микробоценозы формируются также населением кишечного тракта животных.

**Микроэкосистемы бромелий.** Из числа экзотических вариантов мутуализма растений и гетеротрофов, изученных в последнее

время, поражают отношения тропических эпифитных бромелий и гетеротрофов. Эпифиты, оторванные от почвы, всегда испытывают дефицит в элементах минерального питания. Бромелии «решили» эту проблему следующим образом. В прикорневых розетках листьев у них формируются «водоемы», в которых расположены специальные корни, всасывающие питательные вещества из воды. «Водоемы» – это маленькие экосистемы, в состав которых входят бактерии, разрушающие детрит, личинки комаров (мирных животных) и стрекоз (хищников, питающихся личинками комаров). Как оказалось, личинки стрекоз способствуют сохранению азота в «водоеме», поскольку препятствуют потерям этого элемента при превращении личинок во взрослых комаров, которые улетели бы и унесли с собой питательные элементы. Разумеется, рано или поздно из личинки стрекозы получится взрослое насекомое, которое также покинет микроэкосистему и унесет с собой часть элементов минерального питания. Но до того, как это произойдет, личинка длительное время поставляет экскременты, которые разлагаются бактериями до соединений, доступных корням бромелии.

**Прочие формы мутуализма.** Широко распространен мутуализм водорослей и простейших в океанических экосистемах. Некоторые простейшие, после поедания водорослей, используют их хлоропласты, причем они продолжают работать в теле простейшего до тех пор, пока не изнаются, после чего перевариваются. Это соответствует симбиотической гипотезе формирования растительной клетки: хлоропласты рассматриваются как «потомки» цианобактерий.

Как протокооперация (хотя и весьма слабая) могут рассматриваться взаимоотношения между бобовыми и злаками в сеяных травостоях: бобовые за счет связи с симбиотическими азотфиксирующими бактериями улучшают условия обеспечения злаков азотом, а вертикально ориентированные листья злаков, пронзающие густой травостой бобовых, понижают уровень конкуренции за свет.

Известно множество других «экзотических» вариантов мутуализма: разведение грибов муравьями и жуками; отношения африканской птицы медоуказчика и капского медоеда (птица находит пчелиное гнездо, а медоед вскрывает его); отношения чистильщиков (птиц, рыб) и их «клиентов».

#### 6.4.2. Симбиотические организмы

Наряду с облигатными и факультативными формами сотрудничества разных видов организмов, существуют еще и «супероблигатные» формы, которые являются настолько тесными, что можно говорить о симбиотических «организмах второго порядка».

**Лишайники.** Устойчивый симбиоз гриба и водоросли (иногда при участии цианобактерий). Водоросль обеспечивает гриб органическими веществами, гриб водоросль – водой и минеральными элементами. Цианобактерии фиксируют атмосферный азот. Этот вариант обязательного мутуализма представлен весьма широко: в настоящее время описано около 20 тысяч видов лишайников.

Лишайники первыми заселяют поверхность скал и широко распространены на Севере в условиях крайней скудости ресурсов тепла и элементов минерального питания.

Долгие годы в литературе ведется дискуссия о симметричности отношений гриба и водоросли в лишайнике. В последние годы все чаще эти отношения рассматриваются как асимметричные: большую «выгоду» от симбиоза получает гриб («водоросль – это царица, плененная жестоким драконом»).

**Хемоавтотрофные бактерии и низшие животные.** Червеобразные животные-вестиментиферы (тип погонофоры) в стадии личинки являются типичными гетеротрофами со ртом, пищеварительным каналом и анусом. Однако после того как они заглатывают серобактерии, происходит редукция органов пищеварения, формируется особая ткань – трофосома, клетки которой заполняются серобактериями. Трофосома пронизана кровеносными сосудами, по которым бактериям доставляются  $H_2S$ ,  $O_2$  и  $CO_2$ . Газообмен с гидротермальными водами происходит за счет щупалец (красных придатков), корона которых увенчивает тело животного. Эти придатки играют роль жабер, а красный цвет объясняется высоким содержанием гемоглобина. Таким образом, вестиментиферы становятся «симбиотическими автотрофами». В результате мутуализма бактерии получают неорганические вещества, а животное – органические вещества.

Содержание сероводорода в среде, где обитают вестиментиферы, таково, что может погибнуть любой другой организм. Их

спасает особый тип гемоглобина, который связывает не только кислород, но и серу. Мутуализм позволяет вестиментиферам очень быстро расти и достигать длины 2,5 м.

В.В. Малахов считает, что мутуализм вестиментифер и бактерий возник в результате развития пищевых отношений типа «хищник – жертва». В гидротермальных оазисах океана и сейчас существуют свободноживущие серобактерии, которые формируют «маты», служащие пищей для многих животных. Начав с питания такими свободноживущими бактериями, вестиментиферы со временем вступили с ними в отношения мутуализма.

Подобным образом питаются и другие погонофоры, связанные отношениями мутуализма уже не с серобактериями, а с метанобактериями. Бактерии используют метан, образующийся в нефтяных пластах и поступающий в океан по трещинам в плитах литосферы. Это позволяет использовать погонофор в качестве биологических индикаторов месторождений нефти.

Недавно описан более сложный мутуалистический консорциум малощетинкового червя *Olavius algarvensis*, обитающего в верхнем слое донных отложений Средиземного моря. Как и у вестиментифер, у этого червя редуцированы пищевой тракт, рот и анус, но в его теле живут сразу четыре вида бактерий-хемоавтотрофов, использующих энергию химических реакция для синтеза органического вещества из диоксида углерода. Бактерии одного вида восстанавливают сульфаты до сульфидов, другого – окисляют сульфиды и образуют сульфаты. Сульфаты бактерии поглощают из поверхностных слоев донных осадков, а сульфиды – из более глубоких слоев. Таким образом, перемещаясь в грунте, червь может менять источники энергии для хемосинтеза. Кроме того, в червях есть бактерии, утилизирующие продукты азотного обмена, и потому они не выделяются наружу, а повторно используются для нужд самого червя и консорциума бактерий.

**Кишечнополостные и водоросли.** В теле коралловых полипов, заключенных в известковый скелет, поселяются одноклеточные зеленые водоросли динофлагелляты, масса которых составляет до половины биомассы полипа. Они снабжают животное органическим веществом, а животное поставляет водорослям питательные элементы и дает убежище. В отличие от погонофор, кораллы являются гетеротрофами, которые питаются зоопланктоном. Водоросли лишь

помогают наиболее эффективно использовать вещества, полученные при гетеротрофном питании. Этим мутуализмом объясняется быстрый рост коралловых рифов. Система «полип – водоросль» – открытая, полип выделяет слизь, с которой может удаляться и избыток водорослей, дополнительные питательные элементы поступают в систему при поедании полипом планктона.

### **6.4.3. Мутуализм человека с сельскохозяйственными животными и культурными растениями**

Этот вариант мутуализма является протокооперацией, тем не менее, ни человек при современной плотности населения на планете не может обойтись без сельскохозяйственных животных и растений, ни корова, пшеница или рис не могут выжить без человека. Причиной мутуализма является искусственный отбор, в результате которого из «эгоистических» побуждений человек усиливал у растений и животных эксплерентность и снижал патентность и виолентность, что лишило эти организмы способности жить без его опеки. Особенно активно это направление селекции развивалось в 1960-1970-е гг., когда в странах субтропического и тропического поясов произошла Зеленая революция (см. 13.2.1)

В настоящее время задачей становится не столько повышение продукционного потенциала культурных растений и животных, сколько усиление их адаптивного потенциала, т.е. устойчивости («самостоятельности»). Появилось даже понятие «дедоместикация животных». Разумеется, адаптивная селекция может лишь снизить минимально необходимый уровень опеки человека над возделываемыми культурами и разводимыми сельскохозяйственными животными, но не возвращает им способность к автономному существованию. Сохранение этой формы мутуализма – рок цивилизации.

#### **Контрольные вопросы**

1. Какую роль в жизни растений играют микоризные грибы?
2. Какое количество продуктов фотосинтеза затрачивает растение на «содержание» микоризного гриба?
3. В каких случаях растения могут обходиться без микоризы?
4. Расскажите о симбиотической и ассоциативной азотфиксации.

5. В каких экосистемах преобладает симбиотическая азот-фиксация?

6. Какую роль играет биологическая азотфиксация в экологизации сельского хозяйства?

7. Дайте оценку роли мутуализма и протокооперации в отношениях растений с насекомыми опылителями.

8. Расскажите о роли зоохории в расселении растений.

9. Расскажите о формах мутуализма муравьев и растений.

10. Расскажите о микробных консорциумах.

11. Какую пользу получают гриб и водоросль от совместного существования в составе лишайника?

12. Расскажите о мутуализме млекопитающих и микроорганизмов, населяющих их пищеварительный тракт.

13. Рассмотрите вестиментиферы как пример мутуализма животных и хемотрофных бактерий.

14. Какую роль в жизни кораллов играют связанные с ними водоросли?

15. Почему отношения человека и сельскохозяйственных растений и животных рассматриваются как мутуалистические?

### 6.5. Комменсализм и аменсализм

Мутуализм связан плавным переходом с другим вариантом отношений организмов – *комменсализмом*, при котором сотрудничество выгодно только одному из партнеров. Рассмотрим некоторые наиболее распространенные варианты комменсализма.

«Растения-няни» и их подопечные. Береза или ольха могут быть «няней» для ели: «няня» защищает всходы ели от прямых солнечных лучей, на открытом месте елочки вырасти не смогут. В таких же отношениях состоят кустарники из семейств губоцветных и сложноцветных с южноамериканскими кактусами. Кактусы для снижения дневного испарения воды фотосинтезируют при закрытых устьицах (они используют углерод кислот, образованных из захваченного устьицами за ночь углекислого газа) и потому не «потеют». Взрослые кактусы имеют большую фитомассу, и им перегрев не страшен, а молодые могут развиваться только в тени засухоустойчивых кустарников, так как на открытом солнечном свете они гибнут. Весьма характерно, что в более благоприятных климатических условиях (например, при

подъеме в горы, где климат более прохладный) кактусы не нуждаются в «растениях-нянях». Появились данные о том, что «нянями» для всходов луговых трав являются взрослые растения.

**Эпифиты и деревья.** Как комменсализм можно рассматривать отношения эпифитов и деревьев-хозяев, они выгодны для эпифита, но безразличны для хозяев, поскольку эпифиты используют лишь отмершие ткани дерева или скопления пыли и опавших листьев.

Группа эпифитов достаточно разнообразна и включает лишайники, водоросли, мхи, папоротники, цветковые растения. При этом сосудистые эпифиты распространены почти исключительно в тропическом и субтропическом климате. В умеренном климате эпифиты представлены только лишайниками и мхами. Как правило, эпифиты – чистые комменсалы, но есть случаи, когда установлено их отрицательное влияние на дерево-хозяина. При этом отрицательное влияние оказывает не сам эпифит, а его микоризный гриб, который ведет себя как паразит. Если эпифитов очень много, то они создают дополнительную нагрузку на ветви, что может вызвать их поломку. Таким образом, «безвредность» эпифитов для деревьев относительна.

**Детритофаги.** На те популяции, организмы которых поедаются в мертвом состоянии, детритофаги практически не влияют. Однако это положение нельзя абсолютизировать: участвуя совместно с редуцентами в процессе минерализации органического вещества, детритофаги способствуют его возврату в окружающую среду и тем самым росту растений и всех организмов, которые связаны с ними в пищевых цепях.

В почве сконцентрировано огромное разнообразие детритофагов (см. 3.3.2), причем именно благодаря этой армии детритофагов из мертвого органического вещества (в травяных экосистемах в первую очередь корней растений, в лесных – опада) формируется гумус почвы.

Крупные детритофаги, питающиеся трупами животных, называются мусорщиками. Это – ворон, коршун, гриф, шакал, росомаха, барсук, песец и др. Как комменсализм можно рассматривать отношения львов и гиен, подбирающих объедки после пиршества царя зверей.

Среди детритофагов есть и крупные беспозвоночные, например, жук-мертвоед некрофорус, который способен (вдвоем с самкой) закопать труп мыши на глубину до 20 см и там «скормить» его своим личинкам.

Детритофаги водных экосистем по способу добывания и переработки пищи делятся на размельчителей, собирателей, соскребателей, фильтраторов.

**Копрофаги.** Это особая экологическая группа детритофагов, питающихся экскрементами. Большинство копрофагов питается экскрементами травоядных животных, которые усваивают поедаемую растительную массу не более чем на 10 %, остальное выделяется ими в окружающую среду в неперевааренном состоянии. Фауна копрофагов очень разнообразна, особенно в тропиках. Впечатляют данные о копрофагах, перерабатывающих экскременты слонов. Гигантские жуки-навозники (до 6 см длиной) в период дождей способны в течение 24 часов переработать экскременты слона, в разовой «порции» экскрементов весом до 20 кг может находиться до 7 тысяч жуков, привлеченных их запахом. Этим кормом питаются не только взрослые жуки, но и их личинки, вылупляющиеся из яиц, которые жуки откладывают в круглые комочки навоза. Экскрементами крупного рогатого скота питаются дождевые черви, некоторые виды жуков, личинки навозных мух (при этом взрослые мухи чаще питаются цветочным нектаром). Как указывает И. Хански (2010), в коровьих «лепешках» обитает не менее 200 видов организмов. Кроме тех, кто непосредственно питается навозом (копрофагов), в этом сообществе участвуют хищники, некрофаги, питающиеся трупами, и микофаги, питающиеся грибами.

Многие копрофаги специализированы для «переработки» определенного типа экскрементов, что создало проблемы после появления в Австралии крупного рогатого скота и овец, навоз которых местные копрофаги, привыкшие к «вкусу» помета кенгуру, «перерабатывать» отказались. Современное поголовье коров в Австралии превышает 30 млн., их экскременты ежедневно покрывают значительную площадь пастбищ (одна корова в сутки производит в среднем 10 «лепешек»). Для переработки этих «лепешек» из Африки были завезены жуки-навозники. Во многих районах этот эксперимент дал хорошие результаты, и африканским жукам-навозникам там были установлены памятники.

В некоторых случаях животные-фитофаги сами становятся автокопрофагами, то есть потребляют собственные экскременты, что отмечено у зайцев и кроликов. Впрочем, автокопрофагия связана не только с использованием содержащихся в экскрементах питательных элементов, но и с необходимостью обогащения кишечной микрофлоры. Обсуждаются возможности использования специально подготовленных экскрементов как составляющей корма сельскохозяйственных животных.

Копрофагов, питающихся экскрементами хищников, много меньше. Это объясняется тем, что в данном случае корм переваривается более полно, и потому потенциальная пища копрофагов менее питательна. Как правило, экскременты хищников непосредственно разлагаются редуцентами.

Многие детритофаги одновременно являются и хищниками, так как питаются «бутербродами» из мертвого вещества и содержащихся в нем живых бактерий.

**Квартирантство** – «форма отношений, при которой особи какой-либо популяции в качестве укрытий или места жительства используют жилища или тела особей других популяций» (Ручин, 2006, с. 176). Ряд насекомых обитает в норах грызунов, где для них складываются благоприятные микроклиматические условия. В норах большой песчанки (в районе Ашхабада) найдено 212 видов квартирантов, в том числе млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий, моллюсков, насекомых, клещей, ракообразных, червей и др.). Полихеты нередко в качестве квартиры используют раковины раков-отшельников.

**Сотрапезничество** – одновременное или последовательное использование какого-либо ресурса особями популяций разных видов без конкуренции. Многие птицы зимой кормятся на местах пастбы домашних и диких животных и питаются семенами растений, которые становятся доступными после «расчистки» снега.

**Нахлебничество** – потребление остатков ресурсов одной популяцией после другой. Песцы следуют за белыми медведями и подьедают остатки их жертв. Остатки пищи льва или тигра используют гиены.

**Форезия.** Этим термином обозначается перенос одних более мелких видов животных другими (аналог – зоохория у растений). Чаще всего в качестве «пассажиров» выступают клещи, а в каче-

стве транспортного средства – насекомые. Так, клещи переносятся насекомыми-детритофагами, которые питаются трупами животных, экскрементами, гниющими растениями. Это позволяет малоподвижным клещам быстро расселяться. Жуки-навозники иногда перевозят такое количество «пассажиров»-клещей, что вынуждены ползать с поднятыми надкрыльями. Ноги некоторых видов навозных мух имеют вид щеток из-за прилипших к ним нематод-рабдитид. Видимо, далеко не всегда выполнение обязанности транспортного средства безразлично насекомым, форезия может быть переходом от комменсализма к паразитизму.

В некоторых случаях возможны отношения типа *аменсализм* – вредные для одного партнера и нейтральные для другого. Аменсализм представлен в природе как крайний вариант асимметричной конкуренции, когда один вид перехватывает ресурсы у другого, но этот другой столь слаб, что практически не может воспрепятствовать этому. Аменсализмом являются отношения между взрослыми деревьями и всходами деревьев или травами напочвенного покрова в лесу, которые делят ресурсы почвенного питания.

### Контрольные вопросы

1. Какие отношения называются комменсализмом?
2. Расскажите об отношениях «растений-нянь» и их «подопечных».
3. Какие взаимоотношения складываются между эпифитами и деревьями.
4. Какую роль играет детритофагия в жизни экосистем?
5. Расскажите о детритофагах, населяющих почву.
6. Какую роль играют копрофаги?
7. Какие организмы называются мусорщиками?
8. Приведите примеры аменсализма.

### 6.6. Сигнальные взаимоотношения организмов

*Сигнальные взаимоотношения* организмов – это информационные отношения, которые не сопровождаются разделом или передачей от одного организма к другому материально-энергетических ресурсов. Они могут достаточно эффективно влиять на результаты горизонтальных (конкуренция) и верти-

кальных (мутуадизм, хищничество, паразитизм) взаимоотношений. Различают несколько типов сигналов.

**Зрительные сигналы** – основа взаимоотношений насекомоопыляемых растений и насекомых-опылителей, которые опознают растения по яркой окраске венчика. К зрительным сигналам относятся устрашающие позы животных (вздыбленная шерсть, оскал), а также приобретение животными окраски, защищающей от поедания (красный цвет насекомых).

К сигналам этого типа относятся и ложные сигналы – мимикрия, когда организмы «подражают» определенным предметам живой или неживой природы. Насекомые могут, к примеру, подражать животным, которые либо несъедобны, либо опасны (безвредный европейский шершневидный мотылек маскируется под жалящего шершня, самки парусника-притворяшки маскируются под некоторых ядовитых бабочек и т.д.).

**Звуковые сигналы.** Такие сигналы подают птицы, оповещающие друг друга о том, что участок занят, или об опасности. Звуковые сигналы облегчают поиск полового партнера. Сигналом, предотвращающим стычку хищников, является рычание. Дельфины и некоторые насекомые обмениваются звуковыми сигналами на частотах, недоступных человеческому слуху.

**Химические сигналы.** Этот вид сигнальных отношений особенно широко распространен у животных, которые продуцируют специальные сигнальные вещества – феромоны, обладающие сильным запахом и потому действующие при очень низких концентрациях (половые феромоны, феромоны для мечения территории, агрегационные феромоны – при их посредстве собираются вместе муравьи одной семьи, феромоны тревоги и т.д.). Большую роль играют запахи и во взаимоотношениях насекомых-опылителей и растений.

В последние годы описано много фактов влияния химических сигналов растений на интенсивность их поедания фитофагами. Есть данные, что химические сигналы растений могут привлекать энтомофагов и паразитов, которые способны помочь растению справиться с нашествием фитофагов. Кукуруза «зовет на помощь» энтомофагов – выделяет специфические вещества, которые привлекают нематод. Нематоды проникают внутрь тел личи-

нок жуков и заражают их бактериями, которые симбиотически связаны с нематодами, но смертоносны для личинок жуков.

Сигнальные химические взаимоотношения между растениями называются *аллелопатией*. Растения выделяют в окружающую среду биологически активные вещества – *колины*. Они попадают в почву (корневые выделения), в атмосферу (газообразные вещества с сильным запахом) и воду (смывы с листьев). Колины выделяются и при разложении мертвого органического вещества, например, лесной подстилки. Считается, что роль колинов во взаимоотношениях растений вторична, первоначально они вырабатывались растениями для отпугивания насекомых-фитофагов.

Факт существования аллелопатии бесспорен и подтвержден в экспериментах сотни раз. Со времен Теофраста известно, что под пологом грецкого ореха не растут другие плодовые культуры. Под интродуцированными на Кавказ австралийскими эвкалиптами из-за аллелопатических выделений из опавших листьев не могут расти местные виды трав.

Однако роль аллелопатии в естественных экосистемах невелика, так как в них нет условий, при которых концентрация колинов повышается до уровня, когда они могут существенно влиять на растения. Кроме того, длительно совместно обитающие растения адаптируются к аллелопатическим выделениям друг друга. Возможно, что колины корней играют роль в обеспечении равномерности их распределения в почве, подавая сигнал «занято». Колины, образуемые при разложении лесной подстилки, ингибируют возобновление многих видов деревьев.

### **Контрольные вопросы**

1. На какие группы делятся сигнальные взаимоотношения?
2. Расскажите о зрительных сигналах.
3. Приведите примеры звуковых сигналов.
4. Расскажите о разнообразии химических сигналов животных.
5. Что такое аллелопатия и какова ее роль в природе?

### **6.7. Более сложные формы взаимных отношений организмов**

Взаимоотношения организмов могут меняться не только в зависимости от условий среды (обострение конкуренции при уменьшении ресурсов), но и на разных стадиях жизненного цикла. При-

мер тому – взаимоотношения семги и двустворчатого моллюска жемчужницы. Личинки жемчужницы паразитируют в жабрах семги, а взрослые моллюски живут независимо на дне и, фильтруя воду, улучшают условия для жизни рыбы, очень чувствительной к загрязнению. Кроме того, между скоплениями раковин прячется от хищников молодь семги. Уже описанные положительные отношения «растений-нянь» и их подопечных также с возрастом сменяются острой конкуренцией, и подопечные подавляют своих «нянь».

Сложными являются отношения муравьев и жуков-стафилинид. На первый взгляд, эти отношения носят характер комменсализма: муравьи ухаживают за яйцами, личинками и даже взрослыми жуками, которые «квартируются» в муравейнике. На самом деле, эти отношения ближе к типу «хищник – жертва», так как жуки поедают муравьев, и при этом из имеющихся у них на брюшке выростов – трихосом выделяется жидкость, содержащая наркотические вещества и напоминающая алкоголь, которая одурманивает «квартиросдатчиков». Напробовавшись одурманивающего зелья, муравьи становятся малоподвижными и теряют инстинкты, что приводит семьи, заселенные стафилинидами, к гибели.

Неоднозначны и отношения конкурирующих за пищу муравьев – более крупного *Formica pratensis* и более мелкого *F. cunicularia*. Мелкие муравьи не только перехватывают у крупных пищу, но и стимулируют их поисковую активность, то есть наряду с конкуренцией имеют место отношения комменсализма: присутствие муравьев *F. cunicularia* полезно для *F. pratensis*.

Есть примеры более сложных взаимоотношений «паразит – хозяин» – с посредником. Так, гетеротрофное растение-паразит подбельник паразитирует на грибах, разлагающих мертвое органическое вещество, но, кроме того, по гифам микоризного гриба как по шлангу выкачивает питательные элементы из корней ели.

### Темы докладов на семинарских занятиях

1. Роль и разнообразие конкурентных отношений между видами в природе.
2. Механизмы, смягчающие антагонистические взаимоотношения организмов в экосистеме.
3. Человек как фактор разрушения экологического равновесия взаимоотношений организмов в экосистеме.

4. Возможности человека управлять мутуалистическими отношениями.

5. Соотношение роли материальных и сигнальных взаимоотношений в экосистеме.

## ГЛАВА 7. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША

Понятие «*экологическая ниша*» – краеугольный камень в фундаменте теории современной экологии. И как ни парадоксально, его сложность является причиной отсутствия точного определения. Э. Пианка (1981) писал том, что если бы удалось дать точное определение экологической ниши, то экологию можно было бы считать наукой о нишах. О сложности и запутанности проблемы ниши говорит и П. Джиллер (1988).

По Ю. Одуму (1986), экологическая ниша – это «профессия вида в экосистеме» (т.е. из какого сырья он производит органическое вещество, в какой части экосистемы он работает, каков его рабочий график и кто «принимает» его продукцию для дальнейшей переработки).

Понятие «экологическая ниша» – достаточно абстрактное. По этому поводу М. Бигон и др. (1989) пишут: «Важно осознать, что экологическая ниша не есть нечто такое, что можно увидеть глазами. Не нужно и вымерять всевозможные ее проекции на отдельные оси – представление о нише сослужит службу и без этого. Экологическая ниша – отвлеченное понятие, сводящее под общий ярлык все, в чем нуждаются организмы, т.е. все те условия среды, которые необходимы им для поддержания жизнеспособной популяции, а также все потребные для этого ресурсы в необходимых количествах. Следовательно, экологическая ниша – это характеристика организма, или ...вида» (Т. 1, с. 110-111).

### 7.1. Экологическая ниша как многомерное явление

Экологическая ниша – это совокупность экологических факторов (абиотических и биотических, включая ритмику их изменения), необходимых для существования популяции в экосистеме.

Корни понятия «экологическая ниша» теряются в работах зоологов начала XX столетия. Первым его использовал Дж. Гринел, который понимал под нишей пространство, занимаемое видом в экосистеме (хотя термин «экосистема» в то время

еще не был предложен). Ч. Элтон использовал понятие «экологическая ниша» для обозначения способа питания вида, т. е. его места в пищевых цепях. Однако наиболее полное представление о нише связано с именем Дж. Хатчинсона, который рассматривал как экологическую нишу всю сумму связей вида с абиотическими и биотическими факторами.

Поскольку число факторов, определяющих нишу велико, Хатчинсон предложил «n-мерную модель». В этой модели каждому фактору среды соответствует одна ось абстрактного гиперпространства, т.е. пространства с числом осей больше трех (как в физическом пространстве). И в этом гиперпространстве каждый вид, представленный популяцией, занимает определенный гиперобъем. В соответствии с принципом индивидуальности экологии видов (см. 4.2) гиперобъемы ниш разных видов перекрываются, но не совпадают.

Общее число осей гиперпространства ниш выявить крайне трудно, и потому в практической деятельности экологи оценивают экологическую нишу по 1-3 осям-факторам, наиболее важным для данного вида. Обычно в качестве таких осей используются ведущие (лимитирующие) экологические факторы (см. 2.3).

## 7.2. Различия экологических ниш у животных и растений

У животных экологические ниши различаются более четко, чем у растений, так как разные животные потребляют разную пищу (биомасса или детрит различных видов растений, насекомых, рыб, птиц, млекопитающих и т.п.). Например, в африканской саванне вместе живут более десятка копытных животных-фитофагов, но их пищевые ниши различаются. Мелкая антилопа дик-дик обкусывает нижние веточки, антилопа импала и черный носорог объедают кусты на высоте примерно одного метра, а антилопа геренук – на высоте двух метров. Африканский слон обламывает и обдирает ветки деревьев на высоте 2-4 м, однако он может также пастись и на злаковых пространствах, захватывая хоботом и выдирая с корнем пучки травы. Еще на большей высоте находит себе корм жираф (его рост достигает 5 м). Зебры поедают траву целиком, газели питаются самыми низкими травами, а бегемоты – водной растительностью. В итоге использование биомассы растений дифференцированным по нишам сообществ-

вом из многих видов фитофагов оказывается полным и не разрушающим экологическое равновесие. Стадо коров использует фитомассу в 4-7 раз менее эффективно и при этом нарушает целостность травяного покрова.

Дифференцированы экологические ниши и у хищников саванн. Львы охотятся на крупных антилоп и зебр, гепарды – на мелких антилоп.

Достаточно четко дифференцированы экологически ниши у птиц, населяющих таежные леса. Мухоловки-пеструшки ловят насекомых на лету, а вершины деревьев используют как наблюдательный пункт. Крошечный королек собирает насекомых на самых тонких концах ветвей. Клесты живут на верхушках деревьев и кормятся семенами, которые извлекают из шишек. Дятел добывает насекомых из под коры, а пищухи и поползни – из неглубоких трещин в коре. Черный дрозд питается червями и улитками на земле.

Одни животные охотятся днем (большинство видов), другие – только ночью (филины, совы, летучие мыши, сомы). У перелетных птиц ниши в разные периоды года разные и находятся в разных экосистемах, удаленных друг от друга на тысячи километров.

Экологические ниши животных могут быть резко разграничены у особей, представляющих разные стадии онтогенеза (гусеницы и имаго чешуекрылых, личинки и жуки майского хруща, головастики и взрослые лягушки). Взрослые окуни – типичные хищники, а мальки живут за счет мелкого планктона.

У растений экологические ниши различаются не столь четко, так как у всех растений диета одна – из раствора минеральных солей, который они корнями поглощают из почвы, диоксида углерода и солнечного света. Поэтому до начала 1960-х годов понятие экологической ниши применительно к растениям не использовалось, хотя, принцип экологической индивидуальности видов (см. 4.2) был известен с начала XX в. Однако постепенно (в основном благодаря Т.А. Работнову, 1992) оно стало обычным и в отношении к растениям: одни и те же ресурсы разные виды растений используют неодинаково. Д. Тилман даже сказал, что у каждого растения «свой тип фуражирования».

Различия своих «профессий» в экосистеме растения реализуют за счет следующих особенностей.

**Разный тип распределения корневых систем.** В пустыне Гоби авторы наблюдали сообщества из тростника и саксаула (*Haloxy-lon ammodendron*). Тростник – гигрофит-фреатофит, который связан с грунтовыми водами на глубине 8-10 м, саксаул – типичное пустынное дерево с фотосинтезом САМ и укоренением в сухих горизонтах почвы, из которых он извлекает некоторое количество воды. Как показал В.Г. Онопченко, в высокогорьях Кавказа распространены сообщества пустошей, где лишайники занимают самый верхний слой почвы и используют как источник воды и минеральных элементов атмосферные осадки, а в более глубоком горизонте расположена густая сплошная «сетка» из корней злаков, использующих влагу почвы.

**Разное время вегетации.** В период цветения и плодоношения растениям требуется больше ресурсов, и за счет цветения в разное время снижается конкуренция. Эта разновременность цветения («экологическая очередь») до неузнаваемости изменяет внешний облик сообществ, что позволяет ботаникам говорить о феномене смены аспектов. Выдающийся исследователь степей В.В. Алехин выделял в луговых степях под Курском более 10 аспектов по цветущим в разное время видам.

**Разная требовательность к свету.** В лесу одни виды растений приурочены к затененным местам (например, копытень, вороний глаз), а другие – к светлым прогалинам (ежа сборная). Виды подлеска (рябина, лещина, бересклет бородавчатый) довольствуются меньшим количеством света, чем виды высокого древесного яруса.

**Разная требовательность к элементам минерального питания.** Злакам необходим азот, который они получают из почвы. Бобовые могут обходиться практически без него, так как в их корнях живут азотфиксирующие бактерии.

Растения различаются также по взаимоотношениям с насекомыми-опылителями, микоризообразующими грибами, фитофагами и другими факторами, которые определяют состав экосистемы.

### **Контрольные вопросы**

1. В чем состоит основное отличие экологических ниш растений и животных?

2. По каким осям экологических факторов могут дифференцироваться экологические ниши растений?

3. Какие биотические факторы способствуют разделению экологических ниш у растений?

### 7.3. Роль дифференциации ниш для сосуществования видов

Разделение экологических ниш у видов одного типа питания никогда не бывает полным, их ниши перекрываются. Например, заяц может служить пищей и для лисы, и для волка, но волк, кроме того, может нападать и на более крупных травоядных – оленей и даже лосей, а лиса – использовать в пищу мышевидных грызунов. В фенологической последовательности прохождения фаз растениями сравнительно редко цветение одного вида резко сменяется цветением другого, обычно второй вид зацветает в то время, когда первый еще не закончил цветение. Перекрываются распределения видов растений на градиентах ведущих факторов – увлажнения, засоления, освещенности и др. Перекрывание экологических ниш является причиной конкуренции, которая в свою очередь влияет на размер экологических ниш видов.

Пребывание видов одного типа питания в разных экологических нишах снижает уровень конкуренции (см. 6.2) между ними. В литературе описаны десятки примеров разделения (дифференциации) экологических ниш популяциями разных видов по одному из факторов среды. На Кубе обитают два вида крокодилов – острорылый и кубинский, ниши которых дифференцируются по степени солености воды. Острорылый крокодил способен жить в пресных и солоноватых водах, а кубинский – только в пресных. Два вида морских желудей (*Chthamalus stellatus* и *Balanus balanoides*) у побережья Шотландии по разному распределены на литорали: первый вид обитает в ее нижней части при более длительном затоплении, а второй – в верхней при более кратковременном затоплении. Ведущей осью разделения экологических ниш в этом случае является продолжительность затопления. Гиперобъем ниш, разумеется, включает и другие факторы, но для объяснения различий распространения видов оказалось достаточным изучить разделение ниш всего по одной оси – лимитирующего фактора.

Для понимания значения разделения экологических ниш в организации сообществ и экосистем большую роль сыграли экс-

перименты с инфузориями русского эколога Ф. Гаузе. В 1930-х гг. Гаузе сформулировал принцип, получивший впоследствии его имя: «Два вида не могут сосуществовать, если они занимают одну экологическую нишу». (Один из них должен погибнуть, либо уйти в другую экологическую нишу.)

Принцип Гаузе («конкурентное исключение», см. 6.2.3) в природе действует редко. Поскольку число осей у экологической ниши достаточно велико, то сосуществование видов может быть связано с различиями отношений к одному из второстепенных факторов. Во многих случаях одну и ту же нишу поочередно могут занимать несколько видов вследствие «лотереи». Нишу захватывает тот вид, который придет первым. После его гибели эту нишу может занять другой претендент, потом третий и т.д. В фитоценологии такую ситуацию описывает «модель карусели».

Цикл работ, показавших отсутствие конкурентного исключения («модель нейтральности»), был выполнен в тропических лесах, для которых характерно особенно высокое видовое богатство: на одном гектаре может быть до 150 видов деревьев. (Видимо, рекордом является количество видов тропических деревьев в лесном сообществе на острове Борнео – 1186.). Аналогичная ситуация наблюдается в многовидовых сообществах лугов и степей.

Как оказалось, разные виды деревьев занимают одну и ту же нишу, но конкурентного исключения не происходит потому, что популяция каждого вида контролируется своими патогенами. При этом особенно активно патогены (грибы) контролируют популяции наиболее массовых видов, которые представляют угрозу для видов менее обильных и встречающихся рассеянно. В итоге рассеянное распределение вида в пространстве становится фактором, снижающим риск заражения патогенами, а их групповой рост способствует усилению контролирующей функции патогена.

Таким образом, в различных сообществах вклад дифференциации ниш и выравнивания (эволюции видов в направлении повышения сходства их экологии, что позволяет им занимать одну и ту же нишу) различается. Причем роль выравнивания тем выше, чем больше видовое богатство сообществ.

## Контрольные вопросы

1. Расскажите об истории формирования концепции экологической ниши.
2. Проиллюстрируйте принцип деления экологических ниш на примерах различных организмов.
3. В каких случаях возможно сосуществование видов, занимающих одну нишу?

### 7.4. Фундаментальная и реализованная ниши

Д. Хатчинсон предложил различать два варианта ниши – фундаментальную и реализованную.

*Фундаментальная ниша* – это ниша, которую вид может занять при отсутствии конкуренции. Она обусловлена генетически.

*Реализованная ниша* – это часть фундаментальной ниши, которую занимает вид при наличии конкуренции. Она обусловлена генетически и экологически.

Фундаментальные ниши видов, как правило, очень широкие. К примеру, в ботанических садах и зоопарках при отсутствии конкуренции успешно выращиваются растения и содержатся животные из различных районов земного шара (они защищены от более конкурентоспособных видов местной флоры и фауны). В ботаническом саду университета в Галле в открытом грунте растет опунция американская, но трудно себе представить, чтобы она натурализовалась и внедрилась в травостой злаковников или в сообщества кустарников Южной Германии. В условиях непривычного климата конкурентная способность кактуса крайне низка.

Классическими примерами, показывающими различия фундаментальной и реализованной ниш, являются опыты Х. Элленберга по удобрению естественных лугов и искусственных чистых посевов тех видов, которые слагают эти луговые сообщества (Работнов, 1998). При внесении минеральных удобрений на луга лесной зоны, которые сформировались после расчистки леса на бедных подзолистых почвах, из травостоя выпадают типичные для таких лугов олиготрофные мелкие узколистные злаки – полевица тонкая и душистый колосок, а разрастаются эвтрофные крупные широколистные злаки – ежа сборная, коротко-

ножка перистая, овсяница луговая и пырей ползучий, бывшие ранее второстепенными видами с небольшой долей количественного участия в травостое. Однако и полевица, и душистый колосок в искусственном чистом посеве положительно отзываются на удобрения, внесенные в тех же дозах, и их урожайность увеличивается в 2–4 раза.

Причины этого феномена заключаются в том, что олиготрофные виды при отсутствии конкуренции хорошо растут и в условиях богатого минерального питания. Однако в этих условиях при наличии конкуренции они вытесняются эвтрофными злаками. То есть фундаментальная ниша олиготрофных злаков охватывает и бедные, и богатые почвы, а реализованная – только бедные, на которых они, вследствие биологических и экологических особенностей (патиентности), проявляют высокую конкурентную способность.

По такой же причине степные злаки – ковыли и типчаки – в чистом посеве при поливе дают урожай выше, чем на сухом степном черноземе. Их реализованная ниша охватывает только условия засушливой степной зоны, где выжить им помогают черты ксерофитов.

Соотношение объемов фундаментальной и реализованной ниш – признак стратегии вида (см. гл. 8).

### **Контрольные вопросы**

1. Дайте определение фундаментальной и реализованной ниши.
2. Расскажите об экспериментах, подтверждающих существование реализованных и фундаментальных ниш.

### **7.5. Гильдии**

К одной гильдии (Джиллер, 1988) относятся виды, которые делят один и тот же ресурс (имеют похожие экологические ниши), а потому потенциально могут быть конкурентами. Ниши видов одной гильдии особенно сильно перекрываются.

«Гильдия» – это достаточно удобное понятие для выделения в экосистеме функциональных блоков среди животных одного трофического уровня. Примеры гильдий – крупные фитофаги или насекомые-листоеды в саваннах, мышевидные грызуны в степях,

виды растительного или плотоядного планктона, детритофаги бентоса, крупные рыбы-хищники и т.д.

Как гильдии можно трактовать деревья, образующие лесной полог, или теневыносливые мхи напочвенного покрова. Однако, как правило, в использовании термина «гильдия» применительно к растениям необходимости не бывает. Вполне достаточно использовать понятия «жизненная форма» или «экоморфа» (дробная единица классификации жизненных форм, которая учитывает принадлежность вида к экологической группе, см. разд. 5.3.7).

### **Контрольные вопросы**

1. Дайте определение гильдии.
2. Приведите примеры гильдий животных.
3. Насколько целесообразно использовать понятие гильдии для растений?

### **Темы докладов на семинарских занятиях**

1. Значение концепции экологической ниши для современной экологии.
2. Причины различий экологических ниш растений и животных.
3. Принцип разделения ниш как механизм сосуществования видов в экосистеме.

## **ГЛАВА 8. ТИПЫ СТРАТЕГИЙ ЖИЗНИ (ТИПЫ ПОВЕДЕНИЯ) ОРГАНИЗМОВ**

Типы стратегии жизни (типы поведения) организмов – это самая важная оценка экологии вида, его интегральная характеристика, которая отражает и жизненный цикл, и жизненную форму и экологическую группу. Для каждого типа стратегии характерен свой комплекс (синдром) адаптивных признаков.

### **8.1. «r-отбор» и «K-отбор»**

Слово «стратегия», исходно обозначающее определенную систему спланированных военных действий, пришло в экологию во второй половине XX столетия, причем первоначально говорили только о стратегии поведения животных. В 1967 г. П. Макартур и Е. Уилсон описали два типа стратегий организмов

как результат двух типов отбора, связанных отношениями трейдоффа – *r-отбора* и *K-отбора* (Бигон и др., 1989):

«*r-отбор*» – эволюция в направлении увеличения затрат на размножение организма, итогом которой являются *r-стратеги*;

«*K-отбор*» – эволюция в направлении увеличения затрат на поддержание жизни взрослого организма, ее итогом являются *K-стратеги*.

Популяции *r-стратегов* состоят из мелких организмов с высоким вкладом в размножение (домовая мышь, рыжий таракан, домашняя муха и др.). Они формируются в местообитаниях с «непредсказуемыми» флюктуирующими условиями и ресурсами. Периоды быстрого роста этих популяций при избытке ресурсов и слабой конкуренции чередуются с периодами «кризисов», когда количество ресурсов резко уменьшается. По этой причине размер таких популяций зависит в первую очередь от количества ресурсов и потому колеблется вне связи с конкуренцией (формируются оппортунистические популяции, см. 10.6). У *r-стратегов* – короткий жизненный цикл, позволяющий им успеть дать потомство до наступления очередного «кризиса», и специальные приспособления для переживания «кризисов» в покоящемся состоянии.

Популяции *K-стратегов*, крупных организмов, живущих в стабильных «предсказуемых» условиях, имеют достаточно постоянный показатель численности, и среди взрослых особей наблюдается интенсивная конкуренция, на противодействие которой (т. е. на выживание) затрачивается основная доля ресурсов. Влияние конкуренции испытывают на себе и молодые особи, однако оно ослаблено, так как у животных, обладающих *K-стратегией*, как правило, отмечается забота родителей о потомстве, количество которого ограничено (слон, лев, тигр и др.).

Э. Пианка (1981), рассматривая типы стратегий Макартура – Уилсона, подчеркнул, что «мир не окрашен только в черное и белое» и в природе преобладают организмы с переходными типами стратегий между *r-* и *K-*. (Классический пример – домашняя кошка, которая имеет значительно большее потомство, чем тигр или лев, но меньшее, чем домовая мышь.) У таких организмов намечается некоторый компромисс между полярными составляющими трейдоффа, однако не существует организмов со стратегией,

включающей целиком синдромы К-стратегов и r-стратегов («нельзя быть одновременно салатом и кактусом»).

У П. Макартура и Е. Уилсона было, по крайней мере, два независимых и неизвестных им предшественника, сформулировавших сходные представления в конце XIX столетия.

Во-первых, о принципах дифференциации эволюции в направлениях поддержания организмами собственного существования и «продолжения себя в потомках» писал Г. Спенсер. При этом Спенсер рассматривал данные направления эволюции как антагонистические, т. е. как трейдофф. В качестве примеров результата такой эволюции он приводил слона и мелких животных.

Во-вторых, предтечей системы r- и К-стратегов был и ботаник Дж. Макклиод, который разделил растения на «*пролетариев*» и «*капиталистов*». (Столь экстравагантные названия для типов были данью моде – именно в этот период в Европу пришел марксизм, тем не менее, аналогии Макклиода весьма удачны.)

Растения-«капиталисты» затрачивают основную энергию на поддержание взрослых особей, они уходят зимовать с капиталом из фитомассы многолетних тканей – древесных стволов и ветвей, корневищ, клубней, луковиц и пр. Растения-«пролетарии», напротив, зимуют в стадии семян, т.е. без капитала, так как энергия в основном затрачивается на размножение. Это – однолетники, которые образуют большое количество семян и выживают за счет того, что всегда какая-то их часть попадает в благоприятные условия. Кроме того, «пролетарии» имеют семена, способные формировать почвенные банки, в которых подолгу сохраняют всхожесть и годами ждут «своего часа».

Растения с переходным типом стратегии, например многолетние луговые травы, характеризуются достаточно высокой плодовитостью и умеренной долей зимующих органов.

### **Контрольные вопросы**

1. В чем состоит принципиальное различие r-отбора и К-отбора?
2. Как относятся организмы r- и К-стратегий к флуктуациям количества ресурсов?
3. Какие ученые внесли вклад в разработку концепции r-отбора и К-отбора?

4. Охарактеризуйте различия растений-«пролетариев» и растений-«капиталистов».

## 8.2. Система типов стратегий Раменского–Грайма

Выдающийся российский эколог Л.Г. Раменский в 1935 году разделил все виды растений на три «ценотипа» (к тому времени термин «стратегия» еще не вошел в обиход экологов): *виолентов* – силовиков, *пациентов* – выносливцев и *эксплерентов* – рудералов. Он привел для них образные аналогии – «львы», «верблюды», «шакалы».

Работа Раменского осталась незамеченной не только за рубежом, но даже в России. На долю переоткрывшего в 1970-е годы те же типы стратегий английского эколога растений Дж. Грайма, напротив, выпал грандиозный успех. При этом если Раменский описал свою систему всего на нескольких страницах, то Грайм посвятил проблеме стратегий растений две объемистые монографии. Сегодня эту систему стратегий называют «система Раменского – Грайма».

В отличие от одномерной системы *r*- и *K*-стратегов, система Раменского – Грайма двумерна и отражает отношение организмов к двум факторам: обеспеченности ресурсами (суммарным отражением действия этого комплексного градиента является биологическая продукция, см. 12.2.3) и нарушениям. Нарушением является результат действия любого внешнего по отношению к экосистеме фактора, который вызывает разрушение ее части или уничтожает ее целиком. Факторами нарушения являются интенсивный выпас скота (особенно в лесу), распашка целинной степи, пожары, разлив нефти, проход тяжелой техники в тундре и т.д. Нарушения в масштабе сотен квадратных километров могут вызвать землетрясения, извержения вулканов, большие лесные пожары, кислотные дожди.

Эта система типов стратегий изображается в виде «треугольника Грайма» (рис. 12). Буквы в углах треугольника обозначают три первичных типа стратегии (C, S, R) сочетания из двух и трех букв – переходные (вторичные) типы (CS, CR, RS, CRS). Несмотря на «растительное» происхождение, систему стратегий Раменского – Грайма успешно используют не только ботаники, но и зоологи, и микробиологи.

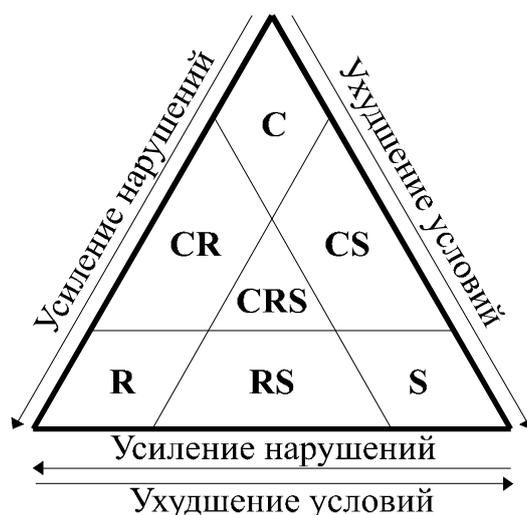


Рис. 12. «Треугольник Грайма»

### 8.2.1. Первичные типы стратегий

Первичные (т.е. «чистые») типы стратегий Раменского – Грайма, также как г- и К-стратегии, связаны отношениями трейдоффа, т.е. синдромы их адаптивных признаков альтернативны.

**Тип С** (от англ. competitor – конкурент) – виолент, «силовик», «лев». Это мощные организмы стабильных местообитаний, богатых ресурсами. Они затрачивают большую часть энергии на поддержание жизни взрослых особей, интенсивность размножения низкая. Реализованная и фундаментальная ниши у виолентов практически равны, так как эти конкурентно сильные виды в силу своих генетически обусловленных физиологических и морфологических особенностей занимают любые местообитания, где они могут произрастать.

Растения-виоленты – чаще деревья (бук, дуб), реже кустарники или высокие травы (например, канареечник в прирусловой пойме рек умеренной полосы или тростник в дельтах рек полупустынной и пустынной зон), которые произрастают в благоприятных условиях (полное обеспечение водой, элементами питания, теплый климат) при отсутствии нарушений). Они имеют распростертую крону (или корневища, как у канареечника и тростника), за счет которой держат под контролем условия среды и полностью (или почти полностью) используют обильные ресурсы таких местообитаний.

Виоленты всегда абсолютно доминируют в сообществах (их называют «генералистами»), и примесь других видов растений

незначительна. В буковых лесах под пологом деревьев сумрачно и почти нет трав и кустарников. В зарослях тростника в дельте Волги биомасса доминанта составляет 99 %, другие виды встречаются единично.

При ухудшении условий (просыхание почвы, засоление и т.д.) или их нарушении (рубка леса, высокие рекреационные нагрузки, пожары, воздействие техники и т.д.) «львы» растительного мира погибают, не имея приспособлений для переживания действия этих факторов.

Примеры виолентов-животных – слон, бегемот, лев, крокодил.

**Тип S** (от англ. stress-tolerant – устойчивый к стрессу) – пациент, «выносливец», «верблюды». Это разнообразные организмы, способные за счет специальных адаптаций переживать сильный стресс. Растения-пациенты обитают при дефиците ресурсов или при наличии условий, которые ограничивают их потребление (засуха, засоление, дефицит света или ресурсов минерального питания, холодный климат и т.д.). У пациентов объемы реализованных и фундаментальных ниш совпадают, как и у виолентов, но по иной причине: в экстремальных условиях растительный покров разомкнут, конкуренции между растениями практически нет. На скудные ресурсы, которые имеются в этих в экстремальных условиях, никто кроме специализированных пациентов (галофитов, ксерофитов, сциофитов, олиготрофов и т.д.) не претендует.

Основные адаптации растений к засухе были рассмотрены в разд. 5.4.5. Не менее разнообразен арсенал адаптаций растений к переживанию стресса дефицита элементов почвенного питания. Пациенты-олиготрофы имеют многолетние листья, питательные вещества из которых переходят в стебель перед их опаданием (пример – брусника). У сфагнового мха, обладающего способностью к бесконечному росту вверх, элементы питания постоянно перекачиваются из отмирающей части в живые стебли и листья (этот процесс называется транслокацией). Пациентами являются почти все лишайники. К S-стратегам относятся галофиты, адаптированные к жизни в условиях высокой концентрации токсичных солей (сульфатов, хлоридов, соды) в почвенном растворе.

Адаптации растений к дефициту света – более тонкие: темно-зеленые листья, в которых содержание хлорофилла выше, чем в листьях растений, обитающих в условиях хорошего освещения.

Растения-пациенты не образуют сомкнутых сообществ, обычно их покров разрежен и число видов в этих сообществах небольшое. В некоторых сообществах пациенты сообитают с виолентами, занимая ниши под их густым пологом, например, копытень в широколиственном лесу или мхи в еловом лесу. Примеры животных-пациентов – верблюды, карась, линь.

**Тип R** (от лат. *ruderis* – сорный) – эксплерент, рудерал, «шакал». Эти организмы также связаны с местообитаниями, богатыми ресурсами и замещают виолентов при сильных нарушениях. Кроме того, они могут использовать «свободные» ресурсы в стабильных местообитаниях в период, когда ресурсы оказываются временно невостребованными другими видами. У эксплерентов реализованная ниша приближается к нулю, так как они слабые конкуренты и могут существовать только при условии, что более сильные виды отсутствуют (обычно это и бывает причиной разрастания эксплерентов на местах нарушений).

Большинство растений-эксплерентов – однолетники (реже – двулетники), образующие большое количество семян (т.е. виды-«пролетарии» в терминологии Макклиода или r-стратегии по МакАртуру и Уилсону). Они способны формировать банк семян в почве (например, виды родов полынь, марь, лебеда) или имеют приспособления для распространения плодов и семян: летучки – у анемохорных видов (одуванчик, бодяк), прицепки – у эпизоохорных видов (липучка, репейничек, лопух). Величина банка семян однолетников из числа сегетальных (полевых) сорняков может достигать 1 млрд шт. на 1 га (для сравнения – норма высева семян пшеницы составляет 6 млн зерновок на 1 га).

Таким образом, растения-рудералы первыми начинают восстанавливать растительность при нарушениях: семена одних видов уже имеются в почвенном банке, семена других быстро доставляются на место нарушения ветром или другими агентами. Эту важную для экосистем группу растений можно сравнить с «ремонтной бригадой», которая, как живица на пораненном стволе сосны, залечивает нанесенные природе раны.

Как отмечалось, к эксплерентам относятся и виды, которые периодически дают вспышки обилия в стабильных сообществах, не подвергающихся нарушениям. Это происходит в двух случаях:

1) при обильных ресурсах, когда временно ослаблено конкурентное влияние постоянно обитающих в сообществах виолентов (весенние эфемероиды в лесах, которые развиваются до распускания листвы на деревьях и активного роста видов травяного яруса);

2) при постоянно ослабленном режиме конкуренции и внезапном резком увеличении количества ресурсов, которые пациенты, постоянно присутствующие в сообществе, не могут освоить. В пустыне однолетники-эфемеры после дождей за короткий период вегетации покрывают поверхность почвы зеленым ковром.

В табл. 10 дана сравнительная характеристика типов стратегий растений.

Таблица 10

**Сравнительная характеристика типов стратегий растений**

Признак	Тип стратегии		
	Виолент (С)	Пациент (S)	Эксплерент (R)
Абиотические условия среды	Благоприятные	Неблагоприятные	Благоприятные
Наличие нарушений	Нет	Нет	Есть
Уровень конкуренции между особями	Высокий	Низкий	Высокий
Жизненная форма	Деревья, кустарники, реже травы мезоморфного облика с широким простираем в пространстве, мощной корневой системой и большой листовой поверхностью	Небольшие растения, кустарнички, деревья, многолетние травы ксероморфного облика, однолетние и многолетние суккуленты, лишайники, мхи	Однолетние травы, реже многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением

Тип реагирования на стресс	Морфологический	Физиолого-биохимический	Морфологический
Экологическая Ниша	Широкая; реализованная ниша близка по объему к фундаментальной, дифференциация ниш выражена хорошо	Узкая; реализованная ниша приближается по объему к фундаментальной, дифференциация ниш не выражена	Широкая; реализованная ниша по объему много меньше фундаментальной (приближается к нулю), дифференциация ниш слабая

### Контрольные вопросы

1. Перечислите основные признаки стратегии виолентов. Проиллюстрируйте их на примере растений и животных.
2. Охарактеризуйте разнообразие растений-пациентов.
3. Приведите примеры животных-пациентов.
4. В каких условиях происходят вспышки обилия растений-эксплерентов?
5. Какие приспособления помогают эксплерентам переживать неблагоприятные условия?

### 8.2.2. Вторичные типы стратегий

Многим видам присущи вторичные стратегии, т.е. они сочетают признаки синдромов двух или трех первичных типов стратегий: SR, CR, CS, CRS. Однако поскольку синдромы виолентности, пациентности и эксплерентности связаны трейдоффом, а величина «суммарного адаптивного потенциала» ограничена, ни один вид с вторичной стратегией не может обладать полным набором признаков двух и тем более трех первичных стратегий. (Это напоминает ситуацию с фондовым портфелем: в его составе могут быть акции одной или нескольких компаний, но их общая стоимость определяется величиной капитала.) У видов с вторичными типами стратегий соотношение объемов реализованной и фундаментальной ниш может меняться от нуля до единицы в за-

висимости от того, в каких соотношениях находятся свойства виолентности, пациентности и эксплерентности (чем выше доля эксплерентности, тем оно ближе к нулю).

Видов растений с вторичными типами стратегий больше, чем видов с первичными типами стратегий. Пример вида, имеющего стратегию виолент-пациент (CS), является сосна, которая хорошо растет на бедных песчаных почвах, а также все виды рода ель, которые произрастают в холодном климате на бедных кислых (но хорошо увлажненных) почвах. И сосна, и особенно ель являются сильными доминантами, прочно удерживающими свои реализованные ниши.

Стратегию виолент-рудерал (CR) имеют такие виды, как ольха серая (*Alnus incana*), которая разрастается на вырубках, и крапива двудомная – обычный доминант почв, богатых азотом. Виды со стратегией пациент-рудерал-пациент (SR) довольно редки. Их пример – виды рода *Peganum*, которые можно наблюдать на вытоптанных площадках вокруг колодцев в пустынной зоне. Немногочисленность видов со стратегией SR является причиной неустойчивости экосистем экстремальных условий к нарушениям, которые вызываются хозяйственной деятельностью человека. Восстановление растительности аридных или арктических пустынь после нарушений происходит очень медленно и, как правило, не полностью.

Большинство луговых и степных растений представляют смешанный тип стратегии – CRS, т.е. сочетают в своем поведении черты виолентности, пациентности и эксплерентности, хотя эти качества у разных видов представлены в разном соотношении. Например, у видов солончаковых лугов – ячменя короткоостого (*Hordeum brevisubulatum*), бескильницы расставленной (*Puccinellia distans*) или типичных доминантов степей – ковылей и типчака – больше признаков пациентности, а у пырея ползучего, костреца безостого и вейника наземного – эксплерентности.

### Контрольные вопросы

1. Назовите вторичные типы стратегий организмов по Раменскому – Грайму.
2. Какой тип стратегий представляют ель и сосна? Мотивируйте свой ответ.
3. Какой тип стратегий присущ большинству луговых и степных растений?

### 6.2.3. Пластичность стратегий

Многие виды растений обладают способностью в разных условиях использовать разные признаки своего адаптивного комплекса. У животных это свойство не выражено. Классическим примером, иллюстрирующим пластичность стратегии, является болотная форма сосны обыкновенной, которая представляет ряд от высоких деревьев до карликовых кустарниковых форм высотой 60-80 см. Длина хвои у «лилипутов» не превышает 1 см, а диаметр «ствола» – составляет 5-7 мм. Длительность жизни этих «деревьев» достигает 100 лет, на них образуются шишки со всхожими семенами (иногда на одном «дереве» – всего одна шишка). Из этих семян в благоприятных условиях вырастает обычная высокоствольная сосна. Угнетение сосны связано с влиянием нарастающего вверх торфяного субстрата, который погребает ее корневую систему. Корни оказываются в условиях не только крайне низкой обеспеченности элементами минерального питания, но и кислородного голодания и холода. Сфагнум является хорошим теплоизолятором, и потому лед на глубине 20 см может сохраняться практически в течение всего лета.

Дуб черешчатый в местообитаниях с оптимальными условиями – типичное дерево-виолент, а у южной границы ареала он представлен кустарниковой формой и является пациентом.

Пациентом на засоленных почвах является тростник, который в этих условиях представлен стелющейся формой с узкими листьями. В плавнях дельт южных рек (Волга, Дон, Днепр, Урал, Сырдарья, Амударья и др.) в условиях изобилия элементов минерального питания и теплого климата этот же вид имеет стратегию настоящего виолента, его высота достигает 3 и даже 4 м, а ширина листа – 10 см. При этом, тростник, как и сосна, образует полный ряд перехода от виолентной высокой формы к пациентной карликовой. Это можно наблюдать в дельте Волги в озерах-ильменах с разной соленостью воды. Различия солености воды связаны с тем, что озера испытывают разное влияние реки. В озерах, которые регулярно промываются паводковыми водами, вода пресная, а в промываемых периодически – соленая. Полностью утратившие связь с рекой озера высыхают и превращаются в злостные солончаки.

## Контрольные вопросы

1. В чем проявляется пластичность стратегий видов?
2. Приведите примеры пластичной стратегии видов.

### 8.2.4. Особенности стратегий культурных растений и животных

Сельское хозяйство имеет возраст около 10 тысяч лет, и весь этот период окультуриваемые растения и животные испытывали влияние искусственного отбора, который человек вел, как подчеркнул Ч. Дарвин, исходя из «эгоистических» соображений.

Н.И. Вавилов считал, что большинство предков культурных растений обитало на горных осыпях, где вследствие постоянных естественных нарушений могли выживать только эксплеренты с низкой конкурентной способностью. Обработка почвы для возделывания таких эксплерентов моделировала нестабильные условия, подавлявшие растения с иными стратегиями. Искусственный отбор был направлен в первую очередь на повышение продукционного потенциала культурных растений, т.е. усиление свойства эксплерентности.

Поскольку эксплерентность образует трейдофф с виолентностью и пациентностью, то по мере повышения продукционного потенциала ослаблялась способность новых сортов противостоять действию неблагоприятных абиотических (бедность почвы элементами минерального питания, засоление, неблагоприятный режим увлажнения, жаркий или холодный климат) и биотических (сорные растения, фитофаги, патогены) факторов. Для раскрытия высокого продукционного потенциала растениям потребовались удобрения, полив и защита от сорняков, вредителей и болезней. Затраты энергии на их возделывание увеличивались, что прямо или косвенно вело к разрушению среды (снижению плодородия почв, загрязнению, уменьшению биоразнообразия и т.д.).

Эти тенденции наиболее раскрылись в период Зеленой революции 1960-1970-х гг., когда были созданы новые сорта культурных растений с высоким продукционным потенциалом и породы сельскохозяйственных животных с очень высокими удоями и привесами. Отцом Зеленой революции считается американский селекционер Н. Борлоуг, который вывел сорт короткостебельной пшеницы «Мексикале» с урожаем примерно в 3 раза выше, чем у тра-

диционных длинностебельных сортов. Если у обычной пшеницы в зерне сконцентрировано не более 40 % фитомассы, то доля зерна в биомассе «Мексикале» достигла 60 %!. В середине 1980-х гг. отрицательные последствия Зеленой революции проявились уже в полной мере: в бесплодные «агроземы» превратились миллионы гектаров пахотных почв, дальнейшее наращивание вложений антропогенной энергии (которая становилась все более дефицитной) в сельское хозяйство перестало давать отдачу, прирост производства зерна резко замедлился. Стали говорить о «Второй зеленой революции», ориентирующей на более экологичное энергосберегающее сельское хозяйство.

По этой причине в последние 10-20 лет направление селекции культурных растений изменилось, ее задачей стало повышение адаптивного потенциала сортов, т.е. их пациентности и виолентности. Адаптивные сорта, приспособленные к определенным условиям среды, отличаются несколько меньшей урожайностью, но требуют несравненно меньших затрат на выращивание и потому менее опасны для окружающей среды. Пример адаптивного сорта – рожь Чулпан, которая выведена башкирским селекционером С.А. Кунакбаевым. Эта культура формирует густой стеблестой и сама справляется с сорняками, не боится насекомых-вредителей, компенсируя поврежденные побеги за счет отрастания новых, и способна давать урожай в засушливые годы, эффективно используя осеннюю и весеннюю влагу.

Большие возможности биотехнологии, создающей генетически модифицированные сорта растений (ГМР). Первоначально получение ГМР также было ориентировано на повышение продукционного потенциала. Однако в последние годы усилия биотехнологов направлены в первую очередь на повышение устойчивости ГМР к болезням, вызываемым грибами, и к насекомым-фитофагам. Большим успехом биотехнологов, к примеру, является картофель серии «новый лист», который устойчив против колорадского жука.

Такой же была история сельскохозяйственных животных. Долгое время их селекция была направлена на повышение продукционного потенциала (привеса, удоев, настрига шерсти и т.д.), т.е. эксплерентности. В результате резко снизилась устойчивость животных к неблагоприятным воздействиям, для их содержания потребовались обильные корма, теплые помещения, целый набор препаратов для профилактики и лечения болезней. В настоящее время наблюда-

ется тенденция де-доместикации животных с целью повышения их пациентности. В качестве селекционного материала используются животные «народных» пород, адаптированные к местным климатическим условиям. Пример сельскохозяйственного животного с высокой пациентностью – башкирская лошадь, для содержания которой не требуется зимних помещений и заготовки корма. Круглый год эти животные находятся на «самообслуживании».

### **Контрольные вопросы**

1. В каких местообитаниях произрастали предки современных культурных растений (по Н.И. Вавилову)?
2. К каким экологическим последствиям привела селекция культурных растений и животных на повышение продуктивного потенциала?
3. Какие задачи ставит адаптивная селекция растений?
4. Что такое «де-доместикация»?

### **Темы докладов на семинарских занятиях**

1. Сравнительная характеристика основных параметров r- и K-стратегов на примере различных таксонов.
2. Характеристика растений разных типов стратегий (по Раменскому – Грайму) из флоры конкретного региона.
3. Характеристика животных разных типов стратегий (по Раменскому – Грайму) из фауны конкретного региона.
4. Анализ истории и перспектив селекции культурных растений в свете представлений о стратегиях Раменского – Грайма.

## **РАЗДЕЛ 2. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ**

Популяционная экология, которая изучает совокупности обитающих особей одного вида – важнейший раздел общей экологии. Ее задача – изучение причин, обуславливающих численность популяций отдельных видов. Поскольку число видов и популяций очень велико, то изучить все популяции практически невозможно. Объектами популяционной экологии чаще всего являются виды, имеющие важное хозяйственное значение (объекты промысла, ресурсные виды растений, вредители сельского и лесного хозяйства, переносчики опасных заболеваний и т.д.), или редкие виды, нуждающиеся в охране.

Вопросы экологии популяций «стояли за» содержанием предшествующих глав по аутоэкологии. Вид – широкая совокупность особей с ареалом, часто простирающимся на десятки тысяч квадратных километров. По этой причине он адаптируется к условиям среды не целиком, а отдельными популяциями, которые входят в его состав в разных частях ареала.

## ГЛАВА 9. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Существует два подхода к пониманию популяции: генетический и экологический. При генетическом подходе под популяцией понимают группу особей одного вида, имеющих общий генофонд, т.е. все особи, которые потенциально могут скрещиваться и обмениваться генами. Такие популяции называются менделевскими. Однако генетическое понимание популяции оказалось неудобным для экологов, т.к. установить действительно ли особи, обитающие на определенной территории, имеют общий генофонд (т.е. могут скрещиваться) достаточно трудно, а подчас и просто невозможно. Поэтому в экологии используется иное, прагматическое (т.е. удобное для работы) понятие *локальной популяции*.

Так, А.М. Гиляров дает следующее определение популяции: «Популяция – любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида» (1990, с. 38).

Сразу заметим, что популяции в большинстве случаев изолированы «менее», чем «более», и четкая граница между ними – редкость. Во многих случаях особи, входящие в состав локальной популяции, все-таки имеют общий генофонд. Таким образом, различия менделеевских и локальных популяций относительны.

Популяции занимают однородные территории, но понятие «однородный» будет различаться для разных видов. На среднюю нужно взглянуть «глазами конкретного вида». Популяции мелких животных чаще связаны с узким диапазоном условий среды, а крупные животные, такие, как волки или лоси, могут осваивать местообитания в разных элементах рельефа (равнины, склоны разной экспозиции, овраги и т. д.). Выравненность условий местообитаний характерна для популяций растений.

## 9.1. Многообразие популяций

Многообразие популяций определяется разнообразием биологии составляющих их организмов, которые живут в разном *биологическом пространстве* (имеют разный размер тела и разную подвижность) и разном *биологическом времени* (имеют разную продолжительность жизни). По-разному устроены популяции *унитарных* и *модулярных* организмов. У первых – появлению каждого организма-генета предшествует половой процесс. У вторых – из одного генета возможно появление многих десятков и тысяч генетических копий (*раметов*), которые получают путем простого деления.

К модулярным организмам относятся некоторые животные (мшанки, кораллы, губки, гидроиды, колониальные асцидии) и большинство растений, у которых модулем-метамером является часть побега (стебель с листом и почкой) или целый побег (у *клональных растений* – злаков, осоковых и некоторых других).

Ряд существенных различий, которые нужно учитывать при популяционных исследованиях, имеют растения и животные.

Большинство животных обладают подвижностью и могут активно реагировать на изменяющиеся условия внешней среды, избегая неблагоприятных стечений обстоятельств или рассредоточиваясь по территории для компенсации снижения запаса ресурса на единицу площади. Подвижность облегчает им и защиту от хищников. Растения прикреплены («заякорены») к почве и должны реагировать на меняющиеся абиотические (засуха, засоление и т.д.) или биотические (хищники, паразиты, конкуренция с более сильным партнером) условия за счет морфологических и физиолого-биохимических адаптаций.

Популяции различаются по степени изоляции, размеру и пространственной структуре.

### Контрольные вопросы

1. Чем отличается определение популяции генетиками от определения экологов?

2. Перечислите основные отличительные черты популяций растений и животных.

3. Какие организмы относятся к модулярным?

### 9.1.1. Территориальная обособленность популяций

Территориальная обособленность популяций у разных видов (и даже у одного вида в разных условиях, скажем, на равнине и в горной местности) различается, при этом в большинстве случаев границы между популяциями нечеткие. Чем более подвижны организмы, тем более размыты границы между их популяциями и больше территория, которую они занимают. Для очень подвижных северных оленей или песцов, которые могут мигрировать на расстояние сотен и тысяч километров, границами популяций являются только природные рубежи (реки, горные хребты), которые животные не могут преодолеть.

Однако у видов животных сплошного распространения, например таких, как малые суслики в сухих степях и пустынях, в разных частях ареала вероятность контактов между близко живущими особями выше, чем между теми, которые заселяют отдаленные территории. По этой причине, несмотря на отсутствие границ, население удаленных друг от друга мест считают разными популяциями. Впрочем, даже изолированные популяции могут периодически обмениваться генами. Так, например, икру рыб из одного озера в другое могут переносить водоплавающие птицы (это пример форезии, см. 6.5).

Различия между отдельными популяциями у разных видов могут быть выражены в различной степени и иногда бывают очень значительными. Так, зайцы-беляки в разных популяциях из разных частей ареала различаются характером окраски, размерами, строением пищеварительной системы. Например, длина слепой кишки у зайца с полуострова Ямал в два раза больше, чем у зайца из лесостепного Урала, что связано с долей грубых кормов в составе рациона. В Центральной Якутии зайчиха дает один приплод из 7 зайчат в год, в более благоприятных условиях Карелии число приплодов увеличивается до двух, а в Белоруссии, где условия еще лучше, – достигает четырех.

Для популяций растений фактором дифференциации может стать даже незначительная вариация условий среды. Это дало основание рассматривать как отдельные популяции (ценопопуляции) совокупности особей одного вида в пределах фитоценозов, занимающих однородные экотопы. Ценопопуляции формируются не только условиями экотопа, но и потоками генов. Поскольку растения неподвижны, основными каналами этих потоков являются перенос диаспор (семена, споры и вегетативные зачатки) и пыльцы. Пылинки

переносятся атмосферными потоками на тысячи километров, однако расстояние эффективного переноса, когда возможно оплодотворение, невелико. Это связано с медленностью атмосферных потоков и коротким сроком пребывания завязи в состоянии готовности приема пыльцы. В результате у анемофильных видов трав эффективный перенос пыльцы осуществляется всего на несколько метров, у деревьев – на десятки метров. При энтомофилии (см. 6.4.1) радиус переноса пыльцы возрастает. Однако и в этом случае при обильном цветении растений даже шмели, способные переносить пыльцу на расстояние до 3 км, предпочитают перелет с цветка на цветок на расстояние не более 0,5 м. Таким образом, и у анемофильных, и у энтомофильных растений основная масса пыльцы оседает в пределах ограниченной части популяции растений.

Радиус переноса плодов и семян больше, чем пыльцы. Особенно на большие расстояния переносятся семена гидрохорных (распространяющихся с помощью воды) растений. Рекордсменом является сейшельская пальма, плоды которой совершают путешествия на тысячи километров. На сотни метров и даже километры переносят семена птицы.

Впрочем, поскольку перенос генов происходит по цепочке, его радиус возрастает, хотя отдаленные популяции остаются изолированными. Особенно сильна изоляция популяций растений высокогорий: сообщества на вершинах гор оказываются изолированными «островами». Все популяции одного вида в пределах района объединяются в метапопуляцию (Хански, 2010).

Связь между популяциями поддерживает существование вида как единого целого. При длительной изоляции популяций возможно формирование новых видов.

Таким образом, несмотря на то, что в некоторых случаях контуры генетических и локальных (экологических) популяций могут совпадать, между ними нет полного соответствия. Локальная популяция может быть равна, быть меньше или больше менделевской.

### **Контрольные вопросы**

1. От каких факторов зависит территориальная обособленность популяций?
2. Приведите примеры существенных различий особей разных популяций одного вида.

3. Какие факторы обуславливают дифференциацию популяций растений?

### 9.1.2. Размер популяции

*Размер популяции* – это количество входящих в нее особей. Он зависит от площади, которую занимает популяция, и размера особей, является результирующей взаимодействия биотического потенциала вида и сопротивления среды (рис. 13).

*Сопротивление среды* – это комплекс неблагоприятных факторов абиотической и биотической (влияние конкурентов, хищников, патогенов) среды, которые воздействуют на организм.

*Биотический потенциал* – это способность организма преодолевать сопротивление среды, что определяется его стратегией жизни (см. гл. 8).

Наглядным примером влияния условий среды на размер популяции являются данные о связи плотности популяций птиц и благоприятности условий среды, которая отражается величиной первичной биологической продукции (табл. 11, подробнее о первичной биологической продукции см. 12.2.3).

Размеры популяций варьируют в очень больших пределах. Мы уже упоминали малых сусликов, которые заселяют большие территории (тысячи квадратных километров) равнинных сухих степей и пустынь. Семиточечные божьи коровки способны обитать в разных биотопах разных природных зон и, кроме того, осуществляют предзимние миграции. В то же время виды организмов, отличающихся оседлостью (бурые медведи) или обладающих ограниченной способностью к перемещению (пресмыкающиеся), формируют популяции на ограниченной территории. Размер популяций (ценопопуляций) растений определяется площадью фитоценозов, в состав которых они входят. При сложном рельефе (например, при чередовании гряд и понижений) размеры фитоценозов и соответственно популяций формирующих их растений невелики. На равнинах однородная растительность может занимать десятки и сотни квадратных километров, и потому размер популяций также возрастает.

Сравнительно редко удается определить численность, т.е. общее число особей. Это возможно только для крупных и немногочисленных видов, обитающих на открытых пространствах саванн, пустынь, травяных болот (львов, слонов, тигров, леопардов, бегемотов и т.д.), а также для морских животных (китов, дельфи-

нов, моржей, котиков и т.д.). В таком случае используется прямой («поголовный») пересчет числа особей, обычно с воздуха.

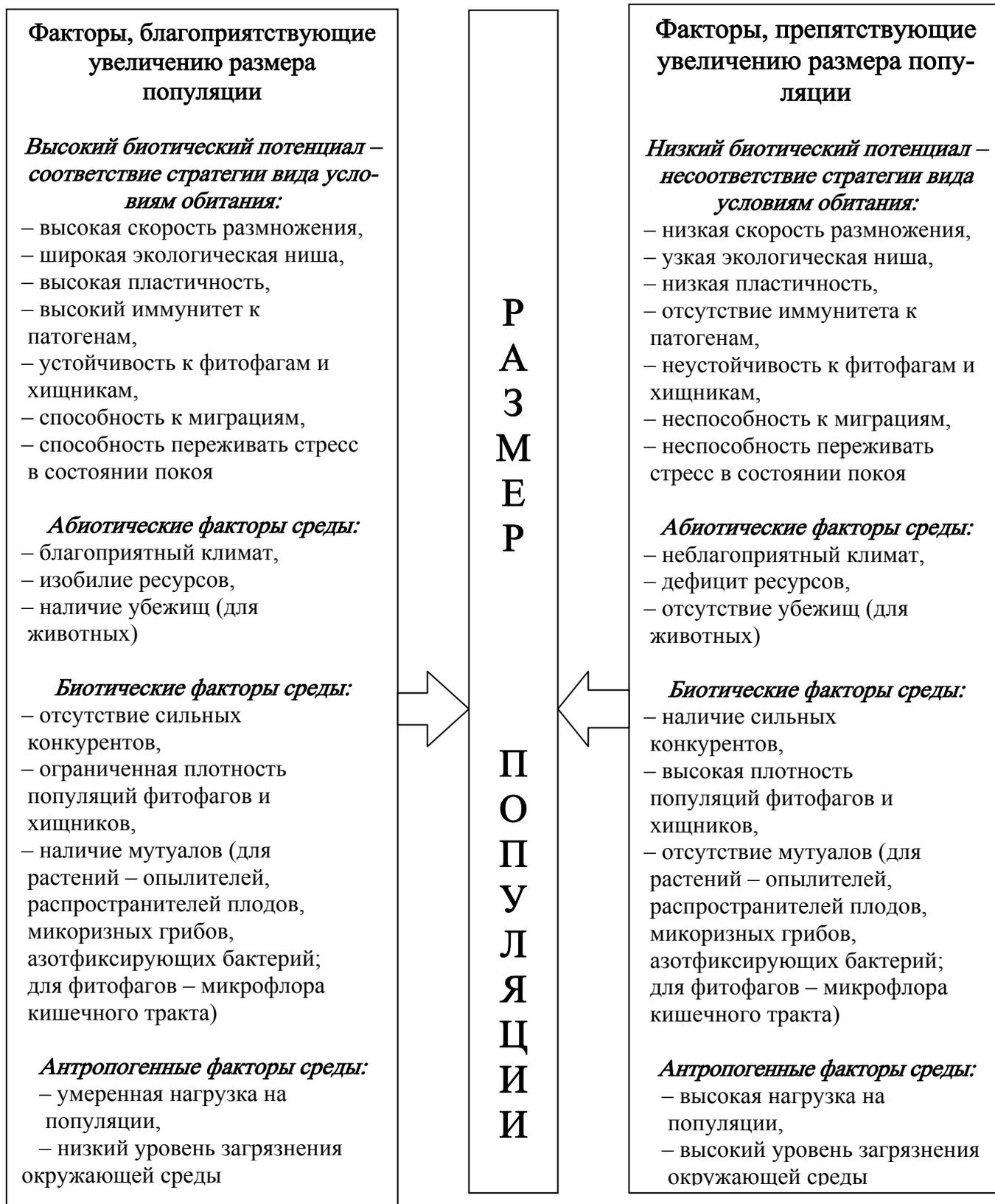


Рис. 13. Факторы, определяющие размер популяции

Таблица 11

**Зависимость плотности популяций птиц от первичной биологической продукции в некоторых экосистемах Северной Америки (Риклефс, 1979)**

Тип экосистемы (биом)	Географическое положение	Чистая первичная продукция, г/м <sup>2</sup> в год	Число размножающихся пар на 40 га
Пустыня	Мексика	70	22
Прерия	Саскачеван	300	92
Чапараль	Калифорния	500	190
Сосновый лес	Колорадо	800	290
Лиственный лес	Западная Вирджиния	1000	320
Пойменный лес	Мэриленд	1500	581

Возможен прямой пересчет особей в небольших популяциях растений (например, венерина башмачка, мамонтова дерева и др.). В некоторых случаях количество особей животных определяется в зимнее время по следам.

В остальных случаях размер популяции определяется выборочным методом через *плотность популяции* – число особей, приходящихся на единицу площади. Поскольку в разных частях пространства, занимаемого популяцией, ее плотность может различаться, то находят среднее значение из нескольких учетов. Размер и число учетов-проб, а также достоверность получаемого среднего арифметического определяется в соответствии с требованиями математической статистики. Затем при необходимости можно установить численность популяции путем умножения плотности на занимаемую популяцией площадь.

Учет плотности популяций в зависимости от особенностей изучаемого вида проводится разными методами: подсчетом числа растений (или побегов для видов с клональным ростом), «кошением» насекомых сачком, подсчетом числа грызунов, попавших в разного рода ловушки, анализом биоты в пробах почвы или воды и т.д.

Существует понятие «минимальная жизненная популяция» (МЖП), которым обозначается минимальное число особей в популяции, обеспечивающее устойчивое ее существование во времени. Точное определение МЖП невозможно, так как устойчивость популяции зависит от адаптивного потенциала вида и колебаний условий среды. В стабильных условиях библейского «Ноева ковчега» смогли сохраниться «популяции» из двух особей, но при взрыве атомной бомбы погибли популяции даже самого большого размера. Тем не менее считается, что для популяций крупных организмов (львы, волки, деревья) МЖП составляет сотни особей, а для мелких насекомых – тысячи и десятки тысяч. К сожалению, в настоящее время популяции многих видов имеют размер меньше, чем МЖП, что ведет их к гибели. Пример – популяции амурского и бенгальского тигра, амурского леопарда и др.

Для популяций, размер которых меньше МЖП, требуются специальные меры охраны (см. 15.6.1).

### Контрольные вопросы

1. От каких факторов зависит размер популяции?
2. Что такое биотический потенциал популяции?
3. Какие факторы обуславливают сопротивление среды?
4. Что такое плотность популяции?
5. Что такое МЖП?

### 9.1.3. Пространственная структура популяции

Особи разных популяций могут быть по-разному распределены в пространстве. Различают три основных типа распределения (рис. 14).

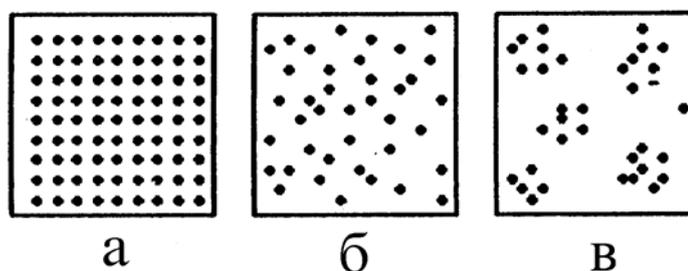


Рис. 14. Типы распределения особей популяций в пространстве

а – регулярное, б – случайное, в – групповое

1. *Случайное* – местонахождение одной особи не зависит от другой. Случайно распределены особи большинства популяций, если местообитания однородны и достаточно благоприятны, а плотность популяции не очень высока.

2. *Групповое (контагиозное)* – характерно для популяций в мозаичных экосистемах. Например, в саваннах или сибирской березовой лесостепи деревья распределены группами и соответственно группами распределены обитающие в них популяции птиц и насекомых. Этот же тип распределения отмечается у животных, ведущих групповой образ жизни (сайгак, дзерен) и формирующих колонии (мышевидных грызунов), а также у клональных растений, разрастающихся пятнами (вейника наземного, коротконожки перистой). Таким образом, за наблюдаемым «групповым распределением» могут стоять совершенно разные факторы – неоднородность среды или особенности биологии и поведения.

3. *Регулярное* – расстояние между особями, составляющими популяцию, более или менее одинаковое. Типичный пример – размещение деревьев во фруктовом саду. Однако и среди многих видов птиц, которые разделяют территорию на охотничьи наделы, также возможно распределение, близкое к регулярному.

Пространственная структура популяций некоторых видов может быть меняющейся в разные годы (пульсирующей), и в течение одного года (циклической). Так, в Прикаспийской низменности малый суслик в неблагоприятные годы заселяет только пятна степной растительности (станции выживания), а в благоприятные – расселяется по всей территории. В тундрах лемминги зимуют в сухих прибрежных возвышенностях, а летом переселяются на более влажные кочкарные и разнотравно-злаково-лишайниковые участки тундры, где располагаются их летние норы. Такой кочевой образ жизни способствует поддержанию устойчивой кормовой базы.

Важным параметром для характеристики популяций животных является величина индивидуального надела (для растений – площади питания). Эти показатели зависят от размера особей: естественно, что для лося и зайца или для дуба и копытня они будут не сопоставимы по размеру. Индивидуальный надел зависит и от уровня обеспеченности ресурсами. Так, в тех районах национального парка Найроби, где много копытных, индивидуальный надел льва составляет 25–50 км<sup>2</sup>, а там, где продуктивность

саванны низка и соответственно мало копытных, – в 10 раз больше. Индивидуальный надел тигра превышает 1 тыс. км<sup>2</sup>, что создает трудные (и даже неразрешимые) проблемы для организации охраны популяций этого животного в дикой природе.

### Контрольные вопросы

1. Расскажите о типах распределения популяций в пространстве.
2. Какие факторы могут вызвать контагиозное распределение популяций?
3. Что такое «охотничий надел»?

## 9.2. Отношения особей в популяции

В силу того, что популяции разнообразны, различаются и взаимодействия особей, входящих в их состав. Эти взаимодействия могут быть как отрицательными (внутривидовая конкуренция), так и взаимно или односторонне благоприятными. Кроме того, в популяциях животных возможно формирование социальной иерархии, когда отношения между особями приобретают более сложный характер.

### 9.2.1. Конкуренция особей в популяции

В большинстве случаев популяции обладают способностью к экспоненциальному росту плотности (см. 10.4), суммарная потребность в ресурсах у особей, входящих в популяцию, как правило, больше, чем их имеется в наличии (хотя бы в некоторые периоды жизни особей). По этой причине основным типом взаимодействия особей в популяции является конкуренция, т.е. соревнование за потребление ресурса, которого не хватает. Конкуренция может быть *симметричной* (конкурирующие особи оказывают одинаковое влияние друг на друга) или *асимметричной* (влияние особей друг на друга различается по силе). Принципиальных отличий у внутривидовой (внутрипопуляционной) и межвидовой конкуренции – нет.

М. Бигон и др. (1989) подчеркивают следующие особенности конкуренции особей в популяции:

1. Конкуренция снижает скорость роста особей, может замедлять их развитие, снижать плодовитость и в итоге – уменьшать вклад в следующие поколения. Количество потомков конкретной особи тем меньше, чем жестче условия конкуренции и чем меньше

досталось ей ресурсов. Добавим к этому, что конкуренция может значительно уменьшать размеры растений. Этот способ реагирования на загущение Дж. Харпер назвал пластичностью. Размер растений-эксплерентов в зависимости от плотности популяций может меняться в тысячи раз, т.е. происходит *миниатюризация*. Растения мари белой в популяциях с низкой плотностью могут достигать высоты 2 м и иметь густую «крону». При очень высокой плотности популяции высота растений уменьшается до 2-4 см, но эти «лилипуты» цветут и дают некоторое количество плодов.

2. В большинстве случаев особи конкурируют за ресурсы: каждая особь получает то ограниченное количество ресурсов, которое не было потреблено ее конкурентами. Такая конкуренция называется эксплуатационной. Реже происходит конкуренция за физическое пространство, когда особи «механически» препятствуют друг другу в получении ресурса, скажем, охрана подвижными животными своей территории. Такие отношения называются *интерференцией*. Поскольку интерференция всегда сопровождается эксплуатацией ресурсов, ее крайне трудно отличить от эксплуатационной конкуренции. В то же время эксплуатационная конкуренция часто не сопровождается интерференцией – организмы могут потреблять общий ресурс при «мирном» сосуществовании, что характерно для крупных фитофагов саванны.

3. Разные особи обладают разной конкурентной способностью. Несмотря на то, что все особи популяции потенциально равноценны (идет постоянное выравнивание их генофонда за счет гибридизации), в природе равноценности особей не наблюдается. Популяции гетерогенны как генетически (в их составе могут быть особи с разными признаками – *экотипы*, см. 9.3.4), так и фенотипически (особи различаются по возрасту и *виталитету*). При этом животные разных экотипов в силу подвижности могут расходиться по разным местобитаниям, а растения лишены такой возможности. По этой причине генотипическая неоднородность популяций животных, как правило, ниже, чем популяций растений.

На исход конкуренции влияет «лотерея», т.е. шанс первым попасть в лучшие или худшие условия среды (микросайты – пятна, различающиеся по благоприятности среды). Особи, которые попали в лучшие условия и (или) начали развиваться раньше, также имеют конкурентные преимущества.

4. Самоизреживание. Генетические различия, микровариация условий среды и «лотерея» создают предпосылки для дифференциации уровня развития отдельных особей растений, т.е. разделения их на сильных и слабых. Это приводит к асимметричной конкуренции, которая с возрастом особей усиливается: сильный становится еще сильнее, а слабый – слабее, так как ресурсов для него остается все меньше. В итоге асимметричной конкуренции происходит снижение плотности популяции за счет конкурентного исключения – самоизреживания до некоторой «конечной» плотности, при которой конкуренция минимальна (рис. 15). По А.П. Шенникову, «конечная» плотность спелого древостоя в хороших условиях (бонитет I) составляет у ели – 724, у сосны – 470, у дуба – 309 деревьев на 1 га; однако при худших условиях (бонитет IV-V классов) количество деревьев резко увеличивается и составляет, соответственно, 2095, 1310, 778. Лесоводы знают эту закономерность и проводят «рубки ухода» как меру по ускорению процесса самоизреживания за счет вырубания более слабых деревьев.

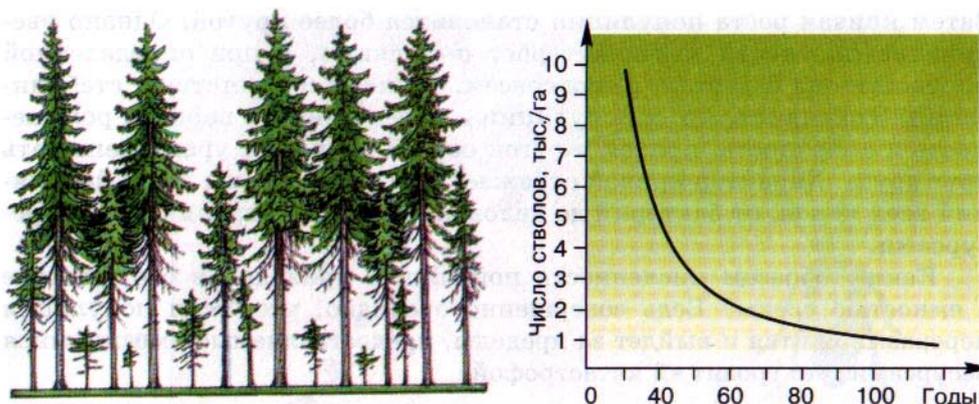


Рис. 15. Пример самоизреживания древостоя

У большинства растений (в первую очередь у обладающих вторичными типами стратегий) регулирование уровня конкуренции происходит одновременно за счет самоизреживания и уменьшения размера особей, что наблюдается в популяциях многолетних трав и культурных растений (см. 9.2.3).

### Контрольные вопросы

1. Приведите примеры симметричной и асимметричной конкуренции.
2. Что такое интерференция?

3. По каким причинам происходит дифференциация конкурентных способностей особей в популяции?

4. Что такое самоизреживание, в каких популяциях оно происходит?

### 9.2.2. Другие формы взаимоотношений особей в популяции

Кроме конкуренции возможны и другие формы отношений особей в популяциях – нейтральность (если ресурсов так много и особей так мало, что они практически не мешают друг другу) и положительные взаимоотношения.

**Эффект группы в популяциях животных.** Сообитание у животных через нервную и гормональную систему положительно влияет на многие процессы, протекающие в организме. У изолированных особей снижается уровень метаболизма, быстрее тратятся резервные вещества, подавляется целый ряд инстинктов. У овец вне стада учащаются пульс и дыхание, зимующие летучие мыши-одиночки имеют более высокий уровень обмена веществ, чем особи в колонии. Голуби некоторых пород не откладывают яйца, если не видят других птиц. Однако эффект группы проявляется лишь при ограниченной плотности популяции. Если животных становится слишком много, то в действие вступают механизмы конкуренции.

Эффекты положительного влияния особей друг на друга проявляются при семейном образе жизни (забота родителей о потомстве) и формировании более крупных объединений животных – прайдов, стай, стад и колоний.

*Прайды* – это достаточно сложно организованные небольшие семейные группы («гаремы») крупных хищников, таких, как львы. Животные одного прайда совместно охотятся и воспитывают потомство. Повзрослевшие самцы изгоняются из прайда, хотя в перспективе они могут вытеснить постаревшего родителя.

*Колонии* – это крупные групповые поселения оседлых животных, у которых некоторые функции жизни выполняются сообща. Тревога, поднятая любой особью, заметившей опасность, мобилизует всех остальных. Сообща птицам удается изгонять даже крупных хищников (песцов, ястребов, сов). Из числа млекопитающих колонии образуют сурки, сурикаты, пищухи, пеструшки, однако наиболее сложно организованы колонии общест-

венных насекомых – термитов, муравьев, пчел. В таких колониях разные особи специализированы для выполнения разных функций: размножения, защиты, обеспечения кормом себя и потомства и т.д.

*Стаи* – это временные объединения животных для защиты от врагов, добычи пищи и миграции. Стаи рыб играют защитную роль, в группе осуществляется круговой обзор, благодаря которому хищнику труднее приблизиться незамеченному. Тела рыб непрерывно меняющих направление движения, мешают хищнику сконцентрировать взгляд на отдельной особи. Есть мнение, что рыбы, плывущие стаями, получают гидродинамические преимущества. Образуют стаи синантропные (т.е. связанные с человеком) птицы – воробьи, голуби, вороны.

Стаи птиц формируются при сезонных перелетах. «Караваны» птиц, выстраивающихся в шеренги, клинья, уступы и др., позволяют крыльям отдельных особей в силу аэродинамических эффектов обретать большую подъемную силу («в коллективе» летать легче).

Однако благоприятные эффекты скопления особей неодинаково выгодны для всего «коллектива». Особенно полезны они для социально сильных животных, которые могут пробиться в центр скопления. У них всегда меньше вероятность быть съеденными хищниками, которые в первую очередь нападают на более слабых особей у периферии скопления.

Волчьи стаи возникают для групповой охоты, которая позволяет им нападать на крупных копытных, которых они не могут одолеть в одиночку. Волки способны захватывать жертву в кольцо, для чего требуется согласованность и координация.

*Стада* – это более длительные постоянные объединения животных. Они характерны для крупных фитофагов саванн, для северных оленей, лошадей. Северные олени в стаде успешнее добывают корм, так как только крупные особи способны разбить копытами ледяную наст, что позволяет более слабым особям воспользоваться этим ресурсом. В организации стада большую роль играет социальная иерархия (см. 9.3.3).

**Эффект группы в популяциях растений.** Растения, высеянные группой, развиваются лучше, чем растущие порознь. Причины этого не ясны, не исключено, что в этом случае у растений легче

формируются мутуалистические отношения с грибами и бактериями микоризы и ризосферы. Именно «эффект группы» был теоретической предпосылкой для разработки «гнездового метода» посева кукурузы и посадки дуба, который пропагандировался сторонниками Т.Д. Лысенко. Однако, в силу того, что кратковременное взаимное благоприятствование сменяется острой конкуренцией за ресурсы, при которой происходит взаимное угнетение особей и часть из них гибнет (т. е. напрасно теряются семена или посадочный материал), «гнездовой метод» не прижился на практике. При высева семян группой со временем формируется так называемый «эффект корыта»: растения в центре группы развиваются хуже, чем расположенные у краев гнезд.

Положительные отношения могут складываться и между взрослыми растениями. Описаны случаи срастания корней у деревьев, при этом часть пластических веществ переходит от более сильного растения к более слабому, возможна передача питательных веществ от одного растения другому через микоризы (см. 6.4.1).

Совместно произрастающие растения эффективнее опыляются насекомыми, так как повышается вероятность переноса пыльцы с цветков одного растения на другое, и, кроме того, яркое цветочное пятно из нескольких цветущих и выделяющих ароматические вещества растений лучше привлекает насекомых, чем одно растение.

Возможны явления взаимопомощи растений при «коллективной обороне» от фитофагов, проявляющих чрезмерно высокую активность и способных серьезно повредить растениям. В этом случае после начала активного поедания фитофагами в растениях происходят биохимические реакции и повышается концентрация веществ, снижающих их поедаемость (цианидов и др.). Описаны случаи, когда подвергшиеся нападению фитофагов особи выделяли в атмосферу сигнальные вещества (см. 6.6).

### **Контрольные вопросы**

1. Чем отличаются прайды, колонии, стада и стаи у животных?
2. В каких случаях проявляется взаимопомощь в популяциях растений?

### 9.2.3. Регулирование плотности популяций в посевах сельскохозяйственных растений

На знании закономерностей отношений особей в популяциях построено обоснование нормы высева культурных растений. Вначале при увеличении нормы высева урожай растет, но потом начинает снижаться (рис. 16). По этой причине выбирается та норма высева, которая обеспечивает максимальный урожай. Впрочем, иногда ее несколько завышают, чтобы культурные растения могли подавлять популяции сорных растений. При усилении гербицидного контроля в этом нет необходимости.

В табл. 12 приведены данные по оптимальной норме высева и плотности популяций для основных культурных растений.

#### Контрольные вопросы

1. Как связаны урожайность сельскохозяйственных культур и норма высева?
2. В каких случаях создаются загущенные посевы?

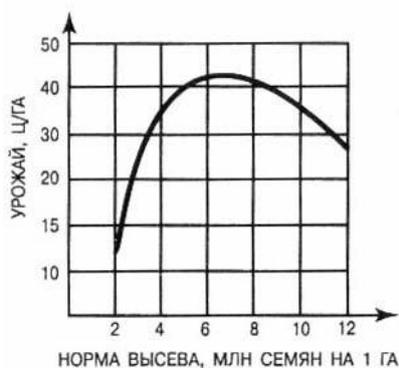


Рис. 16. Зависимость урожая пшеницы от нормы высева при оптимальных экологических условиях

Таблица 12

**Нормы высева и плотность популяций основных  
сельскохозяйственных культур РФ**

Культура	Норма высева (число всхожих семян, млн штук/га)	Плотность популяции
Озимая рожь	3,5-6,5	400-500 стеблей на 1 м <sup>2</sup>
Яровая пшеница	3,5-6,5	600-800 стеблей на 1 м <sup>2</sup>
Овес	3,5-6,0	600-800 стеблей на 1 м <sup>2</sup>
Кукуруза: на зерно	4,0-6,0	25-70 тыс. растений на 1 га
на зеленый корм и силос	6,0-10,0	120-200 (500) тыс. растений на 1 га
Рис	5,0-7,0	350-450 стеблей на 1 м <sup>2</sup>
Горох	0,8-2,0	120-300 стеблей на 1 м <sup>2</sup>
Картофель	47-70 тыс. клуб- ней	40-60 тыс. кустов на 1 га
Гречиха	1,5-4,5	200-500 стеблей на 1 м <sup>2</sup>
Сахарная свек- ла	12-38 штук се- мян на 1 погон- ный м	5-7 растений на 1 погонный м или 95-100 тыс. растений на 1 га
Подсолнечник: на семена	0,6-0,8	2-3 растения на 1 погонный м или 30-66 тыс. растений на 1 га
на силос	1,0-1,8	6-8 растений на 1 погонный м или 100-150 тыс. растений на 1 га
Морковь	0,2-1,5	0,7-1,2 млн растений на 1 га

### 9.3. Гетерогенность популяций

Как уже отмечалось, любая природная популяция меньше всего похожа на набор одинаковых пластмассовых солдатиков, она состоит из особей, различающихся по фенотипическим и (или) генотипическим признакам. Различать фенотипическую и генотипическую вариацию особей достаточно сложно, для этого чаще всего необходимы эксперименты. Однако любая неоднородность популяции повышает ее устойчивость и способствует

расширению экологической ниши. Рассмотрим основные варианты гетерогенности популяций.

### 9.3.1. Половой состав

Разделение организмов на мужские и женские распространено во всех царствах, кроме прокариот, и способствует повышению устойчивости потомков за счет комбинирования признаков родителей. Экологические и поведенческие различия между особями мужского и женского пола могут быть выражены очень сильно. Так, самцы комаров семейства *Culicidae*, в отличие от кровососущих самок, во взрослом состоянии либо вообще не питаются, либо потребляют нектар растений. У двудомных растений разделение полов способствует дифференциации экологических ниш, которые шире у мужских особей.

Как правило, пол определяется генетически, и потому основной моделью полового состава является соотношение полов 1:1. Однако половой состав популяций регулируется факторами среды, причем, при ухудшении условий повышается доля мужских особей, которые более пластичны. Именно на мужских особях наиболее активно протекает естественный отбор, и лишь те, кто прошел его суровые испытания, передают свои гены потомкам. Классический пример – дуэли самцов за обладание самкой.

В литературе описано множество примеров возрастания доли мужских особей при ухудшении условий. Так, в популяциях пингвинов *Megadyptes antipodes* при выходе птенцов из яиц соотношение самцов и самок составляет 1:1, но к десятилетнему возрасту на двух самцов остается лишь одна самка. У летучих мышей доля женских особей после зимней спячки снижается до 20 %. У рыжих лесных муравьев *Formica rufa* при благоприятных условиях – температуре выше +20°С – из яиц развиваются почти исключительно самки, а при более низких температурах – самцы.

Аналогичная закономерность многократно описана для двудомных семенных растений – можжевельника, тополя, ивы, шалфея степного, у которых в неблагоприятных условиях повышается доля мужских особей. В степном Зауралье в засушливый 1975 год число женских форм у шалфея степного уменьшилось в 10 раз, а у спаржи лекарственной – в три раза.

Особенно наглядно влияние условий среды на определение пола у равноспоровых плаунов. Заростки, которые развиваются из спор, всегда потенциально обоеполые, но при ухудшении условий среды архегонии не развиваются и заростки становятся мужскими.

У некоторых видов соотношение полов меняется с возрастом: самки оказываются более живучими, и среди взрослых особей их доля выше, чем среди молодых. Эта закономерность характерна для популяций человека, в которых женщины живут дольше, чем мужчины, и потому в старшем поколении доля мужских особей снижается.

### 9.3.2. Возрастной состав

*Возрастной состав популяций* отражает популяционный поток, при котором происходит постоянная замена отмирающих особей новыми. Кроме того, наличие особей разного возраста расширяет экологические ниши популяций и полноту использования условий среды (даже стадо из коров и телят полнее использует травостой пастбища, чем стадо только из коров или только из телят).

**Возрастные пирамиды.** Графические фигуры, отражающие соотношение особей разного возраста, называются *возрастными пирамидами*. На рис. 17 приведены три варианта пирамид возрастного состава: с преобладанием молодых особей (1), с примерно равным участием особей разного возраста (2) и с преобладанием особей среднего возраста (3).

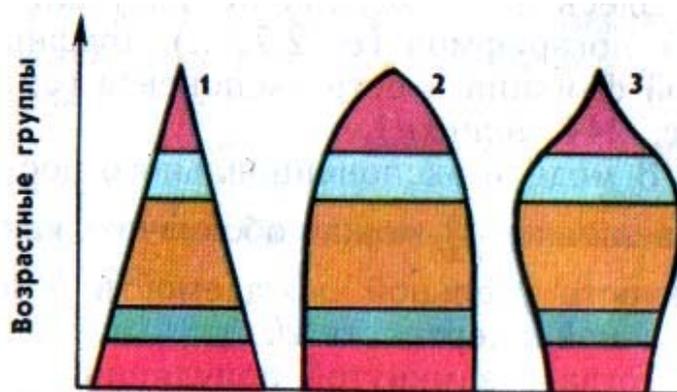


Рис. 17. Примеры возрастных пирамид популяций

Наиболее детально связь возрастного состава с прочими динамическими характеристиками изучена для популяции человека. Для стран, в которых происходит быстрый рост народонаселения, характерна невысокая продолжительность жизни и высокая

смертность. В результате возрастная пирамида имеет широкое основание. В странах, где рост народонаселения стабилизирован, возрастает длительность жизни и снижается смертность. Возрастная пирамида населения по форме напоминает ракету (рис. 18).

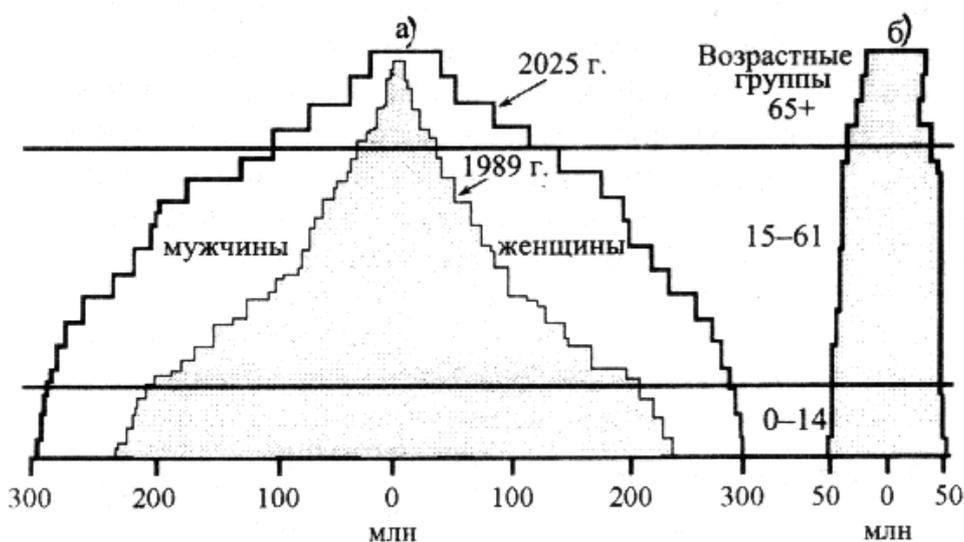


Рис. 18. Возрастные пирамиды населения демографически неблагоприятных (а) и демографически благополучных (б) стран, 1985 г. и 2025 г. (прогноз)

**Различия экологических ниш организмов в разном возрасте.** У некоторых животных на разных стадиях онтогенеза происходят смены сред обитания, меняется тип питания, характер передвижения. При этом экологические различия разных возрастных стадий могут быть более выражены, чем различия между видами. Так, травяные лягушки живут на суше, а головастики – в воде. Гусеницы грызут листья, в бабочки питаются нектаром. Некоторые виды насекомых с полным превращением питаются только на личиночных стадиях, а во взрослом (имагинальном) состоянии ничего не едят и выполняют только функции расселения и размножения.

В разных возрастных состояниях у растений может быть разная стратегия (Работнов, 1992). Так, эфемер мятлик луковичный на ранних стадиях развития проявляет себя как виолент, а затем с наступлением жаркого засушливого периода переходит в состояние покоя и становится пациентом. Бутень Прескотта в вегетативном состоянии является пациентом, а в генеративном – эксплерентом.

**Регенерационная ниша.** Для вхождения в растительное сообщество нового вида необходимы специальные условия, которые

удовлетворяют его потребностям в ювенильной стадии, т.е. *регенерационная ниша*. У пойменных тополей и ив регенерационная ниша, к примеру, очень узкая – это свежие и лишённые растительности влажные наносы аллювия в прирусловой пойме. В иных условиях их легкие семена с пушистыми парашютами («тополиный пух») не прорастают, так как застревают между стеблями травянистых растений. Семена, попадающие в густой ивняк, достигают поверхности влажной почвы и прорастают, но всходы гибнут от сильного затенения. Весьма интересно, что семена этих деревьев оказываются готовыми к прорастанию как раз в то время, когда идет спад уровня паводка и обнажаются влажные супесчаные и суглинистые субстраты. Таким образом, биоритмы плодоношения оказываются подлаженными под среднегодовые ритмы паводкового режима. На реках с разным паводковым режимом формируются экотипы ив с разным временем плодоношения.

Как создание регенерационных ниш можно рассматривать вспашку почвы перед посевом и агротехнический прием поверхностного улучшения – дискования дернины луга перед подсевом в нее ценных видов трав.

**Особенности возрастного состава популяций животных.** У животных возможны популяции как из организмов одного возраста, так и из организмов, находящихся в разном возрастном состоянии (т.е. относящихся к разным возрастным *когортам*). Так, разновозрастные популяции формируются у нестадных саранчовых. Весной из яиц, перезимовавших в кубышках, появляются личинки. Несмотря на то, что разные личинки развиваются с разной скоростью, к концу лета вся популяция переходит в имагинальное состояние. Такая же возрастная структура наблюдается у дубовой листовертки и других видов с однолетним циклом развития. У видов с однократным размножением и короткими жизненными циклами в течение года может сменяться несколько поколений.

Популяции с более сложным возрастным составом могут возникать как у видов, размножающихся один раз в жизни, так и размножающихся многократно. Первый вариант популяций формируется у майских жуков. Самки погибают после откладки яиц, личинки развиваются в почве медленно и окукливаются только на четвертый год жизни. По этой причине в популяции одновременно присутствуют представители четырех возрастных когорт, каждая из которых появ-

ляется через год после предыдущей. Соотношение когорт по численности зависит от того, какие условия складывались при появлении и развитии очередного поколения. Например, когорта может быть малочисленной, если поздние заморозки погубили часть яиц, или если холодная дождливая погода помешала лёту и копуляции жуков.

Одновременное существование разных генераций может быть обусловлено растянутостью периода откладки яиц, роста и полового созревания отдельных особей. У свекловичной моли за лето появляется 4-5 генераций и одновременно встречаются представители двух и даже трех смежных поколений, хотя одно из них всегда преобладает.

У видов с многократным размножением возможно два варианта возрастного состава популяций: с коротким периодом жизни и с длинным периодом жизни. В первом случае ежегодно сменяется значительная часть популяции, и ее возрастная структура сильно варьирует. Во втором случае возрастная структура популяции всегда достаточно устойчива. Так индийские слоны достигают половой зрелости к 8-12 годам и живут 60-70 лет, самка рождает 1-2 слонят примерно раз в четыре года. Поэтому взрослые животные разного возраста составляют в популяции 80%, а молодняк – около 20 %. У видов с более высокой плодовитостью соотношение возрастных групп может быть иным. Например, в популяции дикого северного оленя примерно одинаково представлены особи в возрасте от 1 до 7 лет, а количество более старых особей с возрастом снижается. Возрастную структуру популяций необходимо учитывать при определении норм отстрела охотничье-промысловых животных (см. 11.2).

**Особенности возрастного состава популяций растений.** Изучение возрастного состава популяций растений было начато лесоводами в конце XIX столетия. На основе соотношения деревьев разного возраста они оценивали состояние лесных насаждений и прогнозировали развитие процесса смены пород. Определение абсолютного возраста деревьев не представляет особого труда. Раньше возраст определялся по спилам стволов, а в настоящее время – по кернам древесины, которые получают с использованием специальных буров. В середине XX века благодаря Т.А. Работнову и А.А. Уранову и их многочисленным ученикам (Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова, Л.А. Жукова и др.) было начато изучение возрастного состава популяций травянистых растений. Однако поскольку абсолютный воз-

раст у трав определить очень трудно, в основу изучения популяций было положено соотношение возрастных состояний растений (табл. 13). Были разработаны специальные ключи для определения возрастного состояния растений, причем число этих состояний, которые можно различить, в разных случаях меняется от 5 до 11.

Таблица 13

**Периодизация онтогенеза цветковых растений**

Период	Возрастное состояние растений	Условное обозначение
I. Латентный	1. Семена	Sm
II. Виргинильный	2. Проростки	P
	3. Ювенильные	J
	4. Имматурные	Im
	5. Виргинильные	V
III. Генеративный	6. Молодые генеративные	$g^1$
	7. Средние генеративные	$g^2$
	8. Старые генеративные	$g^3$
IV. Сенильный	9. Субсенильные	Ss
	10. Сенильные	S
	11. Отмирающие	Sc

Т.А. Работнов предложил различать три типа популяций по соотношению разных возрастных групп растений: инвазионные, состоящие в основном из молодых растений; нормальные, в составе которых представлены все возрастные состояния; регрессивные, представленные в основном сенильными особями (табл. 14).

Таблица 14

**Классификация популяций растений по спектру  
возрастного состава**

Возрастное состояние особи	Тип ценопопуляции		
	Инвазионная	Нормальная	Регрессивная
Ювенильное	+++	+	
Генеративное	+	+++	+
Сенильное		+	+++

Кроме того, некоторые виды растений, которые имеют в почве банк семян или вегетативных зачатков – корневища, клубни,

луковицы, формируют ложноинвазионные популяции. Эти растения длительное время находятся в состоянии покоя, под действием фактора, выводящего их из состояния покоя, происходит массовое развитие растений. Таким фактором может быть нарушение целостности верхнего слоя почвы. При этом в ней увеличивается количество воздуха, а аэробные микроорганизмы переводят аммонийные формы азота в нитратные, что стимулирует прорастание семян и почек на вегетативных органах.

Оценка возрастного состава популяций особенно важна при мониторинге состояния редких видов: в случае, когда популяция оценивается как регрессивная, необходимо принятие срочных мер для обеспечения ее охраны.

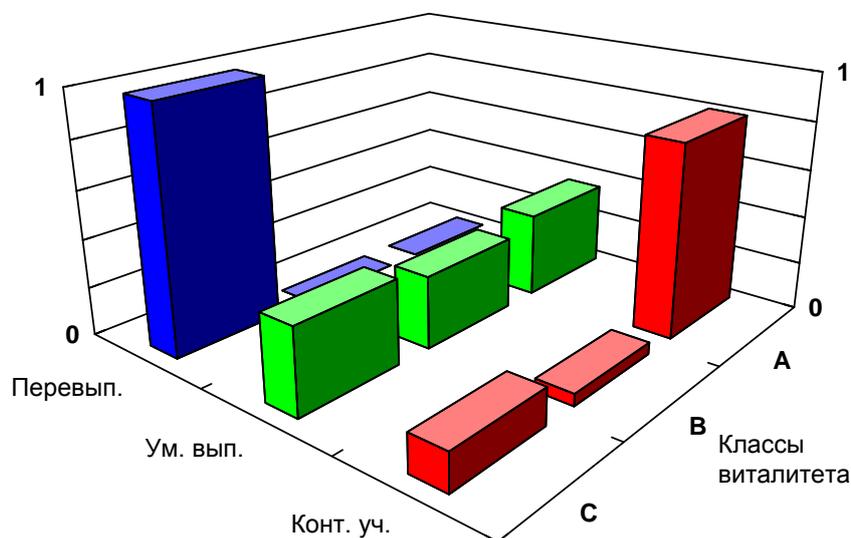
### 9.3.3. Социальная иерархия

Разные особи играют в жизни популяции разную роль – потребляют разное количество ресурсов, вносят разный вклад в процесс размножения, по-разному влияют на другие особи. У животных со сложными формами территориальной организации, которые были рассмотрены в разд. 9.1.3, может формироваться сложная социальная иерархия.

Возможна линейная иерархия доминирования-подчинения по рангам А, В, С и т.д. При такой иерархии особи, принадлежащие к каждому рангу, подчинены предыдущему, но главенствуют над последующими. Животные низшего ранга подходят к пище последними, их не допускают к самкам, изгоняют из лучших мест отдыха и т. д. Возможны параллельные ряды подчинения: один – среди самцов, другой – среди самок. У павианов, кроме того, самцы доминируют над самками, а те в свою очередь – над детенышами. Иерархическая система доминирования-подчинения создает согласованную систему поведения, выгодную для всех членов группы. При этом она динамична, и в жизни группы идет непрерывная «проверка» соответствия ее структуры меняющимся условиям. Взрослеет молодежь, старые животные теряют силы, на роль вожака-доминанта всегда претендуют более молодые животные, уже набравшие сил и опыта.

В стадах чаще бывает один лидер, который не подчиняет себе других особей, но определяет направление перемещения, места кормежки, реакцию на хищника и другие свойства стада. Лидеры

всегда отличаются более мощным сложением, которое позволяет им легче отстаивать свои права на лучшие условия и право оставить потомство. Как правило, слабые особи оказываются отесненными к периферии группы и становятся добычей хищников.



**Рис. 19. Влияние условий среды на виталитетный спектр популяций клевера лугового, по Ю.А. Злобину**  
 А, В, С – классы виталитета особей, соответственно крупные, средние и мелкие)

Социальная организация в какой-то мере возможна в популяциях растений. Даже в составе одной возрастной когорты могут быть индивидуумы, развитые лучше и хуже, т.е. обладающие разным виталитетом (термин предложен Ю.А. Злобиным). Наиболее доступным и информативным показателем виталитета у растений является их размер (вес), чем растение лучше развито, тем выше его виталитет. По соотношению растений с разным виталитетом различают *нормальные популяции* (примерно одинаково представлены особи с разным виталитетом), *процветающие популяции* (преобладают особи с высоким виталитетом) и *регрессивные популяции* (преобладают особи с низким виталитетом). На рис. 19 показано влияние интенсивности пастбищной нагрузки на виталитетный спектр трех популяций клевера лугового. При усилении выпаса происходит изменение состояния популяций от процветающей (преобладают крупные особи) через нормальную (примерно равная представленность крупных, сред-

них и мелких особей) до регрессивной (преобладают мелкие особи).

#### 9.3.4. Экотипы

В популяциях часто отмечается значительная *генотипическая вариация* за счет сосуществования нескольких экотипов, которые определяются как «...внутривидовые генетически предопределенные локальные соответствия между организмами и средой» (Бигон и др., 1989, т. 1, с. 49). Генотипическая вариация в популяциях животных, видимо, ниже, чем в популяциях растений, так как, обладая подвижностью, животные разных экотипов распределяются по разным популяциям или микросайтам внутри одной популяции. В то же время отмечены случаи сосуществования в одной популяции нескольких (чаще двух) экотипов у малоподвижных видов животных, таких, как улитки. В популяциях саранчи есть две формы, резко отличающиеся по внешнему виду – «стационарная» (одиночная) и мигрирующая (стадная), причем, соотношение этих форм меняется в зависимости от условий года.

В естественных популяциях растений, как правило, присутствует несколько экотипов, что повышает эффективность использования ресурсов и способствует повышению продуктивности и устойчивости. Например, наличие в составе популяции растений раннецветущего и позднецветущего экотипов повышает ее устойчивость к заморозкам, наличие экотипа, более активно накапливающего цианиды – устойчивость к фитофагам и т.д.

В последние годы большой материал о генотипическом разнообразии внутри популяций растений получен методами изоферментного анализа (изоферментных генетических маркеров). В частности, было выявлено, что в большинстве популяций древесных растений отмечается достаточно высокое генотипическое разнообразие, возрастающее в экстремальных условиях у границ экологического ареала вида.

Причиной формирования экотипов может быть химическое загрязнение окружающей среды. В Англии описано формирование экотипа черных бабочек (промышленный меланизм), что было связано с отбором «на маскировку» – более темноокрашенные бабочки сливались с цветом коры деревьев, покрытых налетом сажи, а светлые бабочки становились жертвами птиц. Экотипы

злаков, устойчивые к влиянию тяжелых металлов, формируются на «хвостохранилищах» – отвалах горной породы (Риклефс, 1979). Во всех случаях основу новых экотипов составляют скрытые признаки, которые проявляются под влиянием новых факторов среды, то есть имеет место преадаптация.

В популяциях сорных растений, которые близки к естественным популяциям растений, также возможна дифференциация особей за счет генотипического разнообразия. Регулярное применение гербицидов уменьшает это разнообразие: выпадают экотипы, неустойчивые к действию препарата, и, напротив, массово развиваются экотипы, устойчивые к его действию. В итоге при длительном применении гербицидов, в особенности одного препарата, засоренность может возрастать. Аналогично влияют препараты на популяции фитофагов (насекомых-вредителей) и патогенов (грибов, бактерий).

Гетерогенность природных популяций моделируется в практике сельского хозяйства: используются смеси (блэнды) из нескольких сортов культурных растений с разными экологическими особенностями (более засухоустойчивого и менее засухоустойчивого, высокого и низкого и т.д.). Такие сортосмеси дают более устойчивый урожай, хотя в отдельные годы, наиболее благоприятные для одного или другого сорта-экотипа, его урожай в чистом посеве может быть выше.

Возможны экотипы, которые связаны с разными местообитаниями и соответственно формируют разные популяции. В этом случае они генетически изолированы и являются «прелюдиями» к образованию новых видов. Один из ярких примеров такой дифференциации экотипов – тысячелистник (*Achillea millefolium*), который может расти в широком диапазоне высоты над уровнем моря и подниматься в горы до 3000 м. На высоте до 1000 м его популяции представлены особями размером до 80 см, а на высоте 3000 м – низкорослыми особями ниже 20 см с розетками листьев. При выращивании растений этих экотипов в стандартных условиях их различия сохранились (Бродский, 2006).

Генотипическое разнообразие внутри популяции ставит дополнительные задачи перед охраной биоразнообразия, которая должна обеспечивать сохранение не только видов, но и их экотипов.

## Контрольные вопросы

1. Какую роль играет фенотипическая дифференциация особей в популяциях растений и животных?
2. Почему генотипическая дифференциация особей в популяциях растений обычно выше, чем в популяциях подвижных животных?
3. Как используется свойство гетерогенности популяций в сельском хозяйстве?

## Темы докладов на семинарских занятиях

1. Конкуренция как основная форма взаимоотношений особей в популяции.
2. Положительные взаимодействия особей в популяциях.
3. Гетерогенность популяций как адаптация для повышения их устойчивости.

## ГЛАВА 10. ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Изучение изменений признаков популяций во времени – наиболее сложный раздел популяционной экологии. Сложность оценки этих процессов заключается в том, что их результаты интегрально отражают действие множества взаимозависимых факторов. По этой причине даже после того, как описана закономерность изменения размера и состава популяции, однозначно объяснить ее можно далеко не всегда. Главный фактор, который вызвал этот процесс, может влиять на него не только прямо, но и опосредствованно – через один или несколько факторов-посредников.

При изучении *динамики популяций* важен учет «биологического времени», на основании которого устанавливается минимальная длительность периода наблюдений. Так, для изучения закономерностей динамики популяции тли достаточно нескольких недель, полевки – нескольких лет, а долгожителя-слона – нужны десятки лет. Соответственно для изучения динамики одноклеточных водорослей достаточно нескольких дней, изучение динамики криля требует нескольких месяцев, а наблюдения за популяцией китов, как и слонов, проводятся в течение десятков лет.

## 10.1. Динамические характеристики популяций

Плотность популяции регулируется четырьмя параметрами, устанавливаемыми в соответствующем масштабе биологического времени. Для бактерий он может быть равен одному часу, для планктонных водорослей – суткам, для насекомых – неделе или месяцу, для крупных млекопитающих (включая человека) – году. Все параметры вычисляются в пересчете на группу особей определенного объема (100 или чаще 1000 особей). Эти параметры следующие:

- 1) *рождаемость* – число родившихся особей;
- 2) *смертность* – число умерших особей (неважно, своей смертью или погибших, например, съеденных);
- 3) *скорость иммиграции* – число особей, появившихся в данной популяции из других популяций;
- 4) *скорость эмиграции* – число особей, покинувших данную популяцию.

Формула изменения численности популяции выглядит следующим образом:

$$\boxed{\text{Изменение численности}} = \boxed{\begin{array}{c} \text{Рождаемость} \\ + \\ \text{скорость иммиграции} \end{array}} - \boxed{\begin{array}{c} \text{Смертность} \\ + \\ \text{скорость эмиграции} \end{array}}$$

Все четыре показателя являются зависимыми от плотности популяции. (Независимыми от плотности популяций являются абиотические факторы, такие, как климат, рельеф и др.).

При повышении плотности снижается рождаемость, увеличивается смертность, прекращается иммиграция и начинается массовое выселение особей из популяции, что для некоторых видов является генетически закрепленной особенностью поведения. Как правило, из родительской группировки молодые особи уходят «добровольно», однако иногда их приходится изгонять. Если плотность популяции низка, то происходят обратные процессы. Итогом динамических процессов является равновесие плотности популяции и сопротивления среды: количества ресурсов и плотности популяций видов следующего трофического уровня.

Если пренебречь показателями иммиграции и эмиграции особей (их, как отмечалось, почти нет у растений), то можно оценить

*мгновенную скорость роста популяции*, т.е. баланс между рождаемостью и численностью за единицу времени. У стабильных популяций мгновенная скорость роста равна нулю, у растущих – является положительным числом, у разрушающихся – отрицательным. Впрочем, даже у стабильных популяций продолжаются процессы *циклических изменений численности* (см. 10.5).

### Контрольные вопросы

1. Дайте определение четырем основным параметрам, определяющим динамику популяции.
2. Напишите формулу изменения численности популяции.
3. Что такое мгновенная скорость роста популяции?

### 10.2. Динамические и статические демографические таблицы

Для изучения закономерностей динамики популяций составляются *таблицы выживания*. В этих таблицах строками отражаются классы возраста, а в столбцах показывается число особей, которые сохранились или погибли. Величина градаций классов зависит от продолжительности жизни изучаемых организмов (т. е. от биологического времени). Для человека используют интервал в 5 лет, для многих насекомых – одну неделю. Если есть возможность длительное время следить за динамикой вымирания особей в популяциях (регистрировать возраст наступления смерти всех членов одной возрастной когорты), то составляют *динамические таблицы выживания* (табл. 15).

Таблица 15

Таблица выживания для барана Дала в Национальном парке Мак-Кинли (Аляска), построенная на основании данных о возрасте 608 особей к моменту смерти (по Риклефсу, 1979)

Возрастной интервал, годы	Число особей, погибших в данном возрастном интервале	Число особей, доживших до конца возрастного интервала	Доля выживших особей на 1000 рожденных (выживаемость)
0-1	121	608	1,000
1-2	7	487	0,801
2-3	8	480	0,789

3-4	7	472	0,776
4-5	18	465	0,764
5-6	28	447	0,734
6-7	29	419	0,688
7-8	42	390	0,640
8-9	80	348	0,571
9-10	114	268	0,439
10-11	95	154	0,262
11-12	55	59	0,096
12-13	2	4	0,006
13-14	2	2	0,003
14-15	0	0	000

Однако для долгоживущих или подвижных видов получить данные для построения динамических таблиц крайне трудно. По этой причине составляют таблицы выживания на основании краткосрочных наблюдений за смертностью во всех возрастных группах. Такие таблицы называются *статическими*, их пример – данные о демографии женской части населения Канады (табл. 16).

Таблица 16

Статическая демографическая таблица женского населения Канады на 1980 г. (Krebs, 1985, по Гилярову, 1990)

Возрастная группа	Численность в каждой возрастной группе, чел.	Число умерших в каждой возрастной группе за год, чел.	Смертность в расчете на 1000 человек
0–1	173400	1651	9,52
1–4	685900	340	0,50
5–9	876600	218	0,25
10–14	980300	234	0,24
15–19	1 164100	568	0,49
20–24	1 136100	619	0,54
25–29	1 029300	578	0,56
30–34	933000	662	0,71
35–39	739200	818	1,11
40–44	627000	1039	1,66

45–49	622400	1664	2,67
50–54	615100	2574	4,18
55–59	596000	3878	6,51
60–64	481200	4853	10,09
65–69	413400	6803	16,07
70–74	325600	8421	25,86
75–79	235100	10029	42,66
80–84	149300	10824	72,50
85 и больше	119200	18085	151,70

### Контрольные вопросы

1. Что такое таблица выживания?
2. Как составляется динамическая таблица выживания?
3. Как строится статическая демографическая таблица?

### 10.3. Кривые выживания

На основе таблиц выживания или статических демографических таблиц строят *кривые выживания* (рис. 20). Р. Перль предложил различать три типа таких кривых.

*Кривая I типа* (А, сильно выпуклая) соответствует ситуации, когда смертность ничтожно мала в молодом и среднем возрасте, но в старом возрасте быстро увеличивается и все особи погибают за короткий срок. К кривой этого типа приближается кривая выживания человека в развитых странах.

*Кривая II типа* (Б, диагональная) представляет ситуацию, когда во всех возрастных классах смертность особей одинакова. Такова динамика популяций многих рыб, пресмыкающихся, птиц, многолетних травянистых растений.

*Кривая III типа* (В, сильно вогнутая) выражает другой случай – массовую гибель особей в начальный период жизни, а затем низкую смертность выживших особей. Ей соответствует возрастная динамика большинства видов деревьев: высока смертность всходов и происходит интенсивное самоизреживание молодых растений. Однако с возрастом интенсивность самоизреживания резко снижается, и постепенно древостой достигает «конечной плотности», которая отражает особенности биологии вида и условий среды. Она тем ниже, чем благоприятнее условия (выше бонитет насаждений, см. 9.2.1).

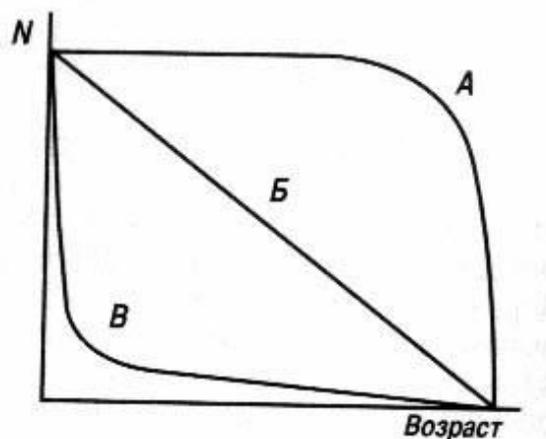


Рис. 20. Кривые выживания  
(А, Б, В – типы кривых, N – число особей)

### Контрольные вопросы

1. Расскажите о трех типах кривых выживания.
2. Приведите примеры популяций животных и растений, соответствующих разным кривым выживания.
3. К какому типу кривых выживания можно отнести демографические закономерности популяций человека?

### 10.4. Модели роста популяций

Экологи различают несколько *моделей роста популяций* (т.е. закономерностей изменения численности популяции при ее росте «от нуля»), главные из них – *экспоненциальная* и *логистическая* (рис. 21).

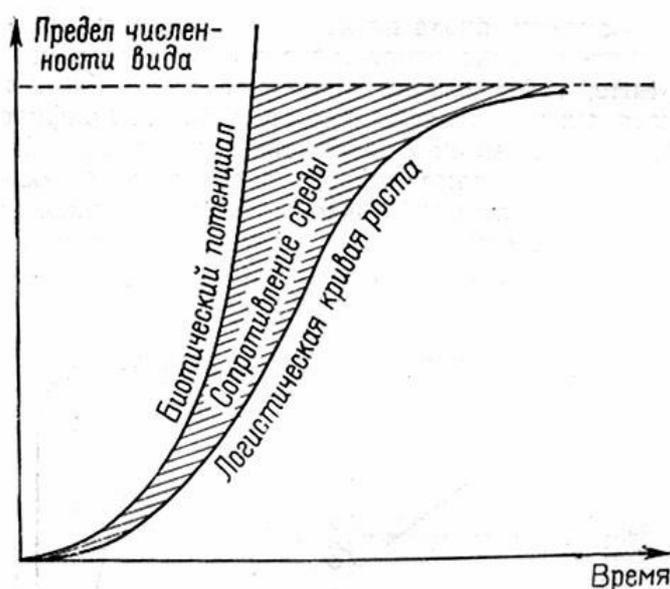


Рис. 21. Модели роста численности популяций (по Дажо, 1975).

О тенденции быстрого неограниченного увеличения числа особей вида в соответствии с его биотическим потенциалом знал уже К. Линней. Однако представления об экспоненциальном росте популяций в начале прошлого столетия сформулировал Т. Мальтус: число особей в популяции увеличивается в геометрической прогрессии. В качестве примера Мальтус привел гипотетический рост народонаселения страны при условии естественной смертности (при отсутствии эпидемий и войн). Представления о способности любой популяции к экспоненциальному росту является краеугольным камнем популяционной экологии. Способность популяций к экспоненциальному росту считается главным законом экологии, близким по значению к закону Ньютона в физике (П.В. Турчин).

Модель экспоненциального роста описывается *J-образной кривой*: в условиях постоянного поступления ресурсов скорость роста популяции увеличивается и кривая взмывает вверх. Модель может быть описана уравнением:

$$N_t = N_0 e^{rt},$$

в котором  $N_t$  – численность популяции через очередной промежуток времени ( $t$ ),

$N_0$  – исходная численность,

$e$  – основание натурального логарифма,

$r$  – коэффициент размножения (репродуктивный потенциал, разность относительной рождаемости и относительной смертности, т.е. число родившихся или умерших особей, отнесенное к числу особей популяции в начале промежутка времени  $t$ ).

Чтобы рост популяции соответствовал этой модели, величина коэффициента  $r$  должен быть постоянной, т.е. должно быть постоянным среднее количество потомков на одну особь (если  $r = 0$ , т.е. рождаемость равна смертности, то численность популяции не растет).

В зависимости от величины  $r$  увеличение численности особей может быть быстрым и достаточно медленным. Ч. Дарвин рассчитал потенциальные возможности роста популяций разных организмов при реализации экспоненциальной модели. По его оценкам, число потомков одной пары слонов – животных, размножающихся чрезвычайно медленно, – через 750 лет достигнет 19 млн. Если же обратиться к организмам, живущим не так долго и размножающимся более быстро, то цифры будут еще более впе-

чатляющими. У бактерий, которые делятся каждые 20 минут, из одной бактериальной клетки через 36 часов может образоваться биомасса, которая покрывает весь земной шар слоем толщиной 30 см, а еще через 2 часа – слоем в 2 м.

«Поскольку ни бактерии, ни слоны не покрывают землю сплошным слоем, очевидно, что на самом деле в природе экспоненциальный рост популяций организмов или не происходит вообще, или же происходит, но в течение непродолжительного времени, сменяясь затем спадом численности или выходом ее на стационарный уровень» (Гиляров, 1990, с. 77).

В природе экспоненциальный рост численности популяций наблюдается в сравнительно кратковременные периоды их жизни при особо благоприятных условиях, когда постоянно пополняются ресурсы. Так, в озерах умеренных широт весной после таяния льда в приповерхностном слое воды содержится много биогенных элементов. По этой причине после прогревания воды наблюдается быстрый рост численности диатомовых и зеленых водорослей. Однако он также быстро прекращается, когда эти ресурсы оказываются израсходованными и, кроме того, зоопланктон начнет активно выедать водоросли (т.е. за счет регулирования плотности популяций «снизу» и «сверху»). Примеры кратковременного экспоненциального роста популяций фитофагов при отсутствии хищников рассмотрены в разд. 6.3.1.

Однако крах популяций в результате их экспоненциального роста происходит не всегда. Если территория, пригодная для обитания популяции, достаточно велика, то она может осуществлять широкую экспансию и при этом длительное время увеличивать численность. Пример такого сценария экспоненциального роста – интродукция в Австралию европейских кроликов. В 1859 г. один фермер завез в Южную часть континента дюжину этих животных из Европы. В Австралии для них не оказалось видов-контролеров (хищников или паразитов), и численность кроликов стала расти в соответствии с экспоненциальной кривой. В итоге за 6 лет количество кроликов достигло 22 миллионов, к 1930 г. они расселились уже по всему континенту, а численность достигла 750 млн! Кролики конкурировали с овцами за корм (в итоге поголовье овец снизилось в два раза). Они лишали корма кенгуру. В начале 1950-х гг. удалось уничтожить 90 % кроликов, заразив их пато-

генным вирусом миксомы (родственником вируса оспы). Однако на этом «кроличья история» Австралии не завершилась: достаточно быстро произошел процесс формирования экотипа, устойчивого к болезни, и поголовье снова выросло.

*Логистическая модель роста популяций*, описываемая S-образной кривой (медленный рост – быстрый рост – медленный рост), была предложена также в начале XIX столетия бельгийским математиком П.-Ф. Ферхюльстом, а затем уже в 1920-е гг. переоткрыта американскими учеными Р. Перлем и Л. Ридом. П.В. Турчин считает эту модель отражением закона «самоограничения роста любой популяции».

Причины замедления роста популяции могут быть самыми различными: выедание ресурсов, влияние эффекта скученности (у грызунов при этом снижается интенсивность репродуктивного процесса), отравление местообитания прижизненными выделениями, выедание популяции хищниками, болезни и т.д.

Тем не менее, и эта кривая является идеализацией, так как крайне редко проявляется в природе. Очень часто после того, как рост популяции выйдет на плато (достигнет предела, соответствующего количеству ресурсов), происходит внезапное уменьшение ее численности, а потом популяция вновь быстро растет. Таким образом, ее динамика оказывается состоящей из повторяющихся логистических циклов.

### **Контрольные вопросы**

1. Охарактеризуйте экспоненциальную модель роста популяции.
2. Почему модель экспоненциального роста редко наблюдается у природных популяций?
3. Из каких фаз состоит логистическая модель роста популяции?

### **10.5. Циклическая динамика популяций**

Циклическая динамика популяций, то есть периодические изменения ее параметров (плотности, типы распределения, возрастного состава и т.д.) характерна для многих видов. Ее причинами могут быть как внешние факторы (колебания погоды, изменения численности популяций-ресурсов и популяций-потребителей – хищников и паразитов), так и внутренние механизмы, связанные с жизненными циклами (например, периодич-

ность плодоношения у растений). По амплитуде циклических изменений различают три типа динамики.

**Стабильный тип.** У популяций видов с крупными особями – животных (дельфины, киты, слоны, бегемоты, львы и т. д.) и растений (деревья) – за счет адаптаций к колебаниям внешней среды циклическая динамика протекает при небольших изменениях численности. К этому типу относится динамика популяций современного человека. Если раньше на его численность влияли такие факторы, как засуха или эпидемии, то теперь за счет импорта продовольствия и достижений медицины циклические колебания сглажены.

**Лабильный тип.** Численность популяции меняется с периодичностью 5-11 лет, что наблюдается у мышевидных грызунов и некоторых видов хищников, зависящих от численности популяций жертв (например, канадская рысь). Такая циклическая динамика наблюдается, к примеру, в популяциях тундровых леммингов, которые питаются мхами и лишайниками. Они продолжают активную жизнедеятельность под снегом и выедают свою кормовую базу настолько, что прекращают размножаться, а затем начинают умирать от бескормицы. После того, как мхи отрастут, начинается новый подъем численности леммингов. На отношения фитофага и растений накладывается влияние других факторов, в первую очередь хищников (песцов, сов и др.), которые особенно активно поедают ослабленных животных в период бескормицы, тем самым ускоряя спад численности популяции леммингов. Кроме того, ослабленные недоеданием животные теряют иммунитет и их гибели способствуют паразиты. Таким образом, у леммингов, как у многих других видов животных, циклическая динамика вызывается влиянием целого комплекса взаимодействующих факторов.

В прошлом к этому типу циклической динамики популяций относились и колебания поголовья скота под влиянием засухи или снегопада (последнее – в районах с круглогодичным содержанием скота на пастбищах). В неблагоприятные годы поголовье скота снижалось на 1/3 или даже на 2/3, что способствовало восстановлению травостоев естественных кормовых угодий. В настоящее время за счет подвоза кормов эти колебания численности поголовья ослаблены. Однако это неблагоприятно сказывается на состоянии пастбищ.

**Эфемерный тип.** В этом случае колебания численности популяций имеют период одного года или происходят даже 2-4 раза в год. Растения-эфемеры пустынь дают вспышки численности после дождей и за 3-4 недели проходят жизненный цикл, после чего остаются в состоянии покоя в виде семян. Таким же образом меняют свою численность стадные саранчовые и мелкие грызуны.

Как эфемерный вариант циклической динамики можно рассматривать и колебания численности популяций сорных (сегетальных) видов и насекомых-фитофагов (вредителей) при смене культур в ходе севооборота. Под пропашными культурами, междурядья которых регулярно обрабатываются, дают вспышки численности однолетние сорные виды. Аналогична динамика специализированных фитофагов, связанных только с одной культурой.

### Контрольные вопросы

1. Какие причины вызывают циклическую динамику популяций?
2. Какие типы циклической динамики различаются?

### 10.6. Оппортунистические популяции

Существует особый вариант регулирования плотности популяций, который называется «оппортунистическим», т.е. не укладывающимся в «правильные» законы, описанные экспоненциальной или логистической кривой.

У эксплерентов (r-стратегов) происходят вспышки численности в случае, если появляются обильные ресурсы. При этом рост численности происходит либо за счет того, что начинают развиваться особи из покоящихся диаспор (скажем, почвенного банка семян), либо за счет массового «десанта» в стадии яиц (скажем, мух, налетевших на труп животного).

У растений-эксплерентов при повышении плотности популяций конкуренция возрастает, но самоизреживание (как у деревьев-виолентов) не происходит, а уменьшается размер особей в десятки и сотни раз. К числу «оппортунистов» относятся многие виды бактерий и грибов из числа редуцентов. М. Бигон и др. (1989) пишут: «Многие виды *Penicillium*, *Mucor* и *Rhizopus*, так называемые “сахарные грибы”, быстро растут на ранних этапах разложения; как и для бактерий со сходной оппортунистической физиологией, для них характерны вспышки обилия на недавно

погибших трупах. По мере использования легко доступных пищевых ресурсов численность популяций оппортунистов резко сокращается; однако остается большое количество спор, из которых, если станет доступен новый источник органических остатков, возникает новая популяция этих организмов с последующей вспышкой численности» (т. 1, с. 528).

Насыщенность атмосферы вездесущими спорами грибов-оппортунистов и различными бактериями объясняет феномен быстрого заплесневения продуктов, скисания молока, порчу мяса и т.д. Однако от «оппортунистов» есть и польза – они способствуют заквашиванию капусты.

### **Контрольные вопросы**

1. Какой тип стратегии представляют организмы оппортунистических популяций?
2. Приведите примеры оппортунистических популяций растений и животных.
3. Как регулируется конкуренция в оппортунистических популяциях?
4. Какую роль играют «оппортунисты» из числа бактерий и грибов?

### **Темы докладов на семинарских занятиях**

1. Различия динамики популяций животных и растений.
2. Факторы, влияющие на демографические параметры населения страны.
3. Успехи и проблемы изучения возрастного состава популяций растений.
4. Роль циклической динамики популяций в природе.

## **ГЛАВА 11. РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА ПОПУЛЯЦИЙ**

Хозяйственная деятельность человека оказывает влияние на популяции многих видов, часть из них разрушается и погибает. Более того, если гибнут все популяции одного вида, то он исчезает. Список исчезнувших из-за человека видов достаточно велик (см. 15.4).

## 11.1. Антропогенные факторы риска для популяций

Влияние человека на популяции может иметь разную интенсивность и происходит по многим каналам, что создает риск для существования многих популяций. Главными факторами риска являются следующие.

**Уничтожение местообитаний.** Популяции степных растений и животных пострадали при резком сокращении площади естественных степей и их освоении в пашню. На естественные миграции популяций северных животных пагубно влияют линейные сооружения (дороги, трубопроводы), которые строятся в районах добычи нефти и газа. Строительство каскадов водохранилищ на Волге и других реках сделало невозможными миграции осетровых и других видов ценных рыб в районы нереста. Дачное строительство в водоохраных зонах рек и озер создает факторы беспокойства для птиц и ведет к обеднению их фауны.

**Химическое загрязнение среды.** Этот фактор пагубно влияет в первую очередь на обитателей водных экосистем. Так, кислотные дожди стали причиной гибели многих видов водной фауны озер Центральной Европы. Загрязнение воды в Волге и Урале ведет к болезням осетровых рыб. Промышленное загрязнение Рейна в 1950-1960-е гг. практически полностью уничтожило рыбную фауну реки. К счастью, за последние 30 лет, когда уровень загрязнения резко снизился, фауна восстановилась. В океане большой ущерб популяциям обитателей литорали и континентального шельфа наносит нефтяное загрязнение, особенно при авариях танкеров, когда в воду попадают десятки тысяч тонн нефти. Массовая гибель фауны недавно произошла вследствие аварии на нефтяной платформе в Мексиканском заливе.

**Чрезмерная эксплуатация популяций.** Использование популяций с превышением потенциала их восстановления ведет к уменьшению численности популяции и их гибели. В России под влиянием интенсивного охотничьего промысла (в особенности браконьерского) резко снизилась численность популяций лося и сайгака. Браконьерский промысел ослабил популяции осетровых рыб бассейна Каспия. На Дальнем Востоке в результате интенсивной заготовки истощены популяции папоротника-орляка. На Южном Урале практически уничтожены естественные популяции лекарственного рас-

тения родиолы ирмельской. Во многих районах европейской части России истощены популяции клюквы и черники.

**Влияние интенсивного выпаса.** Замена скотом естественных фитофагов, которые находились в экологическом равновесии с растительными сообществами степей, привела к обеднению (в 3-4 раза) видового состава степных экосистем. Пример тому – популяции ковылей в степях Южного Урала. В прошлом ковыли были доминантами, но в последние 30 лет настолько истощены сильным выпасом, что оказались на страницах Красных книг. Пагубно сказалось на судьбе ковылей освоение целинных и залежных земель, которое уменьшило площади естественных степных сообществ и увеличило пастбищные нагрузки.

**Влияние адвентивных видов.** Во многих случаях натурализовавшиеся интродуцированные виды оказались в более выгодном положении, чем аборигены, так как в новых районах у них нет контролирующих видов, вытесняют виды местной флоры и фауны. В Австралии кролики вытесняют кенгуру. В Новой Зеландии интродуцированные черные лебеди и пятнистые олени стали причиной разрушения популяций многих местных видов. Вытеснение видов аборигенов может быть вызвано перехватом любых ресурсов, в том числе опылителей для растений, как произошло при расселении в Европе недотроги железконосной (см. 6.2.1).

### **Контрольные вопросы**

1. Перечислите основные антропогенные факторы риска для популяций.
2. Приведите примеры чрезмерной эксплуатации популяций.
3. Как могут влиять на популяции местных видов заносные виды?

### **11.2. Рациональное использование популяций: показатель максимально допустимого урожая**

Практика рационального (неистощительного) использования популяций позволила выработать специальные экологические нормативы антропогенной нагрузки – максимально допустимый урожай (МДУ).

МДУ – это величина допустимого изъятия особей из популяции при сохранении потенциала ее возобновления. МДУ для по-

пуляций лося составляет не более 20% особей, для северного оленя – 40 %, а зайца – 30–50 %. МДУ при выпасе скота составляет половину урожайности травостоя. На основе МДУ выдаются лицензии на отстрел промысловых животных и лов рыбы, определяется величина лесосеки и т.д.

При строгом соблюдении МДУ ресурсный потенциал видов не только не снижается, но даже растет. Показателен опыт США, где поголовье промысловых животных год от года возрастает (в первую очередь крупных, таких, как лось, вапити, вилорогая антилопа, дикие свиньи). Поголовье белохвостых и чернохвостых оленей с 1955 г. возросло на 60 % и ныне превысило 30 млн особей, что позволяет ежегодно отстреливать 2 млн оленей.

### **Контрольные вопросы**

1. Что такое МДУ?
2. Приведите примеры роста численности популяций промысловых животных при соблюдении МДУ.

### **11.3. Восстановление популяций**

В мире накоплен опыт восстановления популяций видов, дошедших в результате интенсивного влияния человека до роковой черты, за которой их ожидала гибель.

В 10 раз возросла суммарная численность популяций лотоса («каспийской розы») в низовьях Волги после прекращения хозяйственной заготовки этого растения. В ряде районов России восстановлены популяции бобра и сурка-тарбагана. В результате мер охраны увеличивается популяция амурского тигра, в настоящее время она достигла численности 300-400 животных (минимальная численность опускалась до 30-50 особей).

Большой опыт восстановления популяций накоплен экологами США. В период 1950-1960-х гг. из-за повышения спроса на кожу и мясо крокодилов их популяции были истощены. Это не только создало предпосылки для уничтожения вида, но и вызвало целый ряд негативных последствий для болотных экосистем, в которых жили эти крупные пресмыкающиеся. Размножились хищные рыбы, которые стали уничтожать окуней и лещей, стало меньше болотных птиц, гнездившихся на грунтовых насыпях, которые создавали крокодилы. В 1967 г. правительство США вклю-

чило аллигаторов в список видов, находящихся на грани вымирания. Прекращение отлова и высокая плодовитость крокодилов (число яиц в кладке превышает 40) способствовало быстрому росту численности популяций. Только в штате Флорида сегодня обитает более 1 млн аллигаторов, что позволяет ежегодно выдавать 7 тыс. лицензий на их отстрел.

Еще более драматичной была судьба американского бизона – главного фитофага североамериканских прерий. С появлением белых колонизаторов, которым нужны были пастбища для скота, началось варварское истребление этих гигантов. Активно промыслили бизонов и индейцы, которые получили от пришельцев огнестрельное оружие и лошадей. К 1990 г. число бизонов сократилось в миллион раз и составило всего 75 животных. Государство взяло их под охрану, были созданы специальные «бизоновые ранчо». Сегодня в них содержится около 100 тысяч животных. «Непослушных» животных, которые покидают границы ранчо и наносят вред полям фермеров, разрешается отстреливать.

Вопросы охраны популяций будут обсуждаться специально в разд. 15.4.1.

### **Контрольные вопросы**

1. Какие условия необходимы для восстановления популяций?
2. Приведите примеры успешного восстановления популяций растений.
3. Приведите примеры успешного восстановления популяций животных.

### **Темы докладов на семинарских занятиях**

1. Реализация принципа единства использования и охраны в приложении к популяциям.
2. Состояние популяций ресурсных видов растений и охотничье-промысловых животных в вашем регионе.

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова

# КРАТКИЙ КУРС ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ

## ЧАСТЬ I. ЭКОЛОГИЯ ВИДОВ И ПОПУЛЯЦИЙ

Технический редактор *И.В. Пономарев*

Компьютерная верстка *К.Б. Владимиров*

*Vagant 2011*

Подписано в печать 25.05.2011. Формат 60X84/16.

Компьютерный набор. Гарнитура Times.

Электронное издание

Заказ №

ООО «Вагант»

450076, г.Уфа, ул. Коммунистическая, 22 а

E-mail: [vagantstv@gmail.com](mailto:vagantstv@gmail.com)