

**П. А. Волкова**

# **ПРИЯТНАЯ НАУКА**

**ОСНОВЫ ОБЩЕЙ  
ЭКОЛОГИИ**

П. А. ВОЛКОВА

**ПРИЯТНАЯ НАУКА**  
**ОСНОВЫ ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ**

Москва  
МЦНМО  
2018

УДК 574.3  
ББК 28.080  
В67

Волкова П. А.  
Приятная наука. Основы общей экологии  
Электронное издание  
М.: МЦНМО, 2018  
139 с.  
ISBN 978-5-4439-3273-6

Пособие знакомит читателей с основами фундаментальной экологии. Последовательно рассматриваются вопросы популяционной экологии, экологии экосистем и экологии биосферы, а также принципы охраны природы. Пособие соответствует программе курса «Основы общей экологии», читаемого в гимназии № 1543 г. Москвы учащимся старших классов, однако может быть использовано и студентами младших курсов биологических специальностей университетов. Оно также будет интересно всем, кто интересуется биологией.

Подготовлено на основе книги:

*П. А. Волкова. Приятная наука. Основы общей экологии.* — М.: МЦНМО, 2018. — ISBN 978-5-4439-1273-8.



Учебно-методическое издание

Издательство Московского центра  
непрерывного математического образования  
119002, Москва, Большой Власьевский пер., 11,  
тел. (499) 241-08-04.  
<http://www.mccme.ru>

ISBN 978-5-4439-3273-6

© Волкова П. А., 2018.  
© МЦНМО, 2018.

# Предисловие

Экология – приятная наука. Занимающиеся ею проводят свое время в попытках понять функции мира природы [...]. Эколог может наслаждаться образом жизни натуралиста, используя методы химии или философию математики.

*П. Колинво*

Основная цель предлагаемого пособия – ознакомление читателей с научными основами современной фундаментальной экологии. Несмотря на обилие учебных пособий по экологии, ни одно из них в полной мере не удовлетворяет поставленной цели. Школьные учебники предназначены для ознакомления лишь с базовыми представлениями об экологии, основной упор зачастую делается на ее прикладные аспекты. Вузовские учебники экологии слишком велики по объему, сложны для восприятия и не освещают в равной степени все аспекты фундаментальной экологии. В настоящем пособии не обсуждаются математические и статистические методы, используемые в экологии, так как «они не столько способствуют пониманию экологических закономерностей, сколько служат полезными орудиями, необходимыми профессиональному экологу» (Р. Риклефс).

Это пособие подготовлено по материалам полугодового спецкурса по экологии, который я веду в специализированных биологических классах Московской школы на Юго-Западе № 1543. Спецкурс состоит из трех частей: (1) популяционная экология; (2) локальная экосистемная экология (экология экосистем); (3) глобальная экосистемная экология (экология биосферы).

Кроме того, в заключительной части курса некоторое время посвящено охране природы.

Большой вклад в создание пособия тем или иным образом внесли мои коллеги, ранее преподававшие этот спецкурс в школе № 1543 (тогда она имела статус гимназии). Доктор биологических наук Владимир Васильевич Жерихин, бывший моим учителем, сформировал мое представление о фундаментальной экологии и заинтересованное отношение к этому разделу биологии. При подготовке пособия использовались методические разработки Петра Николаевича Петрова<sup>1</sup>, сменившего В. В. Жерихина на преподавательском поприще после его безвременной смерти. Настоящее пособие содержит материал ряда изданий, которые перечислены в конце пособия как рекомендуемая литература. При подборе примеров из современных публикаций мне очень помог замечательный сайт [elementy.ru](http://elementy.ru) (ссылки на статьи даны в виде сносок в тексте). Я благодарна учителям школы кандидатам биологических наук С. М. Глаголеву, К. Ю. Еськову и П. Н. Петрову за полезные замечания, высказанные при подготовке текста пособия. Отдельную благодарность я выражаю ученикам 10 биологического класса школы, прослушавшим мой курс в 2008 учебном году, и особенно Ивану Царёву и Илье Флямеру, которые своими неиссякаемыми вопросами и комментариями оказывали мне значительную помощь при совершенствовании данного пособия.

---

<sup>1</sup> Петров П. Н. Спецкурс «Экология» для 10 класса биологического профиля: введение в общую экологию для будущих биологов // Творчество учителя как необходимое условие совершенствования учебно-воспитательного процесса. М.: Карпов Е. В., 2006. С. 123–137.

# Введение

**Предмет экологии.** Термин «экология» был введен в науку известным немецким биологом Эрнстом Геккелем после выхода в 1866 г. его труда «Всеобщая морфология организмов». «Экологией» Э.Геккель называл «общую науку об отношениях организмов к окружающей среде», включая и отношения с другими организмами. Такое понимание предмета экологии получило широкое распространение и принимается рядом ученых и в настоящее время.

Так что такое экология? На поставленный вопрос легче было бы ответить несколько десятилетий назад. Слово «экология» тогда использовалось только биологами, и, хотя абсолютного согласия по поводу точного определения этого термина не существовало, все более или менее сходились на том, что *экология – это наука о совокупности взаимоотношений живых организмов друг с другом и со средой их обитания*. Однако в последнее время это слово, во многом благодаря средствам массовой информации, приобрело важный социальный, а порой и политический смысл. Экологию стали трактовать прежде всего как науку об охране и рациональном использовании природы, а подчас и понимать как характеристику состояния окружающей среды («у нас плохая экология»). По аналогии с таким расширенным определением экологии получило распространение и предложенное академиком Д. С. Лихачевым выражение «экология культуры». Вряд ли сто́ит протестовать против подобных употреблений слова «экология», однако в данном пособии мы будем придерживаться классического определения термина. По образному выражению

одного из ученых, экология – это наука о реальном. Этот раздел общей биологии изучает окружающий мир во всей совокупности его проявлений на *надорганизменном уровне*.

В качестве иллюстрации сложности экологических связей со времен Дарвина приводят шутовское доказательство того, что Англия стала великой морской державой благодаря... старым девам. Морские успехи Англии начались с торговли шерстью, основу овцеводства составляли пастбища, заросшие клевером. Клевер опыляют преимущественно шмели, численность шмелей ограничивают мыши (они часто разоряют шмелиные гнезда), мышей поедают кошки, которых так любят старые девы. И в этой шутке есть лишь доля шутки.

Экология ставит перед исследователем почти невыполнимые задачи. Он должен знать все и уметь все, чтобы описывать реальные живые системы. Чрезвычайно общий характер экологических проблем делает неизбежным контакт экологии со многими другими науками. Часто то или иное конкретное исследование трудно классифицировать как именно экологическое – с тем же успехом его можно назвать ботаническим, зоологическим или физиологическим. Поэтому приходится слышать, что «экология – это то, чем занимаюсь я, но не мои коллеги».

**Разделы фундаментальной экологии.** В фундаментальной экологии выделяют два разных подхода – *популяционный*, сфокусированный на отдельных популяциях и видах, и *экосистемный*, описывающий взаимодействия между разными видами и окружающим миром. У каждого подхода есть свои сильные и слабые стороны, которые мы обсудим в соответствующих разделах пособия. В пределах экосистемного подхода есть два более или менее обособленных направления – локальное и глобальное (биосферное). В рамках последнего биосферу рассматривают как одну гигантскую экосистему.

# Глава 1

## Популяционная экология<sup>1</sup>

### §1.1. Популяционная структура вида

**Что такое популяция?** Споры о том, какие совокупности особей могут, а какие не могут считаться популяциями, ведутся в биологии постоянно. Причины этих споров связаны с несколькими обстоятельствами. Во-первых, это следствие разных подходов к одному и тому же объекту (с позиции экологов, генетиков, эволюционистов...). Во-вторых, подавляющее большинство популяций имеет сложную иерархическую структуру. Они естественным образом подразделяются на более мелкие единицы и в то же время входят в более крупные популяционные системы. Степень этой иерархичности может сильно изменяться во времени, часто завися от общей численности популяции (см. ниже). Разные исследователи обращают внимание на разные уровни этой иерархии. В-третьих, популяции организмов, относящихся к разным таксономическим группам, могут представлять собой очень разные объекты, которым сложно дать единое определение (культура бактерий, растения одного вида на некотором лугу, львиный прайд).



**Точка зрения исследователей экосистем.** Нередко экологи вообще не задумываются над определением популяции, а пользуются этим термином для обозначения любой совокупности особей одного вида<sup>2</sup>, населяющих какую-то более или менее

---

<sup>1</sup> Эта глава в основном представляет собой краткое изложение пособия А. М. Гилярова (1990).

<sup>2</sup> Понятию «вид» тоже очень сложно дать определение (см. приложение 1).



однородную территорию (акваторию) или содержащихся в лабораторных условиях. Такая точка зрения отражена в определении, данном Раймондом Перлом в 1937 г.: «*Популяция – группа живых особей, выделяемая в некоторых рамках пространства и времени*».

Подобный взгляд на популяцию особенно распространен среди исследователей, имеющих дело с экосистемами. Под популяцией эти исследователи подразумевают обычно совокупность особей одного вида, входящих в изучаемую экосистему (часть экосистемы). Подобный подход к популяции бывает затруднен сложностями с определением экосистемы (см. раздел «Экосистемная экология»). Кроме того, при такой трактовке популяции разные стадии жизненного цикла одного организма оказываются отнесенными к разным популяциям (например, взрослые насекомые и их водные личинки)!

При вспышках численности одного из видов морских звезд в тропических районах Тихого и Индийского океанов ухудшалось состояние коралловых рифов. Морские звезды выедают мягкие ткани кораллов, а на очищенной известняковой поверхности быстро поселяются водоросли, препятствующие осадению планктонных<sup>1</sup> личинок кораллов. Причину вспышек численности морских звезд удалось выяснить, лишь переместив внимание с экосистемы коралловых рифов на толщу океанических вод. Оказалось, что вспышки численности морских звезд обусловлены лучшим выживанием их планктонных личинок в результате массового развития фитопланктона<sup>2</sup> (их пищи), которое происходит при усилении стока минеральных веществ с суши после тайфунов<sup>3</sup>.

**Точка зрения генетиков.** С точки зрения генетиков, популяция – это более или менее *изолированная устойчиво*

---

<sup>1</sup> Планктон – это пассивно плавающие в толще воды мелкие организмы.

<sup>2</sup> Фитопланктон – фотосинтезирующие планктонные организмы.

<sup>3</sup> Birkeland C. Terrestrial runoff as a cause of outbreaks of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Astroidea) // Marine Biology. 1982. V. 69, №2. P. 175–185.



*самовоспроизводящаяся группа особей, связанных между собой генетически.* Под генетической связью здесь подразумевается обмен генами между особями (скрещивание) или общность некоторых генетически определяемых признаков, унаследованных от общего предка (для видов с бесполом размножением).

Такое определение популяции по сравнению с «экосистемным» заостряет внимание исследователя на внутренней структуре популяции и на взаимосвязях разных популяций одного вида; связи членов популяции с представителями других видов и ее роль в экосистеме отступают на второй план. Зачастую в пределах одной популяции существуют генетически обособленные группы организмов. Скрещивание внутри таких групп происходит значительно чаще, чем между ними. Этими генетическими различиями эколог в ряде случаев может пренебречь, однако иногда такое упрощение реальной картины может скрыть существенные особенности функционирования популяции.

**Рабочее определение.** От ареала<sup>1</sup> вида до пространства, в котором протекает жизнь отдельно взятой особи этого вида, можно выделить ряд своего рода промежуточных ступеней – участков пространства, занимаемых (постоянно или временно) теми или иными в разной степени связанными друг с другом группировками особей. В зависимости от конкретных задач эколог может иметь дело с любой из этих группировок, трактуя ее как популяцию. Отсюда следует то рабочее определение, которого мы

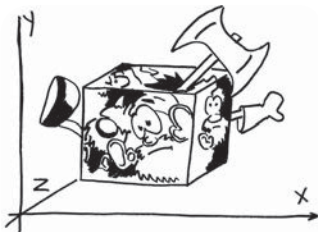
---

<sup>1</sup> Территория, на которой вид распространен в данный момент времени. Подробнее понятие ареала обсуждается в приложении 2.

будем придерживаться в этом пособии. Популяция – это любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида и существующая на протяжении ряда поколений. Часто экологи исследуют и псевдопопуляции – нестабильные во времени внутривидовые группировки, не обладающие способностью к самовоспроизведению (например, вороны Битцевского парка).

**Сверхорганизм или случайная группировка?** Некоторые исследователи рассматривают популяцию как в высшей степени целостное образование, своего рода сверхорганизм. Другие же считают, что популяция является воображаемым идеальным объектом, а целесообразные реакции популяции на изменения окружающей среды есть не что иное, как удобный для исследователей способ описания результатов суммарной активности многих особей. По-видимому, существование диаметрально противоположных взглядов на природу популяции объясняется наличием разных типов исследовательского мышления. Другая возможная причина – это разнообразие самих популяций, среди которых есть высокоинтегрированные, с развитыми механизмами саморегулирования, а есть – не отличающиеся особой целостностью, со слабым взаимодействием особей.

## §1.2. Экологические факторы

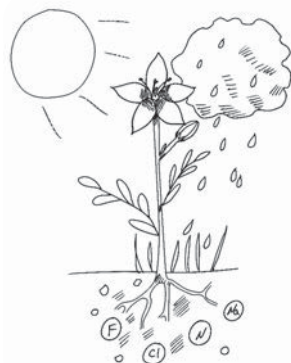


**Условия среды и ресурсы.** Любой живой организм находится в тесной связи с окружающей средой. *Экологические факторы* – это любые элементарные факторы среды, действующие на живые организмы (например, климат не может быть назван экологическим фактором, поскольку он складывается из множества элементарных характеристик – температура, влажность и т. п.).

Наблюдаемое в последние десятилетия усиление ветров в Южном океане позволило странствующим альбатросам увеличить скорость облета кормовой

акватории. В результате они стали добывать больше пищи, что положительно сказалось на выживаемости птенцов<sup>1</sup>.

Среди экологических факторов выделяют *условия среды*, которые не используются организмом, но важны для его жизнедеятельности (например, температура воздуха, соленость воды) и *ресурсы*, способствующие поддержанию существования популяции и убывающие (становящиеся менее доступными) при увеличении численности популяции. Иными словами, ресурс – это то, что можно перерасходовать (элементы, вещества, источники энергии, определенные участки пространства).



**Биотические, абиотические и антропогенные факторы.** Существует и другая распространенная классификация экологических факторов. Их разделяют на *природные* и *антропогенные* (непосредственно связанные с деятельностью человека, например, уровень загрязнения каким-либо продуктом промышленного производства).

Шум от больших судов вызывает стресс у гладких китов, поскольку лежит в том же частотном диапазоне, что и звуки, при помощи которых киты общаются между собой<sup>2</sup>.

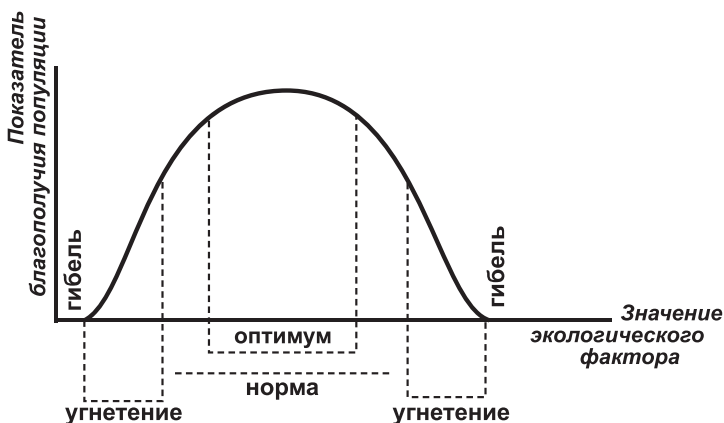
Природные факторы, в свою очередь, подразделяют на *биотические* (например, обилие животных, служащих пищей) и *абиотические* (непосредственно не связанные с деятельностью живых организмов, например, освещенность).

По-видимому, эта классификация менее удачна. В реальности сложно разделить природные и антропогенные факторы

---

<sup>1</sup> Weimerskirch H. et al. Changes in wind pattern alter albatross distribution and life-history traits // Science. 2012. V. 335. P. 211–214. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431744](http://elementy.ru/novosti_nauki/431744).

<sup>2</sup> Rolland R. M. Evidence that ship noise increases stress in right whales // Proceedings of the Royal Society B. 2012. V. 279. P. 2363–2368. Популярное изложение В. Ведениной: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431857](http://elementy.ru/novosti_nauki/431857).



**Рис. 1.** Действие экологического фактора на популяцию (из: Нинбург, 2005, с изменениями)

В качестве показателя благополучия популяции можно рассматривать, например, ее среднюю численность за определенный промежуток времени.

(например, содержание летучих соединений серы в воздухе – вроде бы природный фактор, но ясно, что существенное влияние на него оказывает деятельность промышленности, антропогенный фактор). Граница между биотическими и абиотическими факторами зачастую также условна. Та же освещенность в лесу определяется развитием крон деревьев первого яруса, поэтому не может считаться абиотическим фактором. А к какому типу экологических факторов по этой классификации следует отнести температуру тела человека по отношению к его паразитам?

**Толерантность.** По отношению к любому экологическому фактору вид обладает определенным диапазоном устойчивости, или *толерантности*: если значения фактора выходят за пределы этого диапазона, организм погибает (рис. 1). В более узком интервале условий возможно размножение и рост особей, вид может существовать неограниченно долго. В средней части диапазона устойчивости, как правило, имеются условия, наиболее благоприятные для жизнедеятельности, роста и развития организмов (*оптимум*).

В зависимости от ширины диапазона толерантности к тем или иным факторам выделяют *стенобионтов* и *эврибионтов*, то есть организмы с узкими и широкими пределами выносливости. Обычно эти термины используются не в общей, а в конкретной форме. Например, *стенофаги* имеют узкий спектр пищевых объектов, а *эврифаги* питаются разнообразной пищей. Говоря образно, идеальный стенофаг потребляет «ничто» со стопроцентной эффективностью, а идеальный эврифаг питается всем с нулевой эффективностью.

**Важна и предсказуемость изменения условий.** Кроме диапазона значений, которые могут принимать экологические факторы, для организмов важна предсказуемость их изменений (некоторые растения тундры легко переносят суровые зимы, но погибают от внезапных летних снегопадов).

**Особи одной популяции различаются по диапазону толерантности.** Диапазон толерантности и положение оптимума различны для разных стадий жизненного цикла и для разных популяций одного вида. Как правило, у молодых организмов этот диапазон уже, чем у зрелых, а наибольшей толерантностью обладают покоящиеся стадии. В силу гетерогенности большинства природных популяций реакция разных особей на одно и то же воздействие будет несколько различной. Тем самым достигаются более широкие пределы адаптации всей популяции в целом по сравнению с каждой отдельной особью.

В озере Вашингтон отмечено две разновидности планктонного ракообразного – босмины. Особи с более длинными выростами панциря держатся в центральной части водоема, особи с короткими выростами живут в прибрежных зарослях. Оказалось, что первые из-за наличия выростов меньше подвержены нападениям хищника (другого планктонного рачка), который держится в центральной части озера. Зато средняя плодовитость босмин с длинными выростами меньше, поскольку они вынуждены иметь более толстый панцирь, внутри которого остается меньше места для камеры, где находятся яйца<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Kerfoot W. C. Competition in cladoceran communities: the cost of evolving defences against copepod predation // Ecology. 1977. V. 58, №2. P. 303–313.

**Лимитирующий фактор.** Успешность существования популяции ограничивается тем или иным экологическим фактором или комплексом факторов, но никогда не всеми факторами вместе и в равной степени. Фактор, который в наибольшей степени приближается к пределам толерантности, сильнее всего влияет на популяцию. Он называется *лимитирующим фактором*. Еще в 1840 г. Юстус фон Либих писал: если успех существования популяции ограничен ресурсами, то ее численность ограничивает наименее удовлетворяющий ее потребностям ресурс. Важно понимать, что речь здесь идет не об абсолютном количестве ресурса (граммах или килограммах), а об относительном (доли от потребности в нем организма). Теперь этот принцип известен как *правило минимума Либиха*. В качестве наглядной иллюстрации этого принципа часто изображают бочку, у которой стенки составлены досками разной длины («бочка Либиха»). Высота бочки соответствует наличию ресурса в количестве, достаточном, чтобы удовлетворить потребности организма в нем на 100%. Длина самой короткой доски определяет уровень, до которого бочку можно наполнить водой (лимитирующий фактор для количества воды в бочке). Длина других досок не имеет значения. Позже Виктор Эрнест Шелфорд показал, что действие значений фактора, близких к верхней границе диапазона толерантности, аналогично действию тех, которые близки к нижней его границе (*закон толерантности Шелфорда*).

**Факторы не действуют по отдельности.** Экологические факторы действуют на организм совместно. При этом результат воздействия одних факторов часто зависит от воздействия других.

В мороз животные могут погибать при отсутствии пищи и нормально себя чувствовать, когда пищи достаточно.

Ослабленное воздействием паразитов животное становится более легкой добычей хищника.

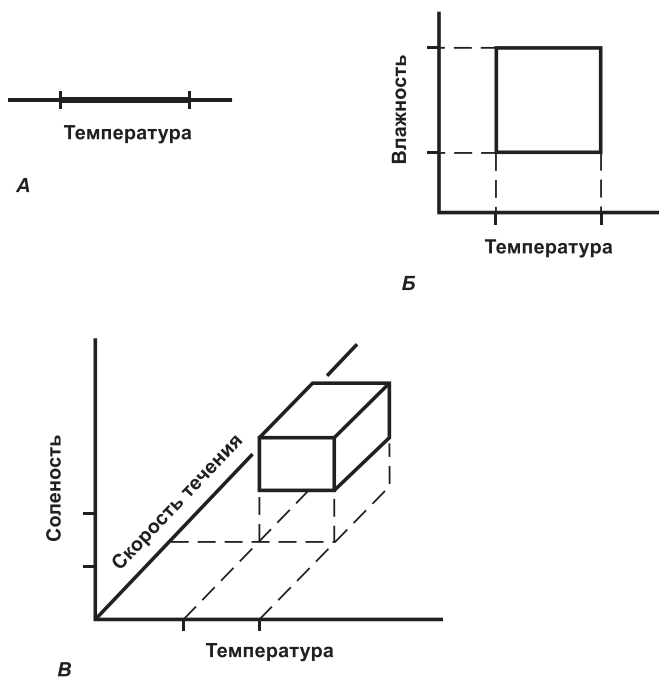
**Выявить ключевые факторы не так легко.** В природе взаимодействия между различными факторами настолько сложны, что выявление ключевых факторов, определяющих успех популяции, зачастую оказывается очень трудной задачей.

Значение лунного света для пресноводных растений и животных считалось ничтожным. Однако на крупном водохранилище в тропической Африке была обнаружена удивительная связь динамики численности планктонных ракообразных с фазами Луны (максимумы численности приходились на новолуние). Причина такой зависимости заключалась в том, что в лунные ночи ракообразные в верхних, богатых кормом слоях воды, куда они мигрировали ночью, интенсивно выедались пресноводными сардинами, полагающимися во время охоты в основном на зрение.

**Экологическая ниша.** Совокупность экологических факторов, при которых способен существовать вид, называется *экологической нишей*. Этот термин был введен в научную литературу двумя исследователями – американским зоологом-натуралистом Джозефом Гриннеллом и английским экологом Чарльзом Элтоном в начале XX века. Надо сказать, что оба автора не дали четкого определения этому понятию, используя его как разговорную метафору, подразумевая «место» вида в сообществе. Мощным толчком к дальнейшему развитию представлений об экологической нише послужила ее многомерная модель, предложенная Эвелином Хатчинсоном в середине XX века. Идея этой модели состоит в следующем: если на взаимно перпендикулярных осях отложить значения различных экологических факторов, а из точек, соответствующих пределам толерантности, восстановить перпендикуляры, то ограниченное ими пространство и будет отвечать экологической нише данного вида (рис. 2). Дать полное описание экологической ниши вида не представляется возможным. На практике исследователь выделяет несколько экологических факторов («измерений ниши»), которые его интересуют, и изучает требования вида к этим факторам. Та совокупность значений экологических факторов, при которых вид в принципе может существовать, исходя из своих физиологических особенностей, называется *фундаментальной экологической нишей*, а та, в пределах которой вид встречается в природе, – *реализованной*.

**Реализованная ниша – часть фундаментальной.** Реализованная ниша как бы вложена в фундаментальную, она всегда





**Рис. 2.** Модели экологической ниши: А – одномерная проекция, Б – двумерная проекция, В – трехмерная проекция (из: Бигон и др., 1989)

меньше фундаментальной по двум причинам. Во-первых, из-за межвидовых взаимодействий в некоторых местообитаниях вид не может существовать, хотя условия в них не выходят за пределы фундаментальной ниши.

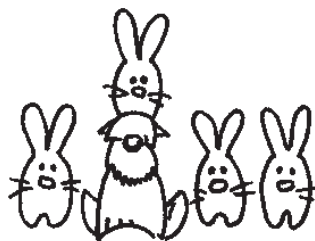
Реализованная ниша сосны разбита на два участка по краям фундаментальной ниши из-за конкуренции с елью, которая вытесняет сосну из наиболее благоприятных для обоих видов условий (средняя степень увлажненности почвы).

Во-вторых, из-за взаимодействия факторов вид не может существовать при совокупности их экстремальных значений.

Человек хуже переносит высокую температуру воздуха при высокой влажности воздуха, чем при низкой.

### §1.3. Статические характеристики популяции

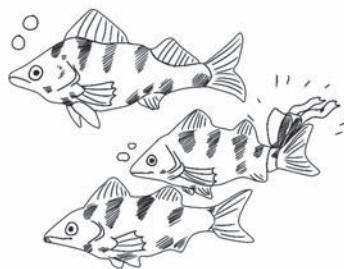
**Численность популяции.** Зачастую в ходе экологических исследований возникает вопрос о том, какова общая численность особей в популяции (например, для исчезающих видов). На этот вопрос трудно ответить, если имеешь дело с лабораторной популяцией довольно крупных объектов (например, мучных жуков в банке). *Оценить общую численность природных популяций* гораздо сложнее, но иногда это возможно, особенно если идет речь о хорошо заметных для человека организмах, образующих скопления на ограниченной территории.



Так, дикие северные олени Кольского полуострова в конце зимы – начале весны скапливаются на небольших горных возвышенностях, где благодаря более тонкому снежному покрову могут добраться до лишайников, их основного корма в это время. Зоологи облетают эти возвышенности на вертолете, фотографируют стада, а затем уже по фотографиям подсчитывают всех животных.

**Метод мечения.** В некоторых случаях для оценки общей численности подвижных животных оказывается удобным *метод мечения*. Суть его заключается в том, что животных ловят, мечят и выпускают обратно, туда, где они были пойманы. Через некоторое время производят новый отлов, и по доле, которую составляют меченые особи от общего числа пойманных, определяют численность популяции.

Указанный метод требует выполнения нескольких условий: (1) выловленные и меченые животные должны представлять случайную выборку из популяции (в ней не должен



быть повышен процент слабых, больных, характеризующихся повышенной или пониженной активностью особей), (2) выпущенные в природу меченые животные должны полностью перемешаться с оставшейся частью популяции; (3) вероятность выживания меченых и немеченых особей должна быть примерно одинакова; (4) при вторичном отлове вероятность поимки меченых и немеченых особей должна быть примерно одинакова; (5) время между двумя отловами должно быть меньше продолжительности жизни одного поколения. Хотя на практике редко полностью выполняются все пять перечисленных условий, метод мечения в некоторых случаях (например, оценка численности рыб во внутренних водоемах) дает хорошие результаты, а иногда является единственно возможным.



**Плотность популяции.** Часто при оценке численности популяции ограничиваются отбором отдельных проб и подсчетом особей в пробах. При этом определяют, строго говоря, не численность, а *плотность* – число особей, приходящихся на единицу пространства. Разумеется, исходя из плотности, несложно получить и оценку абсолютной численности популяции.

Для каждой группы организмов существуют свои способы оценки плотности.

Например, при изучении травянистых растений используют квадратные рамки, которые кладут на землю, а затем подсчитывают все попавшие внутрь рамки растения. Гидробиологи, изучающие бентос<sup>1</sup>, применяют дночерпатель, с помощью которого можно вырезать поверхностный слой грунта определенной площади, а изучающие планктон – облавливают определенный объем водной толщи планктонной сеткой.

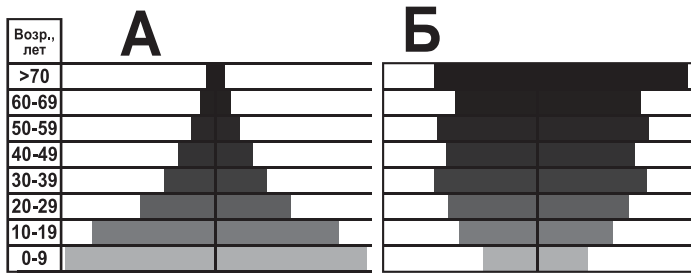
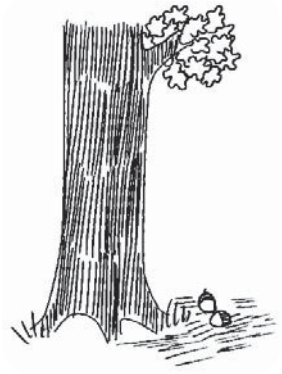
Плотность популяций наземных (а также бентосных) организмов выражают обычно на единицу площади, а планктонных и почвенных – на единицу объема. В некоторых случаях плотность

---

<sup>1</sup> Донные организмы.

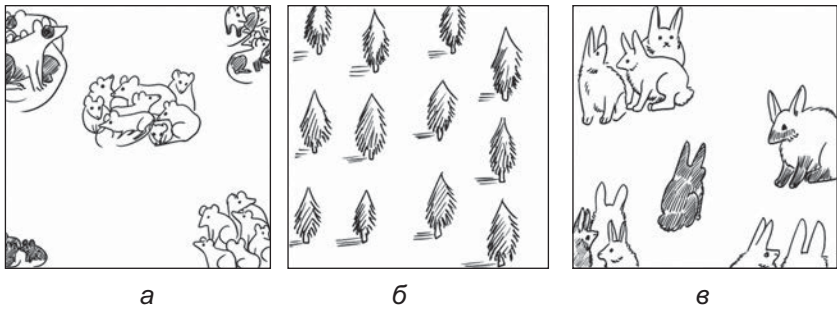
популяции оценивают как число встреч на определенном маршруте (например, при зимних учетах млекопитающих по следам на снегу). Иногда плотность выражают косвенно – показателями, которые предположительно отражают реальную плотность популяции (число пойманных рыб в перерасчете на некоторое промысловое усилие, число шкурок зверя, сданных за год в заготовительную контору, число мышевидных грызунов, попавших за сутки в ловушку). Несмотря на очевидную приблизительность подобных способов оценки, они оказываются достаточно информативными для решения многих конкретных задач.

**Возрастная структура популяции.** Для того чтобы описать возрастную структуру популяции в определенный момент времени, выделяют возрастные группы, состоящие из организмов близкого возраста (так называемые *когорты*). Результаты обычно представляют в виде специальных диаграмм – *демографических пирамид*. По форме демографических пирамид можно делать выводы о состоянии популяции (рис. 3). Если основание пирамиды широкое, то потомства рождается



**Рис. 3.** Примеры демографических пирамид для людей в разных странах (данные 1992 года)

Левая половина каждой пирамиды соответствует численности мужчин, правая – женщин. А – рост численности населения (Бангладеш), Б – снижение численности населения (Монако)



**Рис. 4.** Типы пространственного распределения организмов:  
 а) агрегированное; б) регулярное; в) случайное

больше, чем в предыдущий период, то есть численность популяции растет. Если молодых особей меньше, чем старых (основание пирамиды уже ее верхней части), то численность популяции в скором времени сократится. Резкое уменьшение численности особей с увеличением их возраста часто означает отсутствие заботы о потомстве.

**Типы пространственного распределения организмов<sup>1</sup>.** Из всего многообразия типов пространственного распределения организмов в природе можно выделить три основных: случайное, регулярное и агрегированное (рис. 4). При *случайном распределении* на местоположение организмов не влияет расстояние до «соседей». При *регулярном распределении* вероятность поселения нового организма на определенном участке тем выше, чем больше расстояние от уже существующих организмов, то есть особи располагаются равномерно. При *агрегированном распределении* вероятность поселения нового организма возрастает с уменьшением расстояния до соседей, то есть образуются скопления особей.

**Важен масштаб пространства и времени.** Результаты изучения характера пространственного распределения организмов сильно зависят от выбранного масштаба пространства и времени.

<sup>1</sup> Про распределение организмов в пространстве и ареалы видов подробнее рассказано в приложении 2.

Животные разного размера один и тот же ландшафт воспринимают по-разному. Сравнительное изучение пищевого поведения овец и коров показало, что крупные животные способны заметить только довольно большие скопления предпочитаемых кормовых растений, тогда как мелкие могут разобраться с тем, что следует съесть в первую очередь, даже в пределах маленькой куртины<sup>1</sup>.

Если рассматривать распределение какого-либо вида в пространственных масштабах, сопоставимых с размерами его ареала, то такое распределение почти всегда окажется агрегированным.

Птицы, гнездящиеся в лесах Центральной Европы, окажутся агрегировано распределенными, поскольку все лесные массивы в Центральной Европе – это своего рода острова среди моря полей и урбанистических пейзажей.

Для популяционного эколога гораздо больший интерес представляет размещение организмов в пределах территории, занимаемой одной популяцией, на расстояниях, допускающих непосредственное взаимодействие особей. Именно такой пространственный масштаб и будет рассмотрен нами ниже. Нередко характер пространственного распределения организмов на определенной территории заметно меняется во времени.

В особо засушливые годы популяция песчанок в Приаральских Каракумах оказывается подразделенной на мелкие группы, приуроченные к старым руслам рек, где еще сохраняется скудная растительность. При улучшении условий общая численность популяции возрастает, участки, занимаемые отдельными группами, расширяются и нередко соприкасаются с соседними.

*Случайное распределение* встречается, хотя и не очень часто, среди самых разных групп организмов. Такое распределение

---

<sup>1</sup> Laca E.A. et al. Allometry and spatial scales of foraging in mammalian herbivores // Ecology Letters. 2010. V. 13. P. 311–320. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431262](http://elementy.ru/novosti_nauki/431262).

возникает в тех случаях, когда выживаемость особи не зависит от расстояния до других особей, а способность к расселению высока. Различные неблагоприятно воздействующие на популяцию факторы часто распределены во времени и пространстве случайным образом. Соответственно, случайное распределение организмов снижает риск уничтожения большей части популяции.

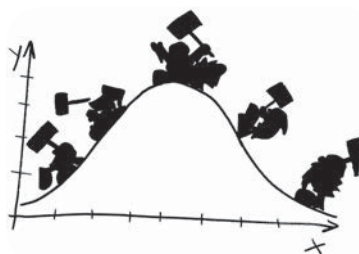
*Агрегированное (групповое) распределение* встречается в природе наиболее часто. Можно выделить несколько основных причин такого распределения. Во-первых, неравномерное распределение значений экологических факторов (освещенность, концентрация минеральных веществ и т.д.). Во-вторых, особенности размножения и расселения молодых особей (например, возникновение куртин при вегетативном размножении растений). В-третьих, поведенческие механизмы (образование стад, гнездовых колоний и т.д.). И наконец, наличие межвидовых взаимодействий (например, неравномерное выедание хищниками).

Причина *регулярного (равномерного) распределения* – антагонистические взаимодействия между особями (например, в той или иной степени регулярно расположены ели в еловом лесу, поскольку под тенистым пологом взрослого дерева не могут развиваться молодые растения). Более или менее регулярное распределение нередко наблюдается у животных, которым свойственна *территориальность* (охрана отдельными особями или их небольшими группами некоторой территории от вторжения других особей своего вида). Очевидно, что каждое животное должно соблюдать баланс энергии, затрачиваемой на охрану территории и добывание пищи, и энергии, получаемой от съеденной пищи. По этой причине территориальное поведение оказывается невыгодным при очень низкой плотности кормовых объектов (животное все время тратит на поиски пищи) и при очень высокой (пищи хватает на всех).

Так, обитающие в горах Кении птицы нектарницы защищают кормовую территорию при среднем содержании нектара в цветах; если же нектара очень мало или очень много, то нектарницы перестают охранять свою территорию.

## §1.4. Динамические характеристики популяции

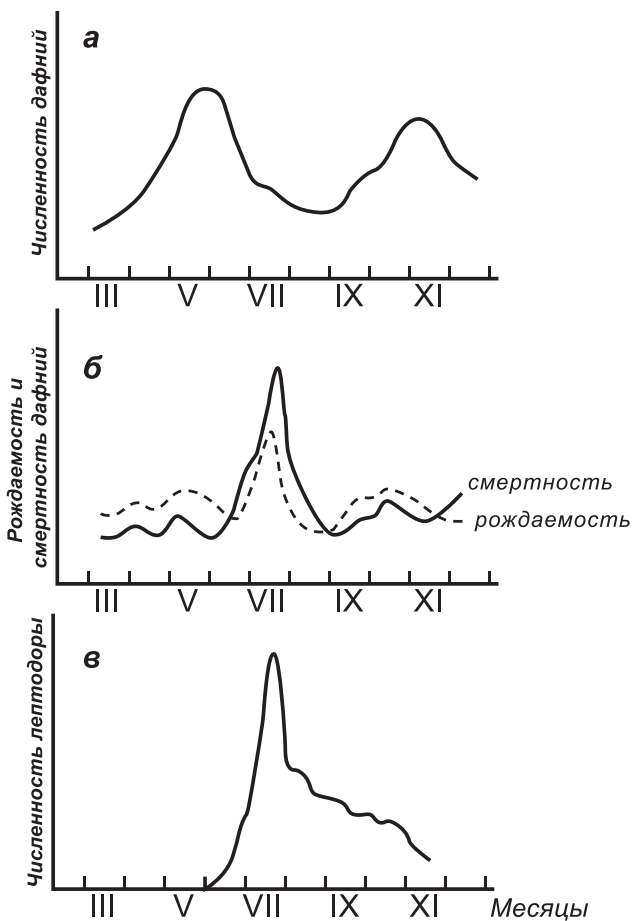
Характеристики популяции постоянно меняются. Динамические характеристики популяции – это величины, характеризующие интенсивность (скорость) происходящих в ней процессов. Поскольку длительность существования популяции превышает продолжительность жизни отдельных особей, то в ней всегда происходит смена поколений. Даже если численность популяции постоянна, то это – результат равновесия процессов прироста особей (за счет рождения или иммиграции) и их убыли (за счет смерти или эмиграции). В дальнейшем для простоты мы будем рассматривать популяции, в которых иммиграция и эмиграция столь малозначительны, что ими можно пренебречь.



**Численность популяции есть функция рождаемости и смертности.** Численность популяции может изменяться за счет изменения рождаемости, смертности, или в результате одновременного изменения обоих этих факторов. Для понимания механизмов регуляции численности часто бывает важно перейти к раздельному рассмотрению динамики рождаемости и смертности.

Исследования динамики численности дафний в небольшом озере на северо-востоке США показали, что существуют два пика численности (весенний и осенний), разделенные зимним и летним минимумами (рис. 5). Если причины зимнего минимума понятны (это, прежде всего, низкая температура воды и малое количество пищи – фитопланктона), то летний спад численности происходит на фоне внешне благоприятных условий. При раздельном анализе динамики рождаемости и смертности было показано, что в летний период наблюдается максимум рождаемости (обусловленный благоприятными условиями) одновременно с максимумом смертности, превышающим

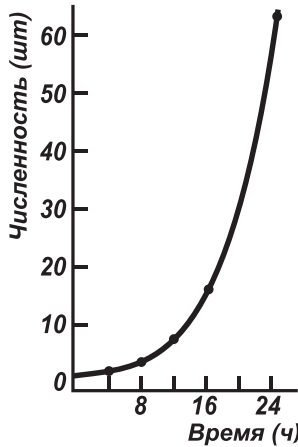




**Рис. 5.** Динамика численности (а), рождаемости и смертности (б) дафний, а также динамика численности поедающей их лептодоры (в) (из: Гиляров, 1990, с изменениями)

по величине рождаемость. Причиной такой высокой смертности был пресс хищника – ветвистоусого рачка лептодоры, максимум численности которого как раз предшествовал летнему минимуму численности дафний.

**Экспоненциальный рост численности.** Чтобы разобраться в основных закономерностях, определяющих численность



**Рис. 6.** Динамика численности гипотетического организма, делящегося один раз в четыре часа (экспоненциальная кривая)  
(из: Гиляров, 1990, с изменениями)

популяций, обратимся к простому примеру. Пусть некоторый одноклеточный организм, размножающийся делением (например, инфузория), совершает одно деление раз в четыре часа. Тогда в результате деления этого организма через четыре часа будет две особи, через восемь – четыре, через 12 – восемь, через 16 – 16, через 20 – 32, через 24 – 64, через 28 – 128, через 32 – 256 и т. д.

График, отражающий этот рост, – это кривая, описываемая экспоненциальным уравнением<sup>1</sup> (рис. 6).

Дарвин рассчитывал потенциальные возможности роста разных организмов. Согласно его оценкам, число потомков одной пары слонов – животных, размножающихся чрезвычайно медленно – через 750 лет достигнет 19 млн. Для более быстро размножающихся

<sup>1</sup> Это значит, что при постоянной рождаемости численность популяции ( $N$ ) в любой момент времени можно рассчитать по формуле  $N(t) = N_0 \times e^{rt}$ , где  $N_0$  – численность популяции в начальный момент времени;  $e$  – математическая постоянная, равная примерно 2,7;  $r$  – скорость роста численности, а  $t$  – время, прошедшее с начального момента времени.

организмов цифры получаются просто фантастические. Какая-нибудь бактерия, которая в благоприятной питательной среде делится каждые 20 минут, через 36 часов даст массу, покрывающую земной шар сплошным слоем толщиной 30 см, а еще через 2 часа толщина этого слоя достигнет 2 м!

**Экспоненциальный рост численности редко наблюдается в природе.** Поскольку ни бактерии, ни слоны не покрывают землю сплошным слоем, очевидно, что в природе экспоненциальный рост численности либо не происходит вообще, либо наблюдается в течение малого времени, сменяясь резким спадом численности или выходом ее на стационарный уровень.

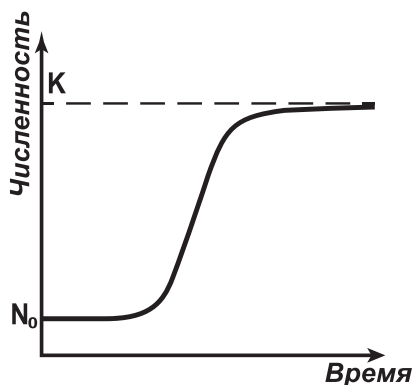
От 25 особей (четыре самца и 21 самка) северного оленя, завезенных в 1911 г. на остров Святого Павла в Беринговом море, произошла популяция, численность которой к 1928 г. достигла 2000 особей. Затем последовал резкий спад, и к 1950 г. на острове осталось только восемь оленей. Причиной катастрофического снижения численности была нехватка ягеля (основного корма оленей в зимнее время).

Как правило, модель экспоненциального роста используется для характеристики потенциальных возможностей размножения организмов и для оценки динамики смертности как разности между смоделированной и фактической численностью популяции.

**Логистическая модель.** Другой распространенной моделью динамики численности популяции является *логистическая модель*<sup>1</sup>. Эта модель предполагает, что по мере увеличения численности популяции скорость роста ее численности снижается, и численность плавно выходит на постоянный уровень (рис. 7).

---

<sup>1</sup> Эту модель предложил бельгийский математик Пьер-Франсуа Ферхюльст в 1838 г. В старофранцузском языке логистикой называлось «искусство исчисления» (в противопоставлении «теоретической арифметике»).



**Рис. 7.** Изменение численности популяции по логистическому закону (из: Гиляров, 1990, с изменениями)

$K$  – равновесная численность популяции, при которой рождаемость равна смертности.

Необходимо учитывать, что логистическая модель основывается на существовании обратной линейной зависимости скорости роста популяции от ее численности, которая не следует из свойств реальных организмов.

На самом деле скорость роста численности популяции по мере увеличения ее плотности часто сначала возрастает и только потом, достигнув некоего максимума, начинает падать<sup>1</sup>. Пониженная выживаемость особей в малочисленных популяциях нередко бывает следствием пресса хищника. К примеру, колониальные птицы способны отразить нападение хищника только в том случае, если число птиц в колонии достаточно велико. Выживаемость ягнят у снежных баранов положительно зависит от численности популяции, пока она не превысит 80–100 особей. Это происходит из-за того, что в малочисленных популяциях бараны менее эффективно

<sup>1</sup> Bourbeau-Lemieux A. et al. Predator-driven component Allee effects in a wild ungulate // Ecology Letters. 2011. V. 14. №4. P.358–363. Популярное изложение А.Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431571](http://elementy.ru/novosti_nauki/431571).

защищаются от хищника (пумы), а кроме того, вынуждены, спасаясь от пум, перемещаться на менее выгодные кормовые угодья.

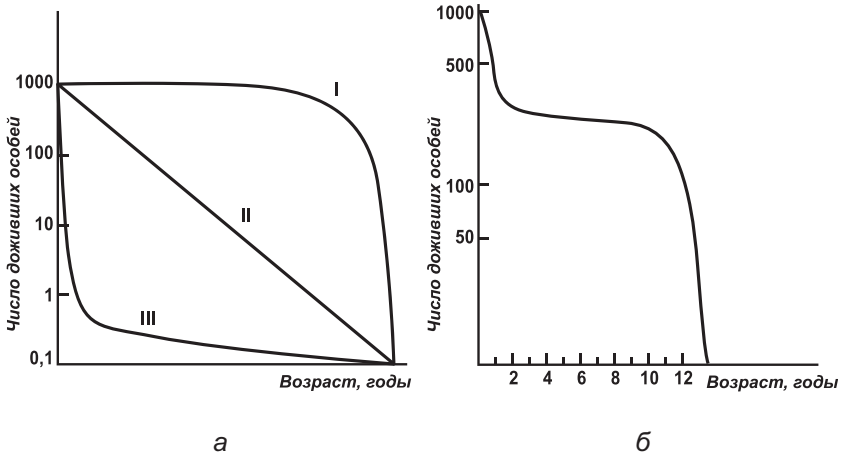
Изменение численности популяций по логистическому закону нередко наблюдается в лабораторных экспериментах, но не в природе. Наиболее вероятное объяснение этого факта состоит в том, что рост популяции описывается логистическим законом, если составляющие ее организмы одинаковы (потребляют одинаковое количество ресурсов, вероятность оставить потомство или умереть для каждого одинаково зависит от плотности популяции), а также мгновенно реагируют на увеличение численности популяции снижением рождаемости и увеличением смертности. Хотя ни один реальный вид не обладает такими свойствами, очевидно, что организмы, на которых обычно проводятся лабораторные эксперименты по изучению динамики численности (бактерии и простейшие), ближе к этому идеалу, чем крупные многоклеточные организмы. Исследователь может вносить в модель те или иные коррективы, добываясь ее большего правдоподобия, или использовать другие модели, однако ни одна из них не в состоянии адекватно охарактеризовать реальную динамику численности природных популяций<sup>1</sup>.



**Кривые выживания.** Для каждого вида организмов существует своя максимальная продолжительность жизни, до которой в естественных условиях доживает ничтожно малая доля особей. Зависимость числа особей в популяции, доживших до определенного возраста, от продолжительности их жизни называется *кривой выживания*. Существует три основных типа кривых выживания (рис. 8а).

---

<sup>1</sup> Необходимо различать описательные и предсказательные свойства функций. Например, представьте себе, что вы каждое утро заказываете такси, а затем строите график зависимости номера пришедшей машины от порядкового номера дня наблюдений. Тогда полученный за  $n$  дней график можно *описать* уравнением – полиномом  $(n-1)$ -й степени. Однако на основании этого полинома нельзя *предсказать*, какая машина придет завтра.



**Рис. 8.** Основные типы кривых выживания (а) и кривая выживания снежного барана (б) (из: Гиляров, 1990, с изменениями)

На рисунке (а) римскими цифрами отмечены три основных типа кривых выживания (подробнее см. текст). На оси ординат вместо чисел отложены порядки величин, например, расстояние между 10 и 100 равно расстоянию между 100 и 1000 (так называемый логарифмический масштаб). Это делается для того, чтобы компактно отразить на графике динамику популяции с очень большим диапазоном значений численности.

*Кривая I типа* характерна для популяций с ничтожно низкой смертностью в течение большей части жизни особей, в конце жизни смертность резко возрастает, и все особи погибают за короткий срок.

Примерно такое распределение смертности можно наблюдать у человека в развитых странах.

*Кривая II типа* соответствует постоянной (независимой от возраста) смертности в течение жизни (например, у многих рыб, птиц и т. д.). Правда, в таких случаях начало отсчета иногда ведется от организмов, уже прошедших ранние, наиболее уязвимые стадии развития.

Данные по птицам обычно получают анализом численности окольцованных особей, таким образом, гибель яиц и птенцов, как правило, остается неучтенной.

*Кривая III типа* иллюстрирует массовую гибель особей на начальных стадиях развития и низкую смертность на последующих этапах.

Примером такой динамики могут служить устрицы, поскольку наиболее высокая смертность наблюдается у них на стадии планктонной личинки. Для прошедших метаморфоз и осевших на дно особей шансы выжить резко повышаются.

Кривые выживания реальных популяций, как правило, представляют собой комбинацию указанных «основных» типов.

Смертность снежного барана очень велика у молодых и старых особей, что обусловлено прессом хищника (волка). Смертность баранов в средний период их жизни чрезвычайно низка, поскольку они способны убежать от волков (рис. 86).

## §1.5. Стратегии выживания



**К- и r-стратегии.** Реальные условия функционирования живых организмов предполагают компромиссное использование ресурсов (нельзя оптимизировать систему по всем параметрам одновременно). Среди множества разнообразных экологических стратегий, направленных на повышение вероятности выжить и оставить потомство, можно выделить два крайних типа.

Так называемая *r-стратегия* определяется отбором, направленным прежде всего на повышение скорости роста популяции в начальный период увеличения ее численности, пока еще мала плотность популяции и низка внутривидовая конкуренция<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Буквой *r* принято обозначать скорость роста численности популяции.

Это отбор на такие качества, как высокая плодовитость, быстрое достижение половозрелости, короткий жизненный цикл, способность быстро распространяться в новые местообитания, а также способность переживать неблагоприятные периоды в виде покоящихся стадий. Такая стратегия особенно выигрышна в непредсказуемо изменчивых или временных местообитаниях (например, пересыхающие водоемы).

*К-стратегия* связана с отбором, направленным на повышение выживаемости в условиях стабилизировавшейся численности и сильной конкуренции<sup>1</sup>. Это отбор на конкурентоспособность, повышение защищенности от хищников и паразитов, повышение вероятности выживания потомков, развитие более совершенных внутривидовых механизмов регуляции численности. Такая стратегия дает преимущества в местообитаниях с неизменными или предсказуемо изменяющимися условиями.

Выражаясь образно, идеал *r*-стратега – бесконечная плодовитость и нулевая продолжительность жизни, а идеал *K*-стратега – это вечная жизнь без размножения.

**Классификация Раменского–Грайма.** В геоботанике используется иная классификация жизненных стратегий. Первоначально она была разработана Леонтием Григорьевичем Раменским в 30-х годах XX века, а затем Филип Грайм в 70-х годах предложил аналогичную систему, только с другими названиями стратегий (ниже мы приводим их в скобках). Первоначально классификация Раменского–Грайма была разработана для растений, но впоследствии была успешно использована и для некоторых животных (например, ветвистоусых ракообразных). *Виоленты*<sup>2</sup> (*конкуренты*) – «силовики», *K*-стратеги, определяют облик сообщества, способны к подавлению конкурентов (многие

---

<sup>1</sup> Буквой *K* в логистической модели популяционной динамики обозначают максимальную численность популяции, при которой ее рост прекращается («выходит на плато»).

<sup>2</sup> От латинского *violentia* – склонность к насилию.



лесообразующие породы деревьев, сфагнум на болотах). *Пациенты*<sup>1</sup> (*стресс-толеранты*) – К-стратеги, способные выживать в неблагоприятных условиях (верблюжья колючка). *Эксплеренты*<sup>2</sup> (*рудералы*) – быстро размножающиеся и расселяющиеся г-стратеги, появляющиеся на нарушенных местообитаниях (иван-чай, осина, «сорняки»).

**В чистом виде эти стратегии не существуют.** Разумеется, перечисленные стратегии – полюса существующего в реальности континуума экологических стратегий. На самом деле каждый существующий на Земле вид организмов возник в результате отбора на качества, характерные для типичных г- и К-стратегов, поскольку живущие особи должны обладать как достаточно высокой плодовитостью, так и выживаемостью. Ясно также, что за любое эволюционное приобретение организму приходится чем-то расплачиваться. Так, например, нельзя иметь очень высокую плодовитость, продуцируя при этом крупных, хорошо защищенных и снабженных большим запасом питательных веществ потомков. Стало быть, между качеством и числом потомков приходится выбирать. Систему Раменского–Грайма в свою очередь можно схематически изобразить в виде треугольника, углы которого представлены основными стратегиями, а точки, соответствующие реальным растениям в реальных местообитаниях, заполняют значительную часть площади этого треугольника. Необходимо учитывать также, что в конкретных условиях вид проявляет лишь часть своих свойств.

Сосна, будучи виолентом в сосновом бору, может быть пациентом на сфагновом болоте.

**Все познается в сравнении**<sup>3</sup>. Кроме того, применяемые критерии (плодовитость, продолжительность жизни и т.д.), по которым мы относим вид к г- или К-стратегам, могут быть различны в разных таксономических группах.

---

<sup>1</sup> От латинского *patientia* – выносливость.

<sup>2</sup> От латинского *explere* – заполнять.

<sup>3</sup> Изложено по: Нинбург, 2005.

Среди рыб, обычно откладывающих тысячи икринок за нерест и совершенно о них не заботящихся, африканская тилипия должна быть отнесена к К-стратегам. Эта рыба инкубирует немногочисленную икру (не более 150 икринок за нерест) во рту, в первые дни после вылупления мальки при опасности прячутся во рту самки. В то же время, среди млекопитающих к r-стратегам мы относим значительно менее плодовитых полевок. Самки полевок после трехнедельной беременности рожают 5–15 детенышей и могут давать до семи выводков в год, а период заботы о потомстве не превышает месяца. Таким образом, общая плодовитость полевок может достигать 100 детенышей на самку в год.

## §1.6. Регуляция численности популяции

**Внешние условия.** Часто бывает так, что плотность популяции остается почти постоянной (при этом рождаемость примерно равна смертности). В таком случае динамика численности популяции обуславливается, прежде всего, факторами, удельное (в перерасчете на одну особь) воздействие которых меняется в зависимости от плотности популяции.



К зависимым от плотности факторам кроме пресса хищников относят эпизоотию<sup>1</sup>, внутрипопуляционную конкуренцию за пищу, укрытия и т. д.

Бывает и так, что основную роль в регуляции численности популяции играют случайно распределенные во времени и пространстве факторы. В этом случае «равновесный уровень численности популяции» – просто артефакт усреднения за длительный

---

<sup>1</sup> Массовые инфекционные и паразитарные заболевания у животных.

срок наблюдений, а динамика численности популяции регулируется не зависящими от ее плотности факторами.

**Свойства самих организмов.** В ряде случаев численность популяции регулируется не столько изменяющимися условиями внешней среды, сколько свойствами самих организмов. Это значит, что при увеличении плотности популяции характеристики отдельных ее особей изменяются таким образом, чтобы затормозить дальнейший рост численности (снижается плодовитость, удлиняются сроки полового созревания, возрастают смертность и миграционная активность).

У грызунов в перенаселенных колониях увеличивается частота контактов между особями, возникает состояние стресса, и, как следствие, резко повышается активность надпочечников. Гормональные сдвиги тормозят деятельность половых желез, что приводит к более позднему половому созреванию, снижению плодовитости, а иногда даже к полному прекращению размножения и рассасыванию зародышей. Смертность также резко возрастает в результате стресса<sup>1</sup>.

**Миграции саранчи.** Важную роль в саморегуляции численности популяций играет изменение пространственного распределения особей. При возрастании плотности популяции все большее число особей вынуждено мигрировать в новые местообитания, где они чаще гибнут от хищников, нехватки пищи и воздействия абиотических факторов. В качестве одного из самых ярких примеров такого механизма саморегуляции рассмотрим популяционную динамику саранчи.

У перелетной саранчи существуют стадная и одиночная формы, которые так сильно различаются (как морфологически, так и физиологически), что раньше их относили к разным видам. Основные характеристики стадной формы – высокая выживаемость и быстрое

---

<sup>1</sup> Роговин К. А., Мошкин М. П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 4. С. 244–267. Популярное изложение А. Маркова: <http://elementy.ru/genbio/synopsis?artid=135>.

развитие молодых особей, а также стремление собираться в стаи и мигрировать на немалые расстояния. В периоды между опустошительными нашествиями одиночные формы встречаются в небольших количествах на ограниченной территории. Их местообитания представляют собой открытые, покрытые редкой травянистой растительностью пространства, подверженные чередованию засушливых и дождливых периодов. Обычно большинство особей гибнет на ранних стадиях развития, но в некоторые годы (которым предшествуют длительные засушливые периоды) выживаемость молодых особей резко повышается, и численность саранчи за одно поколение может увеличиться в 100 раз. Затем, вследствие участившихся контактов между особями, в их грудном ганглии начинает синтезироваться нейромедиатор серотонин, под воздействием которого одиночная форма превращается в стадную, идет процесс образования стаи. Мигрирующие по ветру стаи могут перелетать на огромные расстояния. Если во время миграции стая попадает в благоприятное местообитание (где вырастает новое поколение), то ее численность может достигать невероятных значений. Так, стая саранчи, совершившая налет в Сомали в 1957 г., состояла из 16 миллиардов особей, а масса ее достигала 50 000 тонн. Если учесть, что за день одна саранча съедает примерно столько, сколько весит сама, то нетрудно представить себе колоссальные размеры бедствия<sup>1</sup>.

Биологический смысл подобных массовых миграций, по видимому, состоит в том, чтобы избежать риска вымирания в нестабильной среде и найти новое подходящее для жизни место.

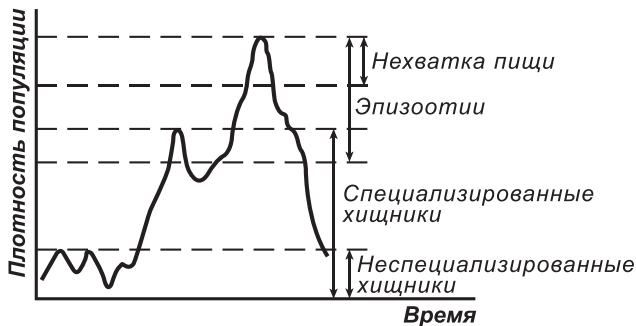
**Синхронизирующие факторы.** Среди ученых нет единого мнения относительно причин согласованных циклических

---

<sup>1</sup> Anstey M. L. et al. Serotonin mediates behavioral gregarization underlying swarm formation in desert locusts // Science. 2009. V. 323. P. 627–630. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431000](http://elementy.ru/novosti_nauki/431000).

колебаний численности многих популяций (например, леммингов). Вероятно, такие колебания можно объяснить действием неких синхронизирующих факторов. Роль таких факторов могут играть условия внешней среды, например, погодные условия, воздействующие напрямую или через биотические факторы. Решающим часто оказывается не количество, а качество пищи. По-видимому, общее количество доступных питательных веществ в тундре так мало, что в годы максимальной численности леммингов все эти вещества в основном потребляются. В результате этого рост растений подавляется, и снижается их питательная ценность. Питательные вещества вновь становятся доступными лишь после гибели большого числа леммингов и разложения их остатков.

**Разная плотность – разные механизмы регуляции.** Регуляция численности популяции обеспечивается разными механизмами при разной ее плотности (рис. 9).



**Рис. 9.** Диапазоны плотности популяции, в пределах которых возможна ее регуляция разными факторами (из: Гиляров, 1990, с изменениями)

При низкой плотности популяции ее численность эффективно контролируется неспециализированными хищниками (наряду

со специализированными<sup>1</sup>, разумеется). Существенно сдержат рост популяции жертв хищник может, только увеличив собственную численность. Способность же быстро реагировать ростом своей популяции на увеличение числа жертв наиболее выражена у специализированных хищников, прошедших длительную совместную эволюцию со своей жертвой. Стало быть, специализированные хищники (и паразиты) способны сдерживать рост популяции жертв в более широком диапазоне плотности, чем неспециализированные.



При высоких уровнях плотности, когда происходят частые контакты между особями, начинают действовать эпизоотии, а также поведенческие механизмы регуляции. При самой высокой плотности популяции важную лимитирующую роль начинает играть нехватка пищи.

**В разных экологических группах механизмы регуляции численности тоже разные.** Плотность популяций организмов, потребляющих отмершее органическое вещество, столь высока, что достаточно эффективным способом ее регуляции может быть внутривидовая конкуренция за пищу. Такая регуляция приводит к массовой гибели особей при нехватке пищи. Высокая плотность таких организмов при достаточном количестве пищи допустима прежде всего потому, что они не влияют непосредственно на возобновление своих ресурсов. Им не грозит подрыв собственной пищевой базы, поскольку мертвая органика в природе образуется постоянно.

Другое дело – виды, потребляющие растения (*фитофаги*) и животных (*хищники*): размножаясь неограниченно, они могут быстро исчерпать свои пищевые ресурсы. Численность фитофагов, как правило, лимитируется не нехваткой пищи, а механизмами, срабатывающими на более низком уровне плотности (по-видимому, чаще всего прессом хищников и паразитов). Для хищников важны поведенческие механизмы регуляции плотности, в том числе связанные с территориальностью.

---

<sup>1</sup> Хорошо приспособленными к потреблению определенного типа жертв.



## §1.7. Типы межвидовых взаимодействий

**Как изучать?** Ни один организм на Земле не существует независимо от других видов<sup>1</sup>, и поэтому неудивительно, что взаимодействиям популяций разных видов экологи всегда уделяли много внимания. В изучении этих взаимодействий можно выделить два основных направления. В рамках одного из них делают упор на теоретический анализ характеристик взаимодействующих популяций. Объекты исследования при таком подходе – математические модели и реже – экспериментальные системы из двух-трех видов, поддерживаемые в крайне упрощенных лабораторных условиях.

Результаты лабораторных экспериментов нужно использовать с осторожностью. Например, при содержании в вольере гага съедает почти 3 кг мидий в сутки. Можно ли на основании этих данных анализировать роль гаги в реальных экосистемах? Вряд ли. Ведь в эксперименте корм гаге «подавали на блюдечке», поэтому она могла съесть больше, чем ей удастся добыть в природе. С другой стороны, в экспериментальных условиях энергетические затраты гаги меньше, чем в природе, значит, ее потребности в пище меньше, чем в реальной экосистеме<sup>2</sup>.

В рамках другого направления ученые концентрируют внимание на изучении природных популяций, пытаются вычлениить и количественно оценить межвидовые взаимодействия.

---

<sup>1</sup> На сегодняшний день известно одно исключение (Chivian D. et al. *Environmental genomics reveals a single-species ecosystem deep within Earth // Science*. 2008. V. 322. P. 275–278. Популярный пересказ А. Маркова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/430872](http://elementy.ru/novosti_nauki/430872)). В горячей подземной воде на глубине 2,8 км в африканском золотом прииске обнаружен микроб, который живет в полном одиночестве и производит все необходимые ему вещества из неорганических соединений.

<sup>2</sup> По: Нинбург, 2005.

**Возможна ли классификация?** Каждое межвидовое взаимодействие уникально, а любая классификация этих взаимодействий до некоторой степени условна. На разных стадиях жизненных циклов или в различных условиях обитания отношения между одними и теми же видами могут различаться. Сомнение может вызвать и само вычленение взаимодействия между двумя видами из целой сети реально существующих в экосистеме связей.

Один из видов злаков растет на горячих источниках Йеллоустонского национального парка<sup>1</sup>. Этот злак обязан своей термоустойчивостью симбиотическому грибу, в клетках которого живет вирус. Гриб, «вылеченный» от вируса, теряет способность придавать термоустойчивость растению-хозяину<sup>2</sup>.

Не забывая об этих сложностях, ниже мы рассмотрим две самые известные классификации межвидовых взаимодействий.

**Механизмы взаимодействия.**<sup>3</sup> Одна из распространенных классификаций межвидовых взаимодействий основана на их механизме.

*Трофические взаимодействия* возникают, когда один вид питается другим (например, коза и капуста). В том случае, когда активность одного вида влияет на обеспеченность пищей другого вида, между этими видами также существует трофическая связь, только не прямая, а косвенная. Так связаны, например, гусеницы, объедающие хвою сосен, и короеды, для которых в результате облегчается доступ к ослабленным деревьям.

*Топические связи* характеризуют изменение условий обитаний одного вида в результате деятельности другого. Эти связи заключаются в создании одним видом среды обитания для другого



<sup>1</sup> Особо охраняемые природные территории обсуждаются в §4.3.

<sup>2</sup> Márquez L. M. et al. A virus in a fungus in a plant: three-way symbiosis required for thermal tolerance // Science. 2007. V. 315. P. 513–515. Популярное изложение А. Маркова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/430442](http://elementy.ru/novosti_nauki/430442).

<sup>3</sup> Чернова, Былова, 1988.



(например, связь между эндопаразитом и хозяином), формировании субстрата для поселения (например, между морскими желудями – ракообразными – и китами, на шкуре которых они поселяются), изменении условий окружающего пространства (например, между травами и затеняющими их деревьями) и т. д.

При *форических* связях один вид участвует в распространении другого. Перенос животными семян, спор и пыльцы растений называют *зоохорией*, перенос ими других животных – *форезией*.

В *фабрических* взаимоотношениях вступают виды, использующие для своих сооружений продукты выделения, или мертвые остатки, или живых особей другого вида. Так, птицы употребляют для строительства своих гнезд ветви деревьев, шерсть млекопитающих, траву и т. п.

Виды, использующие ресурсы среды сходным образом, образуют *гильдии*. Можно говорить, например, о трофической гильдии поедателей лишайников или фабрической гильдии строителей из тростника.

**Разные результаты взаимодействия.** Еще более распространенная классификация основана на результатах межвидовых взаимодействий.



*Нейтрализм* – это такая форма отношений, при которых совместное существование двух видов не имеет для них ни положительных, ни отрицательных последствий (например, бабочка-капустница

и гадюка). Стоит заметить, что часто мы принимаем за нейтралистские такие взаимоотношения, о которых ничего не знаем.

При *аменсализме* для одного вида последствия взаимодействия отрицательны, тогда как другой не получает от них ни вреда, ни пользы (например, травянистое растение печеночница, которую затеняет ель).

*Комменсализм* – это одностороннее использование одного вида другим без причинения ему вреда (например, лев и жуки-кожееды, поедающие высколупившиеся шкуры убитых львами животных).

*Мутуализм* подразумевает взаимовыгодные отношения. Степень обязательности этих отношений



может быть самой разной – от временных необязательных контактов (*протокооперация*, как между казарками и белыми совами, которые защищают их от поморников и песцов, поедая одновременно часть птенцов казарки) до такого состояния, когда жизнь без партнера затруднена или невозможна (*симбиоз*<sup>1</sup>, как между грибом и водорослью в лишайниках).



Американские муравьи-листорезы разводят в своих муравейниках грибы, которые служат им пищей. Кроме того, муравьи покрывают гифами гриба свои личинки и куколки для защиты от микроскопических патогенных грибков. «В награду» муравьи снабжают грибницу субстратом для роста (переработанными растениями) и удобряют менее продуктивные края грибницы своими экскрементами, в которых много грибных белков, полученных при поедании более продуктивных центральных частей грибницы<sup>2</sup>.

*Эксплуатация* включает прямые пищевые связи, которые имеют для одного из партнеров отрицательные, а для другого положительные последствия. В рамках эксплуатации выделяют отношения *хищник–жертва* и *паразит–хозяин*. В отличие от хищника, паразит использует эксплуатируемый вид не только как источник пищи, но и как место обитания (временное или постоянное). Паразиты, как правило, намного мельче своих хозяев.



---

<sup>1</sup> Часто термин «симбиоз» используют как синоним термина «мутуализм». Существует и более широкое понимание термина, когда симбиозом называют любое тесное и устойчивое сожительство организмов разных видов. При такой трактовке паразитизм, комменсализм и мутуализм являются частными случаями симбиоза.

<sup>2</sup> Armitage S.A.O. et al. Slowing them down make them lose: a role for attine ant crop fungus in defending pupae against infection? // Journal of Animal Ecology. 2016. V. 85. P. 1210–1221. Популярное изложение А. Опаева: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/432834](http://elementy.ru/novosti_nauki/432834).



*Конкуренция* – это форма межвидовых отношений, отрицательно сказывающаяся на обоих партнерах.

В эту классификацию не укладывается kleптопаразитизм (кража пищи, добытой другим видом). В Южной Африке подробно изучены подобные отношения между двумя видами птиц<sup>1</sup>. Траурный дронго время от времени издает ложный сигнал тревоги, чтобы отпугнуть кустарниц от обнаруженной ими добычи (наземных беспозвоночных) и заполучить ее. Однако чаще дронго действительно следит за хищниками, сигнализируя о том, что он на посту, при помощи своеобразной «песни стражника», и издает крик опасности при приближении хищников. Кустарницы, которые слышат «песнь стражника», кормятся более эффективно, не отвлекаясь на то, чтобы оглядываться в поисках врагов.

**Сотрудничество и соперничество одинаково важны.** Широкое восприятие дарвиновской идеи о преимущественном размножении наиболее приспособленных как важном механизме естественного отбора послужило причиной тому, что значение кооперации между видами долгое время оставалось недооцененным, в то время как оба типа взаимодействий в равной степени важны для эволюции видов и функционирования сообществ.

От мутуализма зависит образование значительной доли биомассы планеты. Многие растения тесно связаны с грибами посредством микоризы, получая от них до 90% необходимого растениям азота и фосфора<sup>2</sup>. Кораллы представляют собой симбиоз коралловых полипов и живущих внутри них клеток одноклеточных водорослей.

---

<sup>1</sup> Radford A.N. et al. Singing for your supper: sentinel calling by kleptoparasites can mitigate the cost to victims // *Evolution*. 2011. V. 65. P. 900–906.

<sup>2</sup> van der Heijden M.G.A. et al. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems // *Journal of Ecology*. 2009. V. 97. P. 1139–1150.

Ниже мы рассмотрим подробнее эксплуатацию (на примере взаимодействия хищник–жертва) и конкуренцию, как наиболее изученные типы межвидовых взаимодействий.

**Хищники приносят жертвам не только вред.** Как следует из определения, взаимоотношения «хищник – жертва» связывают не только таких бесспорных хищников и жертв, как лев и антилопа-гну, но и таких, как синица и насекомые или антилопа и трава. Надо отметить, что хищники оказывают и положительный эффект на популяции своих жертв. Например, хищники предотвращают вспышку инфекционных заболеваний жертв, ограничивая их плотность. Травоядные животные разносят семена растений, которые они поедают.

Довольно часто жертва в некоторой степени зависит от хищника. Например, дерево *Calvaria major* на острове Маврикий, по-видимому, не размножалось генеративно последние 300 лет, поскольку перед прорастанием его семена должны были пройти через пищеварительный тракт ныне вымершего дронга. В опыте 17 семян этого дерева были скормлены домашним индейкам, из них семь семян были раздавлены в мускульном желудке птиц, а три из десяти оставшихся успешно проросли. Вероятно, это были первые семена *Calvaria major*, проросшие за последние три века<sup>1</sup>.

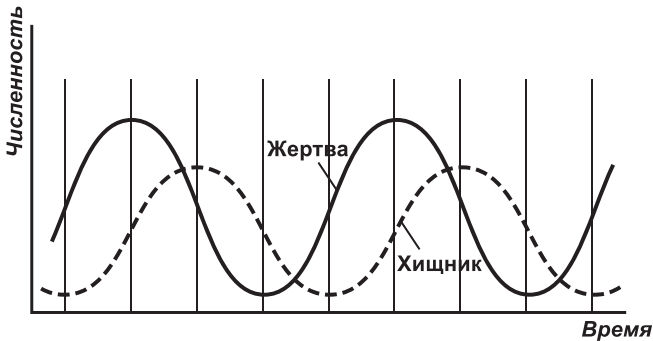
**Математические модели для хищников и жертв.** Динамику численности хищника и жертвы часто описывают математическими моделями<sup>2</sup>. В основе этих моделей лежит целый ряд допущений. Предполагается, что численность жертв в отсутствие хищника растет экспоненциально, а пресс хищника тормозит этот рост, причем смертность жертв пропорциональна частоте встреч хищника и жертвы. Численность жертв лимитирована только прессом хищников, а численность хищников – только числом жертв. Пищи для жертв всегда достаточно, численность

---

<sup>1</sup> Temple, 1977, цит. по: Бигон и др., 1989.

<sup>2</sup> Эти модели были предложены американским математиком и демографом австрийского происхождения Альфредом Лоткой в 1925 г. и независимо от него итальянским математиком Вито Вольтеррой в 1926 г.

жертв никогда не выходит из-под контроля хищника. При соблюдении всех этих условий численность популяций хищника и жертвы будет подвержена сопряженным колебаниям (динамика их численности будет представлена двумя синусоидами со сдвигом по фазе: рис. 10).



**Рис. 10.** Периодические незатухающие колебания численности во времени в системе хищник–жертва (по: Нинбург, 2005, с изменениями)

Несмотря на всю свою условность, такая модель демонстрирует, что даже идеализированная система взаимодействий двух популяций может порождать сложную динамику их численности. Необходимыми условиями существования таких колебаний в реальных условиях являются гетерогенность местообитания (наличие непригодных для обитания хищника участков), а также возможность миграции жертвы и хищника (с некоторым преимуществом в скорости для жертв). В противном случае хищник быстро съест всех жертв и погибнет от голода. Снижение численности жертвы после каждого подъема, вопреки моделям, не может объясняться только возросшим прессом хищников, а определяется другими, не связанными с воздействием хищника, факторами (например, нехваткой корма в зимний период). Это соображение подтверждается, в частности, наблюдавшимися колебаниями численности зайцев на островах в отсутствие хищников.

Наблюдения за львами и антилопами-гну в национальном парке Серенгети показали, что при групповом образе жизни хищников и жертв численность их популяций остается на примерно постоянном уровне<sup>1</sup>. Отсутствие согласованных колебаний численности обуславливается тем, что при групповом образе жизни частота случайных встреч хищников с жертвами заметно снижается.

**Эволюция хищников и жертв сопряжена.** Эволюция любого хищника неразрывно связана с эволюцией его жертв, совершенно так же, как эволюция жертв связана с эволюцией хищника. Отставание в этой гонке равносильно гибели. Коэволюция хищников и жертв напоминает эпизод из «Алисы в Зазеркалье», где каждый должен был бежать как можно быстрее, чтобы остаться на месте. Неудивительно, что в процессе совместной эволюции у хищников выработались эффективные средства нападения, а у жертв – эффективные средства защиты.

Средства защиты растений от поедающих их животных довольно разнообразны, они включают не только всем известные шипы, колючки и толстую кору, но и химические вещества. Вероятно, большая часть этих веществ – это не только вредные для растений продукты метаболизма, которые накапливаются в листьях для последующего избавления от них при листопаде, но и специально синтезированные защитные вещества (например, никотин в листьях табака). Животные, конечно, стараются преодолеть эти защитные барьеры. Например, гусеницы не могут использовать белки, содержащиеся в дубовых листьях, поскольку клетки наружного слоя листа богаты танинами, которые препятствуют перевариванию белков в кишечнике насекомых. Однако личинки жуков пробуравливают лист и поедают только его внутреннюю часть.

---

<sup>1</sup> Fryxell J.M. et al. Group formation stabilizes predator-prey dynamics // Nature. 2007. V. 449. P. 1041–1043. Популярное изложение А.Маркова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/430621](http://elementy.ru/novosti_nauki/430621).

Известны и более изощренные «меры самозащиты». Например, несколько видов тропических акаций защищаются от насекомых-фитофагов при помощи муравьев. Муравьи, уничтожающие насекомых, находят на акации не только удобные убежища (большие полые колючки), но и источник пищи в виде нектара и видоизмененных листочков, богатых белками и жирами. Эти муравьи активны круглые сутки, что вообще нехарактерно для этих насекомых, обеспечивая непрерывную защиту акаций. Акации не остаются в долгу и стоят зелеными круглый год, бесперебойно снабжая пищу муравьев (большинство акаций в засушливый сезон сбрасывают листву). Искусственное уничтожение муравьев приводит к резкому снижению выживаемости акаций.

Пресноводных ракообразных поедают рыбы, полагающиеся во время охоты на зрение, и беспозвоночные хищники, ориентирующиеся при помощи механорецепции. Для защиты от хищников планктонные ракообразные увеличивают свои размеры (что делает их недоступными для беспозвоночных хищников) при помощи прозрачных выростов или студенистых оболочек (что не привлекает особого внимания рыб). Интересно, что некоторые из этих образований развиваются у жертв под влиянием определенных веществ, выделяемых находящимися неподалеку хищниками. Еще один способ «маскировки» от рыб – вертикальные миграции зоопланктона, при которых верхние богатые пищей слои воды посещаются только в темное время суток. Такие миграции требуют значительных энергетических затрат, поэтому некоторые виды жертв «отказываются» от них, «отвечая» на сильный пресс хищников в верхних слоях воды очень высокой рождаемостью.

**В каких случаях возникает конкуренция?** Конкурентные отношения возникают между организмами, которые нуждаются в одном и том же ресурсе. Ресурс, ставший «яблоком раздора», может действительно быть в дефиците (как минеральные вещества, необходимые планктонным водорослям), или же в условиях

его обилия организмы могут снижать его реальную доступность, мешая друг другу.

Например, при конкуренции двух видов ряски из-за света один из видов активно развивает воздухоносную ткань, придающую ему бóльшую плавучесть и позволяющую притопить и затенить конкурирующий вид.

В качестве ресурса могут выступать самые разные экологические факторы – от количества пищи до свободного от хищников пространства. Конкуренция часто возникает и между особями, принадлежащими к одной популяции, поэтому в ходе эволюции выработались механизмы, снижающие интенсивность внутривидовой конкуренции. Наиболее важные из них – способность к расселению потомков, а также территориальное поведение.

**«Закон» конкурентного исключения.** Как мы видим, конкуренция возникает между видами со сходными экологическими требованиями. Георгий Францевич Гаузе, проведя серию опытов с двумя видами инфузорий, в 1934 году сформулировал правило: два вида, имеющие сходные экологические ниши, не могут сосуществовать неограниченно долго в стабильных условиях. Этот принцип впоследствии был назван *законом конкурентного исключения Гаузе* и пользовался большой популярностью. Однако сосуществование двух близких видов всегда можно объяснить неизвестными различиями их экологических ниш или недостаточной длительностью опыта. Кроме того, в природе невозможно вычленивать взаимодействия только двух видов, и полной стабильности условий не бывает.

Из «закона Гаузе» следует только то очевидное соображение, что конкуренция двух видов со сходными экологическими нишами *может* приводить к вытеснению одного из них. В реальности плотность популяций потенциальных конкурентов часто поддерживается на низком уровне вследствие действия иных неблагоприятных факторов, поэтому конкуренции за ресурс не происходит (его и так хватает). В природе виды со сходными экологическими нишами (например, планктонные водоросли или растения на лугу) сосуществуют из-за разделения их экологических ниш по ресурсам, во времени или в пространстве.



Разделение трофических (пищевых) ниш было хорошо исследовано для пустынных муравьев, которые в одном местообитании могут быть представлены 20 видами. Один вид обитает в термитниках, два кормятся в основном в кронах саксаулов, остальные добывают пищу на поверхности почвы (разделение в пространстве). Одни питаются в основном семенами, другие – живыми насекомыми, третьи – трупами (разделение по ресурсам). Одни добывают пищу ночью, другие днем (разделение по времени).

Часто представление о сходстве экологических ниш – следствие недостаточной изученности образа жизни видов. Представим себе, что мы наблюдаем за большим и хохлатым бакланами, которые питаются в одном и том же месте и, как может показаться, одним и тем же способом: оба плавают на поверхности воды и ныряют за рыбой, в результате чего может сложиться ошибочное впечатление о том, что они конкурируют за пищу. Если бы мы вместе с бакланами нырнули под воду, то обнаружили бы, что диета большого баклана в основном состоит из угрей и сельди, которые держатся в толще воды, тогда как хохлатый баклан питается придонными формами, в частности, камбалой и креветками.

Хищники могут выедать более сильных конкурентов (например, копытные сдерживают распространение ковыля в степи, а фитопаразиты в тропическом лесу повышают растительное разнообразие, уничтожая в основном массовые виды<sup>1</sup>). Конкуренциоспособность видов может меняться на разных стадиях их жизненного цикла или при изменении внешних условий.

Содоминирование деревьев и травы в саваннах объясняется тем, что проростки деревьев не могут конкурировать с травами, а взрослые деревья вытесняют

---

<sup>1</sup> Bagchi R. et al. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition // Nature. 2014. V. 506. P. 85–87. Популярное изложение Е. Наймарк: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/432192](http://elementy.ru/novosti_nauki/432192).

траву (получается что-то вроде игры «камень–ножницы–бумага»). Травы также «борются» с деревьями опосредованно: наличие сухой травы увеличивает частоту пожаров, уничтожающих проростки деревьев<sup>1</sup>.

Кроме того, исследования листопадных лесов юго-восточной части США<sup>2</sup> показали, что внутривидовая изменчивость может превышать усредненные межвидовые различия. То есть внутривидовая конкуренция превосходит межвидовую, что и позволяет разным видам деревьев произрастать по соседству.

**Асимметричная конкуренция.** Конкуренция может быть асимметричной, в этом случае конкурирующие виды действуют друг на друга с разной интенсивностью. Нетрудно догадаться, что крайний случай асимметричной конкуренции – аменсализм. В природе отмечены все переходы между конкуренцией и аменсализмом.

При изучении конкуренции через обрастание у мшанок, живущих на нижней поверхности кораллов у побережья Ямайки, для парных взаимодействий среди семи наиболее активно конкурирующих видов доля «победителей» непрерывно изменяется от 50% (абсолютно симметричная конкуренция) до 100% (аменсализм)<sup>3</sup>.

**Наблюдения в природе однозначно не доказывают конкуренцию.** При изучении конкуренции используют как математические модели, так и различные опыты. Непосредственные наблюдения в природных условиях не позволяют сделать окончательных выводов относительно значения конкуренции для формирования наблюдаемой картины распространения и динамики численности организмов.

---

<sup>1</sup> Baudena M. An idealized model for tree–grass coexistence in savannas: the role of life stage structure and fire disturbances // *Journal of Ecology*. 2010. V. 98. P. 74–80.

<sup>2</sup> Clark J. S. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees // *Science*. 2010. V. 327. P. 1129–1132. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431270](http://elementy.ru/novosti_nauki/431270).

<sup>3</sup> Jackson, 1979, цит. по: Бигон и др., 1989.

Более 100 лет назад на острове Ньюфаундленд во всех биотопах обитал только полярный заяц. Завезенный на остров в конце XIX века американский заяц-беляк распространился по лесным долинам, а полярный заяц стал встречаться только в горных безлесных районах. Была предложена простая гипотеза конкурентного вытеснения полярного зайца зайцем-беляком, но затем оказалось, что в исчезновении полярного зайца из лесных районов виновен хищник – рысь, численность которой резко возросла после вселения на остров зайца-беляка. Это подтверждается тем фактом, что полярный заяц исчез и из тех районов, куда не проник заяц-беляк, но которые по характеру растительности были удобны для преследования зайцев рысью. Таким образом, для проверки гипотезы о существовании конкуренции между видами необходимы дополнительные эксперименты. Например, в описанной выше ситуации для проверки существования конкуренции между двумя видами зайца необходимо было бы искусственно снизить численность зайца-беляка и посмотреть, как это скажется на численности полярного зайца.

# Глава 2

## Экология экосистем

### §2.1. Проблемы экосистемного подхода<sup>1</sup>

**Экосистема и группировка.** *Экосистемой* называют совокупность популяций всех видов, населяющих определенный участок пространства, и среды их обитания со всеми взаимоотношениями между живыми и неживыми компонентами этой системы<sup>2</sup>. Совокупность живых компонентов одной экосистемы называется *сообществом*<sup>3</sup>. Частный случай экосистемы – *биом*. Для него характерны определенные тип растительности и климат (например, тайга или тундра). В сообществе все виды в той или иной степени адаптированы друг к другу. Противопоставляемые сообществам совокупности неадаптированных друг к другу видов называются *группировками* (например, растения на железнодорожной насыпи). Вблизи своих границ сообщества становятся неполными, переходные зоны между сообществами (*эктоны*, например опушка леса) – прибежище для группировок.



**Границы экосистем субъективны.** Как заметил А.М.Гиляров, долгое время преподававший курс общей экологии на

---

<sup>1</sup> Изложено по: Гиляров, 1990.

<sup>2</sup> Примерным синонимом термина «экосистема» является термин «биогеоценоз». Единственное отличие состоит в том, что биогеоценоз выделяют в рамках определенного растительного сообщества – фитоценоза (например, березовый лес, пойменный луг). В то же время экосистема – понятие «безразмерное», мы можем назвать экосистемой как аквариум, так и всю планету Земля.

<sup>3</sup> Примерный синоним термина «сообщество» – термин «биоценоз».



биологическом факультете МГУ, «сообщество – это то, что исследует один эколог». Это шутовское определение иллюстрирует одну из основных проблем экосистемного подхода в экологии – разные исследователи по-разному очерчивают границы сообществ (а следовательно, и экосистем).

Возьмем лесное озеро – казалось бы, хороший пример четко отграниченной экосистемы. Однако очертания озера меняются в зависимости от уровня воды, а определить, где кончается берег озера и начинается окружающий его лес, сложно из-за плавной смены растительности. Оказывается, что провести границу озерной экосистемы очень сложно, что уж говорить о сообществах с более «расплывчатыми» контурами?

Кроме того, границы сообщества будут разными для разных организмов.

Например, тля может всю свою жизнь провести на хвоинке сосны, высасывая соки из ее тканей. Популяция тлей в течение ряда лет может просуществовать на одном дереве. Реальное пространство экосистемы «с точки зрения» тли – это одно дерево и его непосредственное окружение. Лось же за сутки проходит километры пути; участки, занимаемые популяцией лосей, обычно соответствуют разным экосистемам с точки зрения эколога (пойменный луг, сфагновое болото, ельник). При этом всю территорию, занимаемую одной популяцией лосей, «с точки зрения лося» следует рассматривать как одну экосистему.

**В экосистему входит слишком много видов.** Другая практическая проблема экосистемного подхода – огромное число видов, входящих в экосистему, что предъявляет невыполнимые требования к квалификации исследователей экосистем.

Заведомо неполный (поскольку некоторые систематические группы не обрабатывались специалистами) список организмов, населяющих небольшое обстоятельно

изученное подмосковное озеро Глубокое, насчитывает более 600 видов.

Разнообразие флоры и фауны тропического леса даже трудно себе представить. На участке тропического леса площадью в один гектар может произрастать около 150 видов деревьев, не говоря уже о других растениях и таксономических группах. Например, в тропиках только на десяти деревьях одного вида было собрано более 1000 видов жуков. Тщательное обследование участка низменного тропического леса в Панаме позволило обнаружить на территории площадью полгектара более 6 тысяч видов членистоногих. Все разнообразие членистоногих этого лесного массива оценено в 25 тысяч видов<sup>1</sup>.

### **Зато экосистема – особый уровень организации живого.**

Сторонники экосистемного подхода приводят в свое оправдание следующий аргумент (в дополнение к перечислению недостатков популяционного подхода): не столь уж и существенно, имеют ли экосистемы отчетливые границы. Экосистемная экология изучает не дискретные пространственно-временные единицы, а особый уровень организации живого. Она рассматривает природу взаимоотношений между видами и средой их обитания, а также структуру и функционирование многовидовых сообществ.

Система межвидовых связей в реальных экосистемах очень сложна. Исследование гнездовых колоний иволги в районе Панамского канала показало, что некоторые иволги выбрасывают из своих гнезд яйца волосьей птицы, которые она туда подкладывает, подобно кукушкам, а некоторые иволги – нет. Оказалось, что птенцы волосьей птицы вылупляются раньше и склеивают личинок оводов, которые вбуравливаются под кожу птенцам иволги и вызывают их гибель (птенцы волосьей птицы защищены от оводов густым пухом).

---

<sup>1</sup> Basset Y. et al. Arthropod diversity in a tropical forest // Science. 2012. V. 338. P. 1481–1484. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431994](http://elementy.ru/novosti_nauki/431994).

Гнезда иволги, из которых хозяева выбрасывают яйца воловьей птицы, расположены рядом с гнездами пчел и ос, которые поедают оводов, так что необходимость в услугах воловьей птицы отпадает<sup>1</sup>.



## § 2.2. Трофическая структура экосистемы

**Круговорот веществ и поток энергии.** Как уже говорилось выше, экосистема – не просто сумма популяций и условий среды, а еще и система взаимодействий между ними. Благодаря этим взаимодействиям, у экосистем появляются новые свойства, главное из которых – способность к самоподдержанию посредством круговорота веществ и потока энергии.

**Продуценты, консументы и редуценты.** Рассмотрим типичную структуру экосистемы на примере озера.

В озеро поступает энергия в виде солнечного света. Водные фотоавтотрофы (например, растения) за счет этой энергии синтезируют органические вещества из углекислого газа и воды. Такие автотрофные организмы, способные к синтезу органических веществ из неорганических, по их роли в сообществе называются *продуцентами* («образователями»).

Растения идут в пищу животным, которые сами не способны к синтезу органики из неорганики. Такие гетеротрофные организмы называются *консументами* («потребителями»). Бактерии и грибы, играющие главную роль в разложении органики, называются *редуцентами* («разрушителями»).

Итак, органическое вещество, образованное растениями, переходит в тела



<sup>1</sup> Smith N.G. The advantage of being parazited // Nature. 1968. V.219, №5155. P. 690–694.

животных, затем при участии грибов и бактерий вновь превращается в неорганические вещества, усваиваемые растениями. Так в экосистеме осуществляется *круговорот веществ*. Этот круговорот никогда не бывает полностью замкнутым: вещества часто выносятся за пределы сообщества (водой, ветром, с мигрирующими организмами), и в то же время их запасы пополняются за счет внешних источников (поступают с осадками, пылью, при биологической фиксации атмосферных газов).

В синтезируемых продуцентами органических соединениях запасена энергия, полученная от солнца (та ее доля, которая была усвоена продуцентами). Часть ее идет на обеспечение жизнедеятельности самих продуцентов (синтез веществ и их транспорт внутри организма, тепловые потери в ходе клеточного дыхания), поэтому до консументов доходит далеко не вся энергия, усвоенная продуцентами<sup>1</sup>. Таким образом, для стабильного существования экосистем необходим постоянный приток энергии.

**Не все растения – продуценты, и не все продуценты – растения.** Надо отметить, что не все растения являются продуцентами: бесхлорофилльные растения (например, растение из семейства норичниковые – петров крест) не способны к фотосинтезу и получают органику от других растений. Верно и обратное: не все продуценты – растения. К фотосинтезу способны также лишайники, многие протисты и фототрофные бактерии. Кроме того, некоторые бактерии способны к синтезу органических молекул за счет энергии, высвобождаемой при окислении некоторых неорганических соединений (такой процесс называется *хемосинтез*). На дне океана, куда не проникает свет, но где из земной коры выделяется сероводород, метан или восстановленное железо, обнаружены уникальные экосистемы, в которых роль продуцентов играют хемосинтезирующие бактерии.

---

<sup>1</sup> Поток вещества и энергии не всегда бывает направлен от продуцентов к консументам. Планктонные протисты динофлагелляты, имеющие хлоропласты, часто питаются бактериями (настоящие «хищные водоросли!»): Jeong H. J. et al. Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs // Ocean Sci. J. 2010. V. 45. P. 65–91.



Наверное, наиболее своеобразны функционирующие с участием таких бактерий экосистемы гидротермальных излияний в зонах разломов коры в Тихом океане на глубине 2,5–3,5 км. Один из массовых видов в таких сообществах – гигантские червеобразные животные – рифтии<sup>1</sup>, которые живут в трубках диаметром 2–3 см и длиной до 2 м. У рифтий нет рта и кишечника, а центральную часть их тела занимает специальная ткань, содержащая несколько видов хемосинтезирующих бактерий, которые и снабжают рифтий органикой. Эти бактерии окисляют до серы сероводород, который рифтии поглощают из окружающей воды через пучок щупалец и доставляют с током крови к клеткам, где живут бактерии.

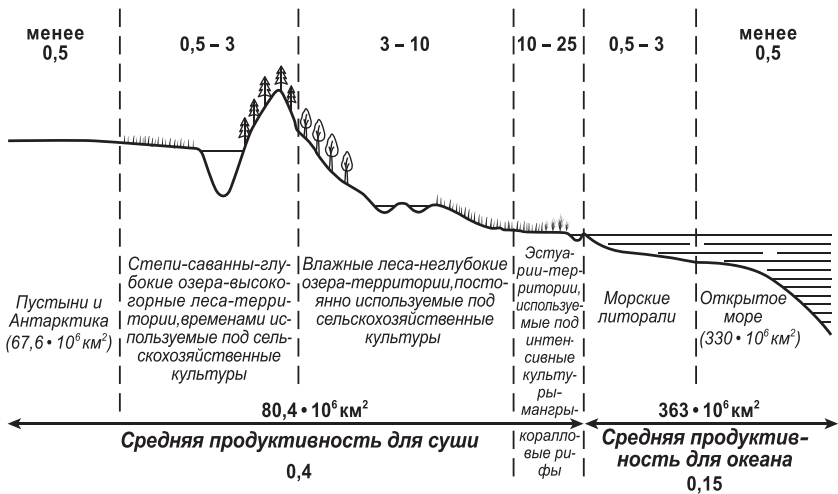
**Биомасса.** Масса вещества, заключенного в телах живых организмов, называется *биомассой*. Обычно биомассу измеряют в единицах веса сухого вещества на единицу площади или объема.

**Продукция.** Прирост биомассы за единицу времени называют *продукцией* (при этом учитывают и потребленную другими организмами часть биомассы). Продукцию продуцентов называют *первичной* (рис. 11), а консументов и редуцентов – *вторичной*. Значительная часть первичной продукции используется на дыхание самими растениями (50–60% в лесах умеренной зоны и до 80% в тропических лесах), оставшаяся часть продукции, доступная для использования консументами, – это *чистая первичная продукция*. Не стоит недооценивать и роль редуцентов в образовании вторичной продукции. Во всех экосистемах они синтезируют более половины всей вторичной продукции, а во многих наземных сообществах этот показатель доходит до 98%.

**Продукцию не так легко оценить.** Хотя океан занимает около двух третей поверхности земного шара, он дает только половину чистой первичной продукции нашей планеты. При этом не учитывается продукция хемосинтезирующих бактерий, находящихся под океаническим ложем. Как показали последние

---

<sup>1</sup> Эти животные были описаны как самостоятельный тип живых организмов, однако последние исследования показали, что это – одно из семейств многощетинковых кольчатых червей.



**Рис. 11.** Первичная продукция различных экосистем биосферы, г сухого вещества на м<sup>2</sup> в день и их площадь (по: Дажо, 1975)

исследования, объем этой продукции очень велик (возможно, сравним с продукцией всех остальных экосистем земного шара). Однако эти данные предварительны из-за того, что сообщества под ложем океана мало доступны для изучения.

Надо заметить, что при большинстве оценок первичной продукции сухопутных экосистем учитывается лишь надземная биомасса. Однако на деле первичная продукция под землей может быть ничуть не меньше. Еще большую проблему представляет оценка продуктивности почвенных сообществ.

**Трофические цепи.** Последовательность питающихся друг другом организмов называется *трофической (пищевой) цепью* (например, одноклеточные планктонные водоросли – ветвистосые рачки – хищные личинки комаров хаоборусов – плотва – щука). Составляющие трофическую цепь популяции относятся к разным *трофическим уровням*: продуценты, консументы I порядка, которыми питаются консументы II порядка, и так далее. Получается, что трофический уровень – самая крупная трофическая гильдия.

Приведенный выше пример – это *пастбищная трофическая цепь*, в которой консументы первого порядка поедают живые

растения. Такие пищевые цепи характерны, например, для лугов и степей. В *детритных трофических цепях* консументы первого порядка потребляют лишь незначительную часть живых растений, большая же ее часть разлагается. Образовавшаяся органика – *детрит* (перегнивший лиственный опад в лесу, гниющие водоросли на морских побережьях) уже используется консументами и редуцентами.

Интересный пример детритной трофической цепи можно найти в экосистемах, создаваемых эпифитными растениями влажного тропического леса – бромелиями. В основании их листьев образуются скопления дождевой воды, в которых формируются целые сообщества мелких беспозвоночных. Живут они за счет падающего сверху детрита. После переработки животными детрит достается бактериям, которые завершают разложение органического вещества. За счет этого в воду поступают столь необходимые эпифитам азот и фосфор, причем в минеральной, доступной для использования растениями, форме<sup>1</sup>.

Последующее звено трофической цепи обычно снижает численность особей и биомассу предыдущего звена. «Подавление» предыдущего звена, в свою очередь, приводит к ослаблению пресса на предпредыдущее. Подобное влияние изменений, происходящих на одном трофическом уровне, на другие звенья трофической цепи называется *трофическим каскадом*.

Классический пример трофического каскада – события, произошедшие в Йеллоустонском национальном парке в США после реинтродукции (вселения) туда в 1995 году волков<sup>2</sup>. Перед тем как поголовье волков

---

<sup>1</sup> Ngai J. T., Srivastava D. S. Predators accelerate nutrient cycling in a bromeliad ecosystem // *Science*. 2006. V. 314, № 5801. P. 963. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/430387](http://elementy.ru/novosti_nauki/430387).

<sup>2</sup> Hebblewhite M. et al. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves // *Ecology*. 2005. V. 86, № 8. P. 2135–2144; Smith D. et al. Yellowstone after wolves // *BioScience*. 2003. V. 53. P. 330–340; <https://ethology.eu/how-wolves-change-rivers>.

в нацпарке восстановилось, они отсутствовали в течение 70 лет. За это время численность оленей, охота на которых в нацпарке запрещена, резко возросла, и, несмотря на попытки людей контролировать их, олени умудрились уничтожить почти всю растительность. Конечно, вновь появившиеся волки убили некоторых оленей, но главное, волки изменили поведение оленей (они стали избегать тех мест, где их можно легко выследить, в особенности это долины рек). Растительность стала восстанавливаться, долины заросли осиной и ивой, в результате чего увеличилась численность певчих птиц и бобров. Бобровые плотины создали условия для обитания выдр, уток, рыб и амфибий. Волки убивают койотов, в результате увеличилась численность кроликов и мышей, а также питающихся ими ястребов, норок, лис и скунсов. Изменился даже ландшафт – из-за зарастания берегов реки стали меньше меандрировать, снизилась эрозия.

**Трофические сети.** Необходимо отдавать себе отчет, что представление о трофических цепях и уровнях в значительной мере абстрактно. В реальной природе скорее существуют *трофические сети*, в которых многие популяции принадлежат сразу к нескольким трофическим уровням. Один и тот же организм нередко потребляет в пищу и животных, и растения; хищник может питаться консументами I и II порядков; любой гетеротрофный организм в некоторой степени является редуцентом. Даже деление на авто- и гетеротрофов в некоторой степени условно – некоторые микроскопические водоросли способны менять тип питания в зависимости от освещенности и наличия в среде органических веществ.

Паразитические растения в трофической структуре сообщества занимают промежуточное положение между продуцентами и консументами, регулируя потоки органических и неорганических веществ в экосистеме<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Watson D. M. Parasitic plants as facilitators: more Dryad than Dracula? // Journal of Ecology. 2009. V. 97. P. 1151–1159.

Благодаря сложности трофических сетей исчезновение какого-то одного вида нередко почти не сказывается на сообществе. Пищу исчезнувшего вида начинают потреблять другие «пользователи», питавшиеся им виды переключаются на новые источники пищи, и в целом в сообществе сохраняется равновесие.

**Как изучают трофические сети?**<sup>1</sup> Для изучения трофических сетей необходимо установить пищевой рацион входящих в них видов. К решению этой трудной задачи можно подходить разными способами.

Непосредственное наблюдение – теоретически самый простой и надежный метод, но его невозможно применить ко многим живым объектам (большинство из них слишком мелкие, слишком пугливые и ведут слишком скрытный образ жизни).

Пример применения такого метода – изучение питания зайцев при помощи астрономического телескопа.

Анализ содержимого желудков (как прямой – путем препарирования мертвых животных, так и косвенный – путем изучения помета и погадок) применяется ко многим видам птиц, рыб и млекопитающих. Однако по остаткам съеденных животных бывает трудно установить их видовую принадлежность, особенно если хищник питается только мягкими частями своих жертв.

Один из видов планарий питается преимущественно мягкими тканями ракообразных, а в пищеварительном тракте этих планарий обнаруживаются только щетинки олигохет (малощетинковых червей).

Для исследования трофических цепей применяют и *метод радиоизотопов* (замена одного из атомов в пище другим его изотопом), который позволяет проследить пути и количество поглощенной органики.

Этот метод применяют и для анализа особенностей минерального питания растений. Внесение азотного удобрения, обогащенного стабильным изотопом  $^{15}\text{N}$ ,

---

<sup>1</sup> Дажо, 1975.

на снег в высокогорьях Северного Кавказа позволило доказать, что хохлатка способна извлекать азот из тающего снега. Для этого у нее развиваются специальные «снежные корни», которые растут вверх<sup>1</sup>.

В настоящее время для реконструкции трофических цепей активно используют анализ соотношения стабильных изотопов азота и углерода (оно видоспецифично; соотношение изотопов в тканях хищника зависит от их соотношения в тканях жертвы) и методы молекулярной биологии, позволяющие установить видовую принадлежность остатков жертв при помощи анализа ДНК<sup>2</sup>.

Насекомоядные летучие мыши пережевывают свою добычу быстро и тщательно; насекомых по остаткам из помета летучих мышей, как правило, можно определить только до семейства, что затрудняет детальный анализ рациона. Анализ митохондриальной ДНК остатков добычи, отобранных из помета красного кожана позволил определить до рода или даже вида более ¾ остатков. Выяснилось, что среди жертв этих летучих мышей много насекомых, способных слышать звуки, которые мыши издадут при эхолокации. А вот кому удастся ускользнуть от летучих мышей – так это обильным в районе исследований бабочкам, которые умеют издавать звуки в том же диапазоне, что и летучие мыши, сбивая тех с толку<sup>3</sup>.

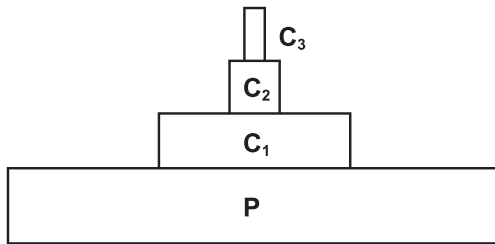
---

<sup>1</sup> Onipchenko V.G. et al. New nitrogen uptake strategy: specialized snow roots // Ecology Letters. 2009. V. 12. P.758–764. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431113](http://elementy.ru/novosti_nauki/431113).

<sup>2</sup> Carreon-Martinez L., Heath D.D. Revolution in food web analysis and trophic ecology: diet analysis by DNA and stable isotope analysis // Molecular Ecology. 2010. V. 19, 25–27; Hardy C.M. et al. Carbon source accounting for fish using combined DNA and stable isotope analyses in a regulated lowland river weir pool // Molecular Ecology. 2010. V. 19. P. 197–212.

<sup>3</sup> Claire E.L. et al. Species on the menu of a generalist predator, the eastern red bat (*Lasiurus borealis*): using a molecular approach to detect arthropod prey // Molecular Ecology. 2009. V. 18. P.2532–2542.

**Трофические пирамиды.** Соотношение биомасс и энергий (потока энергии в единицу времени на единицу площади) популяций, относящихся к разным трофическим уровням, называют *трофическими пирамидами*. Их изображают в виде диаграмм, где ширина столбиков отражает соответствующий показатель каждого из уровней (рис. 12). Редуцентов на таких диаграммах обычно не изображают, поскольку неясно, где их разместить: они потребляют мертвую органику со всех уровней пирамиды.



**Рис. 12.** Пример трофической пирамиды: пирамида энергий (из: Нинбург, 2005, с изменениями)

P – продуценты, C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub> – консументы первого, второго и третьего порядков, редуценты не показаны.

Биомасса продуцентов, как правило, максимальна, а биомасса каждого последующего трофического уровня меньше, чем предыдущего.

Если собрать в один стог все африканские травы и деревья, то он будет огромен по сравнению с кучей, образованной всеми кузнечиками, газелями, зебрами, гну, носорогами и другими травоядными животными Африки. Что же касается жалкой кучки львов, гепардов и гиен, то мы можем просто не заметить ее рядом с горами, образованными растениями и поедающими их животными.

Однако в некоторых экосистемах биомасса консументов I порядка бывает больше биомассы продуцентов (если консументы живут долго, а продуценты быстро возобновляются).

В океане одноклеточные водоросли делятся с очень большой скоростью и дают высокую продукцию. Однако их общее количество меняется мало, поскольку с не меньшей скоростью их поедают фильтраторы. Сами фильтраторы растут и размножаются медленнее, но еще медленнее поедаются хищниками, поэтому их биомасса «накапливается».

В озере биомасса планктоноядных рыб может существенно превышать биомассу планктона, хотя, конечно, величина продукции планктона за сезон на порядок превышает таковую у рыб.

Пирамиды потоков энергии никогда не бывают перевернутыми: как уже упоминалось, следующий трофический уровень может «пропустить через себя» лишь часть энергии, усвоенной предыдущим уровнем. Чистая продукция следующего трофического уровня обычно не превышает 10% от продукции предыдущего, остальное составляет неиспользованная, не усвоенная и израсходованная на поддержание жизнедеятельности энергия (таким образом, коэффициент полезного действия живых систем весьма невысок).

Именно поэтому трофические цепи не могут быть длинными. Консументы IV и V порядков всегда имеют очень низкую биомассу и продукцию, ведь они могут использовать не более 0,001–0,01% от чистой первичной продукции.

**Низкий КПД живых систем не удивителен.** Возможно, низкая эффективность многих живых систем в сравнении с коэффициентом полезного действия (КПД) электромоторов и других двигателей покажется кому-то удивительной. Однако основная часть потребляемой живыми организмами энергии тратится на самоподдержание и самовоспроизведение, тогда как при расчете КПД двигателей не учитываются расходы на их ремонт, обслуживание и производство. Кроме того, в определенных условиях быстрый рост может иметь большее значение для выживания, чем максимальная эффективность использования энергии.





## §2.3. Пространственная структура экосистемы<sup>1</sup>

**Консорции.** Входящие в экосистему популяции размещены в пространстве неравномерно. На основе топических связей в экосистеме формируются так называемые *консорции*<sup>2</sup> – группы разнородных организмов (*консортов*), обитающих на теле или в теле особи определенного вида – *ядерного вида* консорции. В большинстве случаев члены одной консорции связаны и разнообразными трофическими отношениями.

В качестве примера консорции можно привести сосну с микоризными грибами, эпифитными лишайниками и мхами на стволе и ветвях, со всем множеством членистоногих, встречающихся здесь.

**Горизонтальная и вертикальная структура.** Расчлененность экосистемы в *горизонтальной* плоскости (*мозаичность*) представлена *парцеллами*, выделяемыми, как правило, по ведущему элементу растительности.

Например, в смешанном лесу можно выделить такие парцеллы, как участки ельника-кисличника, участки дубового леса со снытью в травяном ярусе, заросли папоротников в «окнах» древесного полога и т.д.

Мозаичность обусловлена рядом причин, скажем, неоднородностью микро-рельефа и почв. Она может возникнуть в результате деятельности животных (вытаптывание травостоя копытными) или человека (выборочная рубка), как следствие природных катаклизмов (вывалы древостоя во время ураганов).



<sup>1</sup> По: Чернова, Былова, 1988 и Общая биология..., 1993.

<sup>2</sup> Понятие консорции было введено в экологию В. Н. Беклемишевым и Л. Г. Раменским в начале 50-х годов XX века.

*Вертикальная* структура экосистемы проявляется в ее ярусном сложении: ассимилирующие наземные органы растений располагаются в несколько слоев (*ярусов*) для оптимального поглощения солнечной энергии.

Например, в широколиственном лесу можно выделить первый (верхний) ярус, образованный деревьями первой величины (дуб черешчатый, липа сердцевидная), второй – деревьями второй величины (рябина, черемуха), третий ярус составляет подлесок, образованный кустарниками (орешник, крушина, жимолость), четвертый ярус состоит из трав (бор развесистый, сныть обыкновенная, осока волосистая). Часто есть пятый – моховой – ярус. В лесах можно встретить и внеярусные растения (эпифиты и лианы). Животные также преимущественно приурочены к тому или иному ярусу (например, почвенные насекомые или птицы, гнездящиеся в кустарнике).

## §2.4. Видовое разнообразие и видовое богатство<sup>1</sup>

**Редкие виды тоже важны.** Почти в любом сообществе численно преобладают несколько видов (они называются *доминантами*), многие виды более или менее обычны, а основная масса видов относится к категории редких. Очевидно, что эти малочисленные виды не играют существенной роли в трофических сетях, скорее их функция заключается в стабилизации сообщества<sup>2</sup>. Дело в том, что при резком изменении условий обитания обилие массового вида может резко снизиться, в этом случае его место в сообществе могут занять виды, бывшие ранее в числе редких. Чем больше редких видов входит в экосистему, тем больше шансов, что среди них окажутся такие, которые смогут занять освободившееся место.



<sup>1</sup> В основном изложено по: Нинбург, 2005.

<sup>2</sup> Чернова и др., 2003.



Кроме того, большое число видов в сообществе позволяет наиболее полно использовать энергию (за счет специализации), успешнее осуществлять саморегуляцию (за счет сложной системы обратных связей) и увеличить надежность обеспечения функций (за счет их множественного дублирования). При увеличении видового разнообразия экосистемы увеличивается ее первичная продукция<sup>1</sup> и снижается зараженность входящих в нее таксонов инфекционными болезнями<sup>2</sup>. Таким образом, видовое богатство и видовое разнообразие (часто объединяемые под модным сейчас термином *биоразнообразие*) являются важнейшими характеристиками экосистемы.

Надо сказать, что мнение о непосредственной связи устойчивости сообщества и его видового разнообразия совсем не общепризнано. Маловидовые устойчивые сообщества чаще всего существуют в экстремальных условиях среды (засушливых или полярных районах), когда роль биотических взаимодействий ничтожна по сравнению с воздействием абиотических факторов.

**Видовое богатство.** Число видов, составляющих то или иное сообщество, называется *видовым богатством*. Поскольку оценки видового богатства за редким исключением основываются на изучении лишь части сообщества, мы не можем непосредственно использовать общее число отмеченных видов в качестве числового показателя. Кроме того, нам необходимо избавиться от влияния размера экосистемы на показатели ее видового богатства. Все это означает, что общее число отмеченных видов должно быть соотнесено с числом пробных площадей или числом рассмотренных организмов.

В настоящее время науке известно около 1,2 млн видов живых организмов. Это лишь часть реального

---

<sup>1</sup> Hooper D. U. et al. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change // Nature. 2012. V. 486. P. 105–109. Популярное изложение В. Мокиевского: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431864](http://elementy.ru/novosti_nauki/431864).

<sup>2</sup> Civitello D. J. et al. Biodiversity inhibits parasites: Broad evidence for the dilution effect // PNAS. 2015. V. 112. P. 8667–8671. Популярное изложение Ю. Кондратенко: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/432534](http://elementy.ru/novosti_nauki/432534).

разнообразия жизни на планете, поскольку находки новых видов не прекращаются. Ученые до сих пор не пришли к согласию по поводу реального разнообразия жизни на планете (оценки различаются от 3 до 100 млн видов), поскольку многие группы очень плохо изучены<sup>1</sup>.

**Видовое разнообразие ≠ видовое богатство.** *Видовое разнообразие* отражает вероятность того, что два случайно выбранных в сообществе организма будут принадлежать к разным видам. Обратите внимание на то, что видовое разнообразие и видовое богатство – вовсе не одно и то же.

Возьмем, к примеру, два сообщества с одинаковым видовым богатством, в котором 1000 исследованных организмов принадлежат к 10 видам. Предположим, что в одном сообществе мы насчитали по 100 организмов каждого вида, а во втором было 900 организмов одного вида, 20 другого и по 10 особей каждого из восьми оставшихся видов. Ясно, что видовое разнообразие будет выше в первом сообществе.

**Видовой состав.** Важно, конечно, не только то, сколько видов отмечено в данном сообществе, но и что это за виды. Степень сходства сообществ по их видовому составу определяют при помощи так называемых *коэффициентов сходства*.

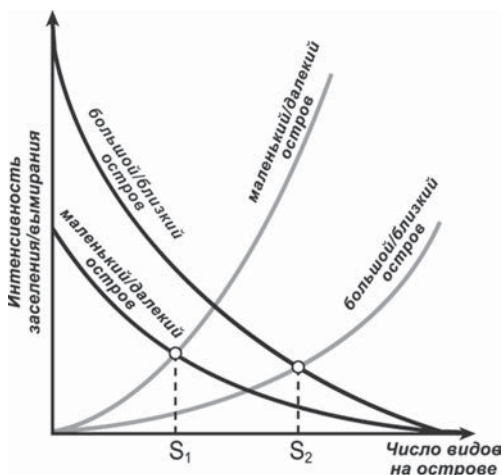
В качестве примера можно привести коэффициент Жаккара  $K = c/(a+b-c)$ , где  $a$  – число видов в одном сообществе,  $b$  – число видов в другом сообществе,  $c$  – число видов, которые встречаются в обоих сообществах.

**Равновесная теория островной биогеографии**<sup>2</sup>. Как говорилось выше, подавляющее большинство природных экосистем не имеет четких границ. Одно из немногих исключений – это острова. Вполне естественно, что именно небольшие острова

---

<sup>1</sup> Mora C. et al. How many species are there on Earth and in the Ocean? // PLoS Biology, 2011. V.9, №8. P. 1–8. Популярное изложение В. Мокиевско-го: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431672](http://elementy.ru/novosti_nauki/431672).

<sup>2</sup> Бигон и др., 1989.



**Рис. 13.** Интенсивность заселения острова новыми видами (иммиграции) и вымирания имеющихся видов для островов разного размера и удаленности от материка согласно равновесной теории островной биогеографии

Черной линией показана иммиграция, серой – вымирание.

стали одной из излюбленных моделей для изучения динамики видового состава сообществ. Согласно *равновесной теории островной биогеографии*<sup>1</sup>, число населяющих островов видов определяется прежде всего равновесием между вымиранием уже существующих видов и вселением тех же или других видов (иммиграцией). Причем с увеличением числа видов на острове интенсивность иммиграции убывает, а интенсивность вымирания возрастает. Чем меньше остров и чем дальше он от материка, тем сложнее попасть на него новым видам (интенсивность иммиграции ниже). Вероятность вымирания видов понижается с увеличением размера острова.

Число видов на острове при равенстве скоростей их вселения и вымирания называется *равновесным числом видов*. Учитывая всё вышесказанное, равновесное число видов на острове тем

<sup>1</sup> MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 293 p.

выше, чем он больше и ближе к материку (рис. 13). Равновесная теория островной биогеографии хорошо описывает многие островные экосистемы, но не учитывает индивидуальные особенности островов (например, рельеф).

В некоторой степени теория островной биогеографии может быть применена к любым местообитаниям с более или менее четкими границами. Такими «островными» местообитаниями могут быть пресные водоемы, оазисы в пустыне и т. п.

## § 2.5. Сукцессия<sup>1</sup>

**Что такое сукцессия?** В природе существуют как стабильные (длительно существующие), так и нестабильные экосистемы. Основная причина неустойчивости экосистем – несбалансированность круговорота веществ, когда одни вещества недопотребляются, а другие – перерасходуются. В результате этого сообщество настолько преобразует условия среды, что больше не может в нем существовать и вытесняется другим, для которого новые условия более благоприятны. Этот процесс продолжается до тех пор, пока не сформируется устойчивое сообщество, которое способно поддерживать баланс веществ в экосистеме (*климаксное сообщество*).

Такая закономерная смена сообществ под действием внутренних факторов называется *сукцессией*, а последовательный ряд сменяющих друг друга в сукцессии сообществ образует *сукцессионную серию*.

Примером сукцессии может служить зарастание небольших озер на сфагновых болотах, происходящее за время жизни нескольких поколений людей. Из-за недостатка кислорода в придонных слоях редуценты не в состоянии обеспечить полный распад отмирающих растений, в результате чего они откладываются в виде торфа. Озеро постепенно мелеет, зарастает с краев и превращается в болото, которое впоследствии сменяется лесом.



<sup>1</sup> По: Бигон и др., 1989; Общая биология..., 1993.

**Средообразующая роль организмов.** При наблюдении сукцессий становится очевидной *средообразующая роль* живых организмов, то есть их способность преобразовывать внешнюю среду за счет собственной энергии. В каждом сообществе есть *виды-эдификаторы* (в буквальном переводе с латыни – строители), которые оказывают наибольший средообразующий эффект и без которых существование большинства других видов невозможно.

Эдификаторными видами в наземных сообществах, как правило, являются растения (ель в еловом лесу, дерновинные злаки в степях). Однако в некоторых случаях эдификаторами могут быть и животные, например, сурки на территории их колоний или кораллы на коралловом рифе.

**Первичная сукцессия.** *Первичные сукцессии* начинаются «с нуля», на почти лишенных жизни местах (обрывах, наносах рек, сыпучих песках и т. п.).

Хорошим примером первичной сукцессии служит процесс зарастания голых скал. Первые поселенцы (так называемые *пионерные виды*) – это накипные лишайники и некоторые виды мхов, закрепляющиеся в скальных трещинах. Со временем эти растения отмирают, в трещинах увеличивается содержание органики. Это создает условия для прорастания случайно залетевших семян травянистых растений (злаки, гвоздичные, лютики и др.), постепенно вытесняющих мхи и лишайники. На более поздних стадиях сукцессии появляются



и древесные растения (например, береза), формируется настоящая почва.

*Вторичные сукцессии* начинаются уже при наличии почвы и растительности (после вырубki леса, распашки поля и т. п.).

После пожара в еловом лесу ель не может восстановиться сразу, так как ее проростки не выдерживают конкуренции светолюбивых и быстрорастущих трав (иван-чая, вейника и др.). Травы сменяются зарослями малины и подростом светолюбивых лиственных деревьев, и лишь под их пологом в тени начинают подрастать молодые елочки, которые рано или поздно вытесняют лиственные породы.

**Сколько климаксных сообществ в сукцессии?** Согласно концепции *моноклимакса*, при определенных климатических условиях любая сукцессия заканчивается одним и тем же климаксным сообществом<sup>1</sup>.

Для Подмосkовья таким сообществом будет дубрава с подлеском из орешника и доминированием осоки волосистой в травяном ярусе.

В реальности же в одной климатической зоне сосуществуют десятки разных сообществ. Дело в том, что для завершения большинства сукцессий требуются сотни и тысячи лет, а в местообитаниях, где накопленные вещества выносятся за пределы экосистемы (водотоки с сильным течением, крутые склоны), сукцессия резко замедляется или вообще останавливается. Кроме того, на сообщество периодически действуют внешние нарушения (пожары, наводнения, вырубka леса), «отбрасывая» его на более ранние стадии сукцессии.

В настоящее время более распространена альтернативная концепция *поликлимакса*, сторонники которой считают, что в одном и том же климатическом поясе возможны разные климаксные сообщества в зависимости от локальных условий.

---

<sup>1</sup> Автором этой концепции был американский ученый Фредерик Клементс (1874–1945), видным продолжателем его идей в России был Станислав Михайлович Разумовский (1929–1983).



Прямое изучение сукцессий затруднено, поскольку они длятся дольше человеческой жизни. Тем ценнее опубликованные недавно результаты 100-летнего мониторинга<sup>1</sup> зарастания освобожденных от ледника территорий на Аляске<sup>2</sup>. За прошедшее время травяные сообщества сменились зарослями кустарника и лесом. Сообщества на близких территориях развиваются по-разному (видовой состав на них зависит в первую очередь от близости к источникам семян), что свидетельствует в пользу концепции поликлиматика.

**Изменения структуры экосистемы.** В ходе сукцессии усложняются межвидовые связи и трофические сети, увеличивается взаимосвязанность компонентов экосистемы. На ранних стадиях сукцессии преобладают мелкоразмерные виды с короткими жизненными циклами и высоким потенциалом размножения, специализированные на быстром захвате освободившегося пространства. Они обычно эффективно расселяются, что позволяет им первыми проникать на свободные участки, но мало способны к конкуренции и длительному удержанию пространства (r-стратегии).

Постепенно в развивающихся сообществах появляются и закрепляются более крупные формы с длительными и сложными циклами развития (K-стратегии). Увеличение числа видов ведет к более полному разделению их экологических ниш, пространственная структура сообщества становится более сложной, антагонизм между видами (конкуренция и эксплуатация) во многом уступает место сотрудничеству (мутуализм, комменсализм).

**Изменения энергетического баланса экосистемы.** Не меньшие преобразования происходят и в энергетическом балансе экосистемы. На первых этапах сукцессии, когда видовой состав сообщества еще беден и пищевые цепи коротки, консументы

---

<sup>1</sup> Так называют регулярные многолетние наблюдения за состоянием экосистем (от англ. monitoring – слежение, наблюдение).

<sup>2</sup> Buma B. et al. A foundation of ecology rediscovered: 100 years of succession on the William S. Cooper plots in Glacier Bay, Alaska // Ecology. 2017. V. 98. I. 6. P. 1513–1523. Популярное изложение С. Лысенкова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/433042](http://elementy.ru/novosti_nauki/433042).

и редуценты потребляют не весь прирост растительной массы. За счет избытка чистой первичной продукции увеличивается биомасса и запасы мертвой неразложившейся органики. На поздних стадиях сукцессии почти весь годовой прирост растительности потребляется гетеротрофами.

С удлинением цепей питания увеличивается эффективность использования поступающей энергии (КПД системы), поскольку то же количество энергии идет на поддержание большего количества биомассы. Изъятие избытка чистой продукции из экосистемы на начальных стадиях сукцессии (вырубка березовой поросли) задерживает сукцессию, но не подрывает равновесие экосистемы. Вмешательство же в климаксные экосистемы, превышающее их самовосстановительные способности (сплошная рубка строевого леса), неминуемо вызывает нарушение естественного равновесия. Таким образом, сообщество не может одновременно быть стабильным и давать большой запас чистой продукции, который можно изымать без вреда для экосистемы.

## §2.6. Пресноводная среда<sup>1</sup>

**Уникальные свойства воды.** Вода обладает рядом уникальных термодинамических свойств, способствующих стабилизации ее температуры (высокая удельная теплоемкость, большая удельная теплота плавления, самая высокая из известных удельная теплота парообразования). Также чрезвычайно важно, что вода имеет максимальную плотность при  $+4^{\circ}\text{C}$ , благодаря чему более или менее глубокие водоемы не промерзают до дна.

**Прозрачность воды.** Различные частицы, взвешенные в воде, лимитируют проникновение в нее света, в связи с чем зона фотосинтеза в водной среде ограничена определенной глубиной. Прозрачность воды обычно измеряют при помощи простейшего



<sup>1</sup> По: Одум, 1986.

прибора – диска Секки<sup>1</sup>. Прибор представляет собой белый диск диаметром около 20 см, который опускают с поверхности (разумеется, параллельно ей) до тех пор, пока он не исчезнет из виду. Соответствующая глубина называется *прозрачностью по диску Секки* и соответствует глубине, до которой доходит около 5% падающего на поверхность солнечного излучения (нижняя граница основной фотосинтетической зоны). Эта глубина может меняться от нескольких сантиметров в очень мутных водоемах до 40 м в прозрачных высокогорных озерах.

Нужно учитывать, что световые лучи с разной длиной волны поглощаются неодинаково: красные исчезают уже недалеко от поверхности, тогда как синие и зеленые проникают значительно глубже. Поэтому-то, например, сменяют друг друга с глубиной зеленые, бурые и красные водоросли<sup>2</sup>. Кроме того, часть падающих на поверхность воды солнечных лучей отражается. Отражение тем сильнее, чем ниже положение солнца, поэтому день под водой короче, чем на суше. Например, летний день у острова Мадейра на глубине 30 м длится 5 ч, а на глубине 40 м – всего 15 минут.

Основная часть взвеси, влияющей на прозрачность воды, приходится на фитопланктон. Специальные исследования показали, что прозрачность воды, оцененная при помощи диска Секки, так же хорошо позволяет оценить биомассу фитопланктона и первичную продукцию океана в целом, как и современные методы спутникового зондирования<sup>3</sup>.

---

<sup>1</sup> Назван по имени придумавшего его в 1865 г. итальянского священника и астронома А. Секки, которому было поручено составить карту прозрачности Средиземного моря для папского флота.

<sup>2</sup> Для того чтобы эффективно фотосинтезировать на разных глубинах, нужно иметь разные пигменты. Например, пигменты глубоководных красных водорослей поглощают доступные на больших глубинах синие и зеленые лучи света (а красные – отражают).

<sup>3</sup> Boyce D. G. et al. Global phytoplankton decline over the past century // Nature. 2010. V. 466. P. 591–596. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431379](http://elementy.ru/novosti_nauki/431379).

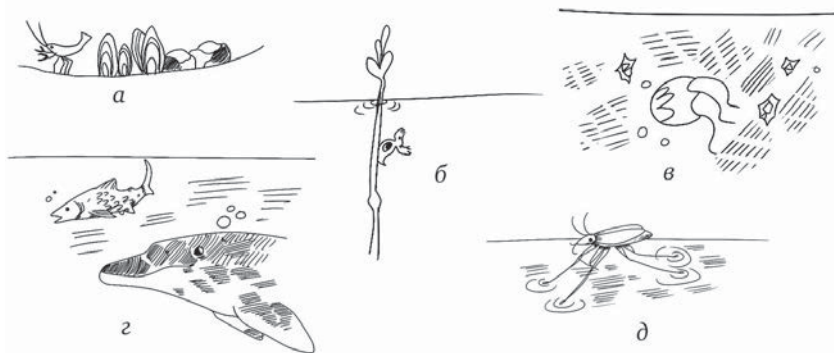
**Водоёмы и водотоки.** *Водоёмами* следует называть только стоячие скопления воды (озеро, пруд, лужа). Они могут быть проточными или непроточными, но никогда не бывают текущими. Водоёмы разделяют на *искусственные*, представляющие собой результат человеческой деятельности (пруд, водохранилище), и *естественные* (озеро). Различают также *временные* водоёмы (лужа) и *постоянные*, существующие в течение многих лет. Экосистемы водоёмов называют *лентическими*. Текучие воды (реки, ручьи) следует называть *водотоками*, они формируют *лотические* экосистемы. Хотя присутствие течений – главная характеристика лотической среды, водоёмы и водотоки различаются в этом отношении не резко. В больших реках течение может быть столь медленным, что по условиям обитания их заводи больше походят на стоячие водоёмы. В озерах же волнение у скалистых берегов создает течения более сильные, чем в некоторых ручьях. Более существенный фактор – большая «открытость» лотических экосистем (то есть более интенсивный обмен веществами и энергией с внешней средой). Дело в том, что площадь контакта воды с сушей в водотоках значительно больше по сравнению с водоёмами. Конечно, в водотоках имеются собственные продуценты, такие как прикрепленные нитчатые зеленые водоросли, водные мхи, некоторые высшие растения (например, рдесты), но этого обычно недостаточно для поддержания большого числа обитающих здесь консументов. Многие из них питаются детритом, смываемым водой или падающим с прибрежной растительности. Водотоки (как и водоёмы) также «экспортируют» энергию на сушу: насекомые, развивающиеся в воде, покидают реки во взрослом состоянии, обитателей рек поедают наземные хищники.

**Температурная стратификация.** Для более или менее глубоких внетропических водоёмов характерна *температурная*



*стратификация* воды. Летом поверхностные воды (*эпилимнион*) нагреваются сильнее, чем придонные (*гиполимнион*), поэтому циркуляция воды происходит только в поверхностном слое. Более плотные холодные придонные воды и воды поверхностного слоя плохо смешиваются, поэтому образуется промежуточная зона с резким температурным градиентом (*термоклин*). Если термоклин расположен ниже глубины проникновения света в количестве, достаточном для фотосинтеза, то запасы кислорода в гиполимнионе истощаются, поскольку там нет зеленых растений и туда не проникает атмосферный кислород. Осенью с наступлением холодной погоды температура воды в эпилимнионе снижается и становится равной температуре воды гиполимниона. Теперь циркуляция происходит во всей толще воды, и кислород вновь попадает на большие глубины (осеннее перемешивание). Когда вода охлаждается до температуры ниже  $+4^{\circ}\text{C}$ , она остается на поверхности и замерзает. Когда лед покрывается снегом, фотосинтез прекращается, и запасы кислорода в озере истощаются. Весной лед тает, поверхностная вода нагревается, становится тяжелее и опускается вниз. Когда температура всей воды достигает  $+4^{\circ}\text{C}$ , происходит весеннее перемешивание. Такие водоемы с двумя сезонными периодами перемешивания воды называются *димиктическими*. В полярных озерах вода никогда не прогревается выше  $+4^{\circ}\text{C}$ , для таких озер характерно одно летнее перемешивание (*холодные мономиктические озера*). В субтропических озерах вода, напротив, никогда не охлаждается ниже  $+4^{\circ}\text{C}$ , в этих озерах наблюдается одно зимнее перемешивание (*теплые мономиктические озера*). В высокогорных экваториальных озерах наблюдаются постоянные резкие перепады температуры, поэтому перемешивание воды происходит более или менее постоянно (*полимиктические озера*). В тропических озерах с близкой к постоянной температурой воды перемешивание почти не выражено (*олигомиктические озера*).

**Экологические группы организмов.** Растения и животные, населяющие пресные воды (как, впрочем, и любое другое местообитание), не располагаются в таксономическом порядке, как в музейной коллекции, поэтому в практических целях удобно классифицировать их по занимаемым ими местообитаниям и по образу жизни. Выделяют следующие основные группы:



- *бентос* (а) – прикрепленные или лежащие на дне организмы, а также организмы, живущие в толще осадков (диатомовые водоросли, черви, моллюски) или ползающие по дну (морские ежи, личинки ручейников);
- *перифитон* (б) – организмы, живущие на побегах высших растений или других предметах в толще воды (бактерии, водоросли, коловратки, мшанки, моллюски);
- *планктон* (в) – плавающие в толще воды организмы, неспособные перемещаться против заметного течения (одноклеточные водоросли, веслоногие ракообразные);
- *нектон* (г) – свободно перемещающиеся в толще воды организмы (млекопитающие, рыбы);
- *нейстон* (д) – организмы, обитающие в зоне поверхностной пленки воды – над или под нею (жуки-вертячки, водомерки, многие бактерии, некоторые брюхоногие моллюски).

**Трофическая структура.** Биомассу и продукцию в водоемах и водотоках обычно рассчитывают не на единицу площади, а на единицу объема, поскольку водные организмы живут в объеме, а не на плоскости. Продуценты в пресноводных экосистемах – это прежде всего фитопланктон, а также *макрофиты* (относительно крупные растения разных таксономических групп, способные расти в воде). Из животных-консументов основную роль играют моллюски, водные насекомые, ракообразные и рыбы. Среди редуцентов бактерии и грибы имеют, вероятно, одинаково важное значение.

**Оценка продуктивности планктона.** Первичная продукция планктона на разных глубинах может быть оценена *методом светлых и темных склянок*. Суть этого метода заключается в следующем. С определенной глубины берут пробу воды с планктоном, разливают ее в две одинаковые склянки (одну прозрачную, другую из темного стекла) и опускают эти склянки на ту же глубину. По истечении суток склянки поднимают и измеряют количество кислорода в каждой из них. В прозрачной склянке кислород расходовался за счет дыхания и накапливался при фотосинтезе, а в темной склянке кислород только расходовался. Таким образом, разность содержания кислорода в темной и прозрачной склянках составляет количество кислорода, образованного при фотосинтезе на единицу объема. Эта величина пропорциональна (с известными коэффициентами) поглощенной в ходе фотосинтеза энергии и образованной за счет этой энергии биомассе, что позволяет оценить общую первичную продукцию за сутки на единицу объема на данной глубине.

**Оценка продуктивности макрофитов.** Продукцию макрофитов за год обычно определяют через их максимальную биомассу (на время окончания цветения) с применением коэффициентов для того, чтобы учесть отмирание частей растений во время вегетационного сезона и потребление их консументами. Этот трудоемкий метод, хоть он и является широко распространенным, имеет свои недостатки. Максимальная биомасса может характеризовать продукцию за год только в том случае, если начальная биомасса незначительна, то есть ежегодный прирост начинается «с нуля», от корня, как, например, у рогоза. Не ясно, как оценивать ежегодный прирост у постоянно вегетирующих растений (например, у элодеи). Потери годовой продукции в виде опада у водных растений весьма значительны (15–20% от общего объема продукции), животные могут выедать 3–90% биомассы. Такие значительные потери первичной продукции не могут быть учтены при ее оценке через максимальную биомассу.

Для правильного сопоставления биомассы и продукции высшей водной растительности необходима постановка специальных опытов или наблюдение за отдельными растениями. Несмотря на все недостатки, прямые методы определения продукции

(через биомассу) в настоящее время считаются наиболее удачными, поскольку изоляция растений от среды обитания (например, при модификации скляночного метода) не позволяет оценить их продукцию в составе сообщества.

**Классификация водоемов.** На основании содержания минеральных веществ и величины первичной продукции выделяют два основных типа водоемов<sup>1</sup>. В воде *олиготрофных водоемов* содержание биогенных веществ невелико<sup>2</sup>, поэтому невысока и первичная продукция. *Эвтрофные водоемы* характеризуются большей первичной продукцией и более высоким содержанием биогенных веществ в воде. Водоемы с промежуточными показателями первичной продукции и содержания биогенных веществ называются *мезотрофными*.

**Олиготрофные водоемы.** Олиготрофные водоемы характеризуются значительной глубиной, высокой прозрачностью и выраженной температурной стратификацией, скудной литоральной растительностью и низкой плотностью популяций планктона, хотя число видов может быть довольно большим. Из-за недостатка света и низкой температуры фотосинтез в гипolimнионе почти не осуществляется, зато там обитают холодолюбивые рыбы, такие как озерная форель и сиг.

Соединения фосфора и азота в олиготрофных водоемах находятся в большом дефиците, поэтому они почти всегда связаны в телах живых организмов и потребляются неоднократно: высвободившиеся из трупов и экскрементов животных минеральные вещества вновь быстро поглощаются продуцентами.

Как правило, олиготрофные водоемы занимают глубокие тектонические впадины, обычно располагаются в горных и в северных областях.

---

<sup>1</sup> Эту классификацию предложил немецкий гидробиолог Август Тинеманн (1882–1960).

<sup>2</sup> Характеристики водоема в основном определяет содержание неорганических соединений азота и в особенности фосфора: Schindler D.W. The dilemma of controlling cultural eutrophication of lakes // Proc. R. Soc. B. 2012. V.279. P.4322–4333. Популярное изложение А.Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431887](http://elementy.ru/novosti_nauki/431887).



Яркий пример олиготрофного водоема – древнее озеро Байкал. Это самое глубокое озеро мира образовалось при движениях земной коры 20–25 миллионов лет назад. В этом озере обитает около 400 видов ракообразных, 98% которых эндемичны (не встречаются нигде более), из 36 видов обитающих в озере рыб эндемичны 26 (72%).

**Эвтрофные водоемы.** Эвтрофные водоемы более мелкие, вода в них лучше перемешивается и прогревается, имеется богатая прибрежная растительность. Высокое содержание органических веществ и высокая средняя плотность популяций планктона приводит к периодическим вспышкам численности фитопланктона («цветение воды»).

Важно понимать, что это явление приводит к обеднению воды кислородом, а не к обогащению, как можно было бы подумать. Огромные массы водорослей с запутавшимися в них пузырьками воздуха всплывают на поверхность воды. Здесь большая часть образующегося при фотосинтезе кислорода выделяется в атмосферу. Кроме того, при разложении погибших водорослей расходуется растворенный в воде кислород, что часто вызывает гибель рыб. Значительная часть фито- и зоопланктона не потребляется и, отмирая, падает на дно, где постепенно разлагается бактериями.

Из-за недостатка кислорода это разложение происходит медленно, поэтому образуются органические осадки, минеральные вещества выводятся из круговорота. Вот почему эвтрофные водоемы во многом зависят от поступления биогенных веществ извне, а их сообщества менее устойчивы по сравнению с сообществами олиготрофных водоемов. Эвтрофные (или мезотрофные) водоемы характерны для средней полосы России с ее равнинной или слабохолмистой местностью и преобладанием рыхлых горных пород (например, озеро Ильмень).

**Особые типы водоемов.** Помимо перечисленных выше, следует упомянуть и два своеобразных типа водоемов. *Соленые озера* располагаются в размывах осадочных пород в областях с засушливым климатом, где количество испаряемой влаги превышает количество выпадающих осадков, что приводит

к увеличению концентрации солей в воде. В этих озерах могут обитать лишь немногие виды, нередко представленные довольно большим числом экземпляров (например, жаброногий рачок *Artemia*). *Подземные озера* обычно располагаются в пещерах. Для этих водоемов характерно полное отсутствие света, отсутствие волнения воды, постоянные низкие температуры. В таких условиях может существовать лишь небольшое число весьма своеобразных видов, таких как слепые животные (например, протей). Фотосинтезирующие растения, естественно, отсутствуют, органика поступает в подземные озера извне (в основном в виде детрита за счет дождевого стока или связи с наземными водоемами).

**Причины и формы эвтрофикации водоемов.** Сукцессия в водоемах почти всегда идет в сторону эвтрофикации, потому что попавшие в водоем фосфаты уходят из него гораздо медленнее, чем поступают<sup>1</sup>. Накопление биогенных веществ в водоемах в естественных условиях происходит медленно (в течение тысячелетий).

Антропогенная эвтрофикация водоемов происходит очень быстро, особенно в результате попадания в водоем удобрений с полей. Быстрое накопление органических веществ, соединений азота и фосфора приводит к обильному размножению планктонных синезеленых водорослей («цветению воды» со всеми его последствиями). Борьба с антропогенной эвтрофикацией можно, сажая на берегах леса, контролируя использование удобрений и регулируя сток с полей или вселяя в водоем те или иные виды, которые изменят работу экосистемы (например, рыб-фитофагов).

---

<sup>1</sup> Соединения фосфора покидают водоем только с выловленной рыбой, вылетевшими личинками насекомых и т.п., поскольку этот элемент в природе почти не образует летучих соединений. Летучие соединения фосфора (например, фосфин) содержатся в атмосфере в ничтожных количествах.

## §2.7. Основные типы наземных экосистем<sup>1</sup>

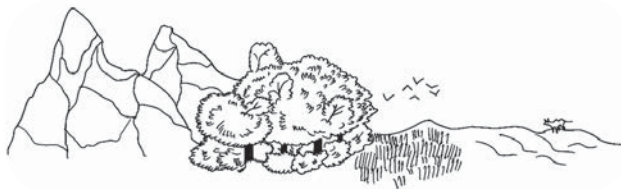


**Травяные биомы и дождевые тропические леса как пример.** В этом параграфе на примере далеко не полного описания двух типов экосистем (травяных биомов и дождевых тропических лесов) будет показана сложность организации реальных экосистем, а также возмож-

ное разнообразие их основных принципов функционирования. Сколь-нибудь подробная характеристика даже основных типов наземных экосистем выходит за рамки этого пособия.

**Роль фитофагов в травяных биомах.** Биомы с доминированием трав (преимущественно злаков) в растительном покрове (например, степи и саванны) широко распространены на всем земном шаре.

Травяные биомы характеризуются чрезвычайно быстрым оборотом веществ при высокой продуктивности. В этом отношении они отличаются не только от других безлесных экосистем (например, тундры и пустыни), но и от нестабильных травяных сообществ, в которых основной запас органики сосредоточен в мертвой массе травяной подстилки. Следствием очень полной переработки биомассы является и высокое плодородие почв (особенно показательны в этом отношении степи). Главные первичные консументы в современных травяных биомах – травоядные млекопитающие (особенно копытные и грызуны) и насекомые (саранчовые, термиты, отчасти гусеницы). Относительная роль различных групп фитофагов в разных регионах и в различные сезоны года различна. Весь их комплекс



<sup>1</sup> По: Жерихин, 2003.

выступает как единый функциональный блок, достаточно мощный, чтобы вернуть в оборот экосистемы значительную часть накопленного продуцентами вещества, и достаточно гибкий, чтобы в широких пределах компенсировать колебания объема первичной продукции.

Потребление продукции надземных частей растений в травяных биомах намного выше, чем в любых других сообществах с многоклеточными продуцентами. В среднем на суше консументы потребляют около 10% первичной продукции в год, в травяных экосистемах эта цифра достигает 60%. Многие фитофаги поглощают не только биомассу растительности, но и мертвую ветошь. Существенно и механическое разрушение ветоши копытными.

**Коэволюция фитофагов и травы.** Интенсивность потребления растений первичными консументами достигается благодаря своеобразию их отношений с основными продуцентами. Это, как правило, злаки, почти лишенные специальной механической (кроме повышенной жесткости тканей) или химической защиты от фитофагов. Поэтому спектр питания фитофагов широк, они часто обладают наименее специализированным способом питания (обгрызание наземных частей). Поскольку питательная ценность зеленых тканей невысока, фитофаги вынуждены потреблять их в большом количестве.

Эволюция растений в таких сообществах направлена на адаптацию к регулярному объеданию вегетативных органов. У злаков она осуществляется через уменьшение риска гибели (базальная меристема, развитие корневища) и компенсацию потерь фотосинтезирующей поверхности. Злаки реагируют ускоренным отращиванием на любое неспецифичное повреждение надземных частей (например, на искусственное подстригание). Кроме того, этот процесс дополнительно стимулируется более специфичными факторами: так, роль ростового стимулятора может играть слюна травоядных.

**Без копрофагов не обойтись.** Из-за больших объемов потребляемого малопитательного корма фитофаги выделяют огромные количества экскрементов. Поэтому в травяных биомах сформировался уникальный по видовому богатству и по сложной нишевой структуре комплекс *копрофагов* (поедателей экскрементов).

При дефиците копрофагов накопление экскрементов останавливает возобновление трав и приводит к огромным потерям азота (за счет ухода его летучих соединений в атмосферу), что резко снижает продуктивность экосистемы. При наличии достаточно эффективного комплекса копрофагов до 90% всей массы экскрементов изымается ими в течение недели, а потери азота снижаются с 80% до 5–15%.

Ситуация в Австралии демонстрирует важность копрофагов для травяных биомов<sup>1</sup>. На этом континенте до заселения европейцами самыми крупными растительноядными животными были кенгуру, но за последнее время численность коров выросла с семи особей (завезенных в 1788 году первыми колонистами из Великобритании) до 300 миллионов голов. Местные копрофаги не могли справиться с коровьим пометом, и потеря пастбищ, покрытых навозом, нанесла огромный ущерб сельскому хозяйству. Вдобавок жители континента стали страдать от местных видов мух, откладывающих свои яйца в коровьи лепешки. Для решения проблемы утилизации навоза в 1963 году было принято решение об интродукции в Австралию африканских жуков-копрофагов, что увенчалось успехом в некоторых районах.

**Ключевые характеристики тропических лесов.** Дождевые тропические леса (ДТЛ) – ландшафтообразующий тип сообществ в зоне влажного несезонного климата со среднегодовой температурой +22–28° С (или средней температурой самого холодного месяца не ниже +18° С), годовой суммой осадков не менее 1500 мм и относительной влажностью воздуха не менее 50%. Потенциальная площадь ДТЛ в современную эпоху оценивается в 17 миллионов км<sup>2</sup> (около 10% площади суши), реальная же площадь значительно меньше и постоянно сокращается под воздействием человека.

Исключительно высокое видовое разнообразие – одна из наиболее характерных особенностей ДТЛ. Его следствие – удивительная сложность структуры сообществ. Замечательно, что

---

<sup>1</sup> Бигон и др., 1989.

столь сложная система функционирует в условиях исключительной бедности почв. Эта система поддерживается за счет специфического высокоэффективного круговорота веществ, при котором биогенные элементы концентрируются в биомассе, прежде всего в долгоживущих тканях стволов, ветвей и корней. С этим, в частности, связана такая известная особенность ДТЛ, как гигантизм деревьев. Таким образом, бедность почв в зоне ДТЛ есть скорее следствие специфического круговорота веществ, чем исходная особенность субстрата<sup>1</sup>.

Другая важная особенность функционирования ДТЛ – явное преобладание детритных цепей питания. Особенно эффективно мертвое вещество потребляется в дождевой сезон, когда риск потери биогенных веществ за счет их вымывания максимален. Даже древесина более чем наполовину перерабатывается в свежем состоянии, что явно связано с ее ролью основного депо необходимых для жизнедеятельности веществ. Эффективности круговорота веществ также способствуют быстрый перехват высвобождающихся биогенов корнями (большую роль в этом играет широкое распространение микоризы), эффективная азотфиксация и быстрая смена листьев. Существенно и то, что корневая система (благодаря обилию эпифитов) и азотфиксаторы (среди которых много водорослей и лишайников) не ограничены почвой, а равномерно распределены и в надземных ярусах.

## §2.8. Антропогенные сообщества<sup>2</sup>

**Агроценоз.** Сообщества, которые возникают на землях сельскохозяйственного пользования, называют *агроценозами*. Они отличаются от природных сообществ, во-первых, пониженным видовым разнообразием и, во-вторых, слабой способностью



<sup>1</sup> Это отражение общей закономерности: доля необходимых для жизнедеятельности веществ в составе биомассы возрастает от полюсов к экватору. В северных регионах процессы разложения идут очень медленно, и эти вещества накапливаются в мертвой органике.

<sup>2</sup> По: Чернова и др., 2003, Небел, 1993.

главного члена этих сообществ – культурных растений – противостоять конкурентам и вредителям. Культурные виды так сильно изменены селекцией в пользу человека, что без его поддержки не могут выдержать борьбу за существование.

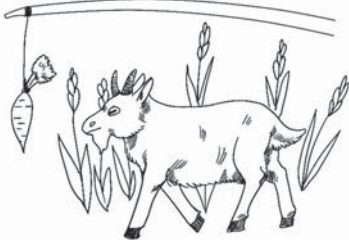
При интенсивном землепользовании требуемая скорость прироста биомассы такова, что солнечной энергии на ее производство уже не хватает. Агроценозы поддерживаются человеком посредством больших затрат энергии (мускульной энергии людей и животных, энергии ископаемого топлива, сжигаемого в двигателях сельскохозяйственных машин и т. п.). В настоящее время сельскохозяйственными землями занято более 30% суши, и деятельность людей по поддержанию этих систем превращается в глобальный экологический фактор.

**Агроценоз состоит не только из «нужных» видов.** С хозяйственной точки зрения идеальная пищевая цепь должна была бы состоять всего из нескольких звеньев: растение – человек/домашние животные или домашние животные – человек. В реальности такая система не может существовать из-за своей крайней неустойчивости. На полях после вспашки целины быстро формируются разнообразные сообщества из видов, способных выжить в условиях постоянного антропогенного пресса.

Например, на пшеничных полях средней полосы Европы обнаруживается в среднем около 300 видов одних только членистоногих. Кроме них, здесь обитают грызуны, птицы, грибы, бактерии, «сорные» растения.

**Методы борьбы с «вредителями».** При борьбе человека с «сорняками» и вредителями культурных растений посредством искусственно синтезированных химических веществ (*гербицидов* и *пестицидов* соответственно) возникает так называемый *эффект бумеранга*. Большинство пестицидов обладают неизби-

рательным действием и подавляют не только те виды, против которых применяются, но и их паразитов и хищников. Последние занимают более высокие уровни в цепях питания и поэтому более чувствительны к ядам, чем те виды, которыми они питаются, из-за



накопления токсических веществ в трофических цепях. Оставшаяся часть вредителей, освобожденная от естественных «регуляторов», дает новую, еще большую вспышку численности.

Например, во Франции пришлось уничтожить более одного миллиона гектаров виноградников в результате катастрофического размножения корневой гни – филлоксеры.

Поскольку при современных масштабах сельского хозяйства обойтись без пестицидов невозможно, сейчас используют пестициды нового поколения. Они обладают высокой избирательностью (действуют только на одну небольшую группу живых организмов) и малой стойкостью (распадаются на безвредные соединения в течение нескольких дней или недель, слабо накапливаясь в пищевых цепях).

В качестве альтернативы применению пестицидов существуют несколько *биологических методов* борьбы с вредителями (с использованием природных факторов). Эти методы направлены на поддержание численности вредителей ниже опасного для сельского хозяйства уровня, а не на их полное уничтожение. Для избирательного подавления численности вредителей используются их *естественные «враги»* (паразитические насекомые, хищные птицы, бактерии).

Например, в Австралии интродукция бабочки кактусовой огневки, питающейся мякотью кактусов, позволила справиться с распространением кактуса опунции, делавшим непригодными для сельскохозяйственной обработки огромные территории.

Создаются *устойчивые к вредителям сорта* сельскохозяйственных растений и животных (как путем традиционной селекции, так и при помощи генной инженерии). *Метод стерильных самцов* предполагает массовое внедрение в природную популяцию бесплодных мужских особей, выращенных в лаборатории.

Например, самки мясной мухи (опасного паразита скота) спариваются один раз в жизни, а потом погибают. При спаривании самки со стерильным самцом потомства у нее не будет. После рассеивания с самолета



огромных количеств куколок стерильных самцов мясная муха была почти уничтожена на юго-западе США.

В борьбе с насекомыми также используются их *феромоны* (вещества, выделяемые во внешнюю среду для привлечения других особей своего вида) и *гормоны*, синтезированные в лабораториях.

Например, если опрыскивать гусениц ювенильным гормоном, то они не окукливаются (для этого содержание ювенильного гормона должно понизиться), достигают аномально крупных размеров и погибают. При помощи искусственно синтезированных половых аттрактантов самок можно привлекать самцов в специальные ловушки.

Необходимо учитывать также, что при невысокой численности «сорняки» приносят немалую пользу на полях. К примеру, они накапливают неусвоенные культурными растениями элементы питания, сохраняют их от вымывания, а потом, разлагаясь, удобряют почву.

**У агроценозов есть много недостатков.** Как мы уже обсуждали выше, устойчивую регуляцию численности отдельных видов может осуществить только сложное сообщество. Другая причина неустойчивости агроценозов связана с нарушением круговорота веществ из-за постоянного изъятия урожая человеком. Известно, что почва на полях и огородах быстро истощается, если люди не возвращают в нее биогенные элементы в виде минеральных или органических удобрений.

**Есть выход – агроэкосистема.** Всех вышеперечисленных проблем агроценозов можно избежать, создавая *агроэкосистемы* – спланированные человеком территории, на которых сбалансированы получение сельскохозяйственной продукции и возврат ее составляющих на поля. В правильно спланированные агроэкосистемы, кроме пашен, входят пастбища или луга и животноводческие комплексы. Элементы питания растений, изъятые с полей вместе с урожаем, возвращаются вместе с органическими и минеральными удобрениями. Высокое видовое разнообразие поддерживается за счет специального планирования ландшафта: чередования полей, перелесков, водоемов, а также правильной смены сельскохозяйственных культур во времени и пространстве.

**Агроэкосистемы – трудно достижимый идеал.** Как следует из закономерностей рассмотренных выше сукцессионных процессов в естественных экосистемах, условия, которым в идеале должны соответствовать агроценозы – высокая продуктивность и стабильность – с экологической точки зрения несовместимы. Все агроценозы искусственно поддерживаются на ранних стадиях сукцессии, при которых величина чистой первичной продукции максимальна. Такие сообщества неустойчивы, не способны к самовозобновлению и самоподдержанию.

Все усилия по созданию высокой чистой продукции отдельных культур для потребления человеком требует больших затрат энергии. Таким образом, наиболее передовое направление современного сельского хозяйства – максимальное следование законам экологии в сельскохозяйственной практике. Как писал один из основоположников фундаментальной экологии Ч.Элтон: «Если дикая природа отступает, мы должны научиться передавать часть ее стойкости и богатства ландшафтам тех земель, с которых мы снимаем урожай».

Надо сказать, что такая стратегия несомненно выгодна в глобальном масштабе, в целях сохранения биосферы для наших потомков, но, как правило, невыгодна для отдельных сельских хозяйств. Устойчивое природопользование часто удорожает сельскохозяйственную продукцию, требует значительных государственных дотаций и больших (зачастую недоступных) площадей и поэтому, вероятно, не получит в обозримом будущем широкого распространения.

Известны и случаи успешного использования агроэкосистем, которое приносит выгоду их владельцам<sup>1</sup>. Например, в Юго-Восточной Азии в сильно обводненных рисовых чеках водятся мелкие карповые рыбы. Они не только идут в пищу людям, но и уничтожают вредителей (это позволяет использовать меньше пестицидов) и выедают водоросли, конкурирующие с рисом за минеральные вещества.

---

<sup>1</sup> Xie J. et al. Ecological mechanisms underlying the sustainability of the agricultural heritage rice–fish coculture system // PNAS. 2011. V. 108, № 50, E1381–E1387. Популярное изложение Е. Наймарк: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431713](http://elementy.ru/novosti_nauki/431713).

# Глава 3

## Экология биосферы



### §3.1. Биосфера<sup>1</sup>

**Границы биосферы.** Взаимосвязанность разных сообществ, обмен между ними веществом и энергией позволяет рассматривать все живые организмы

Земли и их среду обитания как одну глобальную экосистему – биосферу<sup>2</sup>. Биосфера – это та часть земных оболочек (лито-, гидро- и атмосферы), которая на протяжении геологической истории подвергалась влиянию живых организмов и несет следы их жизнедеятельности. В последнее время этот термин часто используют в более узком смысле, под биосферой понимают те области, где жизнь существует ныне.

Вглубь Земли живые организмы проникают на небольшое расстояние. В литосфере распространение жизни ограничено прежде всего температурой горных пород и подземных вод, которая на глубине 1,5–15 км уже превышает 100° С. Толща земной коры заселена микроорганизмами вплоть до глубины 6–7 км или даже более. В океане жизнь встречается даже на дне океанических впадин на глубине 10–11 км. Верхняя граница жизни в атмосфере определяется нарастающей с высотой интенсивностью ультрафиолетового излучения. На высоте 25–27 км большую часть ультрафиолетового излучения Солнца поглощает находящийся здесь озоновый слой<sup>3</sup>. Почти все живое, находящееся

---

<sup>1</sup> По: Чернова, Былова, 1988, Общая биология..., 1993.

<sup>2</sup> Этот термин в своем современном значении получил широкое распространение после выхода работ Владимира Ивановича Вернадского в 20-х годах 20 века, хотя появился значительно раньше.

<sup>3</sup> Разумеется, молекулы озона присутствуют во всей толще атмосферы, но в пределах озонового слоя их концентрация максимальна.

выше этого защитного слоя, погибает. Споры бактерий и грибов обнаруживают до высоты 20–22 км.

**Жизнь обладает достаточным запасом прочности.** Живые организмы могут существовать в чрезвычайно широком диапазоне условий среды. Некоторые формы жизни в состоянии покоя переносят температуры от близких к абсолютному нулю до +180 °С. Наряду с этим распространение жизни в биосфере отличается крайней неравномерностью. Биомасса сравнительно невелика в пустынях, тундрах, высоко в горах, тогда как на других участках биосферы живые существа крайне обильны и разнообразны. Наиболее высока концентрация живых организмов на границах сред – в почве (на границе атмосферы и литосферы), на литорали (на границе всех трех сред).

**Парниковый эффект.** Условия жизни на Земле во многом определяются *парниковым эффектом*, который состоит в следующем. Некоторые атмосферные газы (в основном углекислый газ, пары воды, метан) поглощают инфракрасные лучи Солнца, нагревая атмосферу. Кроме того, эти газы частично задерживают «тепловое» (инфракрасное) излучение, исходящее от поверхности Земли. Таким образом, средняя температура на Земле повышается, поскольку планета уподобляется гигантской теплице, где роль стекла выполняет слой атмосферных газов. Вопреки распространенному мнению, парниковый эффект – не результат деятельности человечества, а совершенно естественное явление. Подсчитано, что если бы парниковый эффект отсутствовал, то средняя температура на поверхности Земли была бы примерно на 40 °С ниже, чем есть на самом деле. Кроме того, парниковый эффект смягчает суточные колебания температуры. Однако человечество придает парниковому эффекту опасный характер, чрезмерно его усиливая.

За XX век концентрация углекислого газа в атмосфере за счет промышленных выбросов выросла более чем на 25%, а метана – больше чем вдвое. Это сопровождалось глобальным повышением температуры примерно на 0,5 °С.

Полагают, что в ближайшие 40 лет средняя температура на Земле может вырасти на несколько градусов, в результате чего

уровень Мирового океана повысится на 0,5–1,5 м. Это приведет к затоплению многих густонаселенных прибрежных районов.

В Арктике в последние десятилетия температура повышается в среднем на 1°C за 5 лет. В результате чего многолетние льды интенсивно тают<sup>1</sup>, а тундра зарастает кустарниками<sup>2</sup>. Эти процессы приводят к перестройке экосистем и дальнейшим изменениям климата.

Глобальное потепление по-разному влияет на состояние популяций. Например, засуха в Западной Африке приводит к более позднему отлету луговых луней, зимующих в этом регионе, на гнездование в Европу, так как из-за недостатка корма им требуется больше времени для подготовки к длительному путешествию. Прилетают луни на места гнездования тоже позже, пропуская оптимальные для себя условия, что может негативно сказываться на успехе размножения<sup>3</sup>. Сходные проблемы испытывают и другие перелетные птицы<sup>4</sup>.

Увеличение концентрации углекислого газа не только усиливает парниковый эффект со всеми отрицательными последствиями этого, но и приводит к увеличению листового покрытия и, следовательно, росту общей продуктивности наземной растительности<sup>5</sup>.

---

<sup>1</sup> Schiermeier Q. Ice loss shifts Arctic cycles // *Nature*. 2012. V.489. P.185–186. Популярное изложение А.Гилярова: [https://elementy.ru/novosti\\_nauki/431896](https://elementy.ru/novosti_nauki/431896).

<sup>2</sup> Tape K. et al. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic // *Global Change Biology*. 2006. V. 12. P.686–702.

<sup>3</sup> Schlaich A.E. et al. How individual Montagu's Harriers cope with Moreau's paradox during the Sahelian winter // *Journal of Animal Ecology*. 2016. V. 85. P. 1491–1501. Популярное изложение А.Опаева [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/432872](http://elementy.ru/novosti_nauki/432872).

<sup>4</sup> Saino N. et al. Climate warming, ecological mismatch at arrival and population decline in migratory birds // *Proc. R. Soc. B*. 2011. V.278. P.835–842. Популярное изложение А.Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431520](http://elementy.ru/novosti_nauki/431520).

<sup>5</sup> Zhu Z. et al. Greening of the Earth and its drivers // *Nature Climate Change*. 2016. V.6. P.791–795. Популярное изложение А.Маркова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/432747](http://elementy.ru/novosti_nauki/432747).

**Альbedo.** Отношение отраженной солнечной радиации к общей падающей радиации называется *альbedo*. Чем больше солнечных лучей отражается, тем выше альbedo (тем белее кажется нам поверхность). Наибольшее альbedo у льда и снега, наименьшее – у почвы, камней, листвы. С этим связана важная черта климата, включающая положительную обратную связь. Понижение температуры воздуха обуславливает выпадение снега, а при образовании снежного покрова наступает еще большее похолодание, так как из-за увеличения альbedo земля нагревается меньше. Сходный механизм обуславливает прогрессирующее таяние арктических льдов в ходе глобального потепления. Уменьшение площади ледников вызывает дальнейшее потепление, поскольку отражение солнечной энергии уменьшается из-за снижения альbedo.

Из-за сильного сокращения поверхности арктических льдов в последние десятилетия меняется привычная среда обитания многих видов северных животных. Например, на Шпицбергене белые медведи стали больше времени проводить на суше, поскольку охотиться на их основную добычу – нерп – стало труднее (теперь медведям сложнее незаметно подобраться к жертве, прячась за льдинами и торосами, и приходится переплывать полыньи)<sup>1</sup>. В результате медведи стали больше кормиться у птичьих колоний. Изменившееся подобным образом поведение белых медведей приводит к росту числа конфликтов с человеком (в частности, изголодавшиеся животные посещают помойки в населенных пунктах).

**«Гипотеза Геи»:** биосфера способна к саморегуляции. Британский физик Джеймс Лавлок сформулировал концепцию, согласно которой сами живые организмы создали и поддерживают более или менее постоянные и благоприятные для жизни

---

<sup>1</sup> Hamilton C.D. et al. An Arctic predator-prey system in flux: climate change impacts on coastal space use by polar bears and ringed seals // Journal of Animal Ecology. 2017. V. 86. P. 1054–1064. Популярное изложение А. Опаева: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/433115](http://elementy.ru/novosti_nauki/433115).

условия<sup>1</sup>. Сам Дж. Лавлок назвал эту концепцию *гипотезой Геи* (по имени древнегреческой богини Земли). В качестве подтверждения гипотезы Геи можно привести то обстоятельство, что условия жизни на Земле принципиально не изменились за последние три миллиарда лет, хотя Солнце стало излучать на 25% больше энергии (глобальная температура не выросла из-за снижения концентрации парниковых газов в геологическом масштабе времени). Гипотеза Геи подчеркивает сходство биосферы с отдельно взятым живым организмом, способным поддерживать равновесие внутренних процессов.

Удачная модель Дж. Лавлока – *Планета Маргариток*. Эта модель демонстрирует механизм поддержания равновесия в изначально приспособленной к этой системе. Представим себе, что на некоторой планете растут только черные и белые маргаритки, причем белые размножаются при более высокой температуре, чем черные. В этом случае в условиях, например, высокой солнечной активности увеличится численность белых маргариток и, тем самым, альбедо, что будет препятствовать повышению температуры. Таким образом, вне зависимости от яркости солнечного излучения на планете будет поддерживаться более или менее постоянная температура: высокое альбедо белых маргариток будет компенсировать возрастающую солнечную активность.

---

<sup>1</sup> Независимо от Д. Лавлока отечественные ученые сформулировали и обосновали аналогичную теорию «Биотической регуляции окружающей среды». Во многом благодаря трудам наших ученых в настоящее время представления о «саморегуляции биосферы» далеко вышли за рамки «гипотезы» и становятся одной из основополагающих научных концепций. В наиболее сжатом и популярном виде рассматриваемая концепция представлена в следующей публикации: Данилов-Данильян В. И., Лосев К. С., Рейф И. Е. Перед главным вызовом цивилизации: Взгляд из России. – М.: ИНФРА-М, 2005. – 224 с.

## §3.2. Пути вещества и энергии в биосфере<sup>1</sup>

**Биогеохимические циклы.** Для биосферы, как и для любой другой экосистемы, характерен круговорот веществ. Поскольку биосфера – одна из немногих естественных экосистем с относительно четкими границами, в ней мы можем наблюдать «идеальный» круговорот веществ, при котором отсутствует приток веществ извне<sup>2</sup> и их потеря (выход в окружающую среду). Химические элементы, необходимые для существования жизни на Земле и входящие в состав живых организмов, называются *биогенными*. Биогенные элементы (наряду с прочими) циркулируют в биосфере, проходя сквозь тела живых организмов и вновь возвращаясь во внешнюю среду. Такие круговороты биогенных элементов называют *биогеохимическими циклами*.



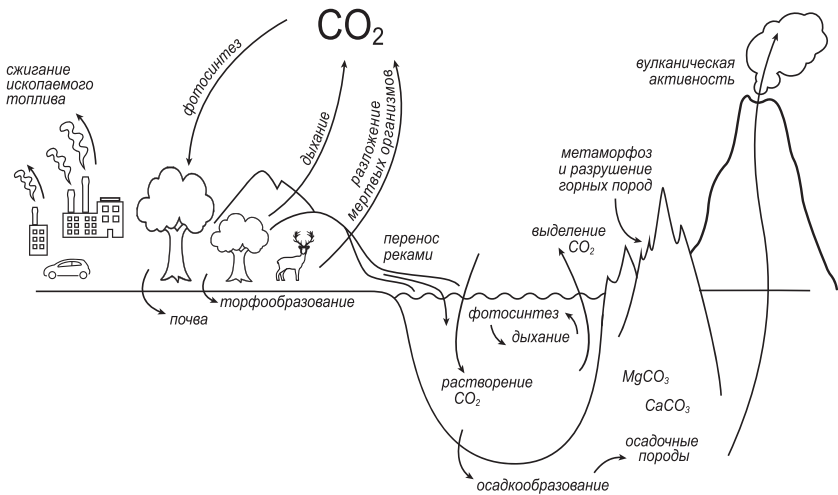
При описании круговоротов веществ не следует представлять себе миграцию всех атомов данного элемента строго по одному пути, подобно движению трамвая по кольцевому маршруту. Если уж использовать «трамвайную аналогию», то лучше представлять себе целый набор связанных между собою маршрутов: среди них есть короткие – их трамваи проходят быстро, есть длинные, требующие большего времени, а есть

---

<sup>1</sup> По: Общая биология..., 1993. Очень подробное изложение современных представлений о биогеохимических циклах можно найти в: Гиляров, 2016.

<sup>2</sup> Если не принимать во внимание поступающие в биосферу космические вещества (например, в виде метеоритов), количество которых ничтожно по сравнению с количеством вещества биосферы, а также поступление веществ из магмы (например, в ходе вулканической активности), которое имеет гораздо большие масштабы.





**Рис.14.** Круговорот углерода в биосфере

такие, что ведут в депо, где трамваи могут застрять надолго<sup>1</sup>.

Биологические процессы (накопление веществ организмами, синтез и разложение органики, биологическое окисление и восстановление) в биогеохимических циклах тесно связаны с различными абиотическими процессами (перенос веществ токами воздуха, реками, океаническими течениями, идущие без участия живых организмов химические реакции).

**Круговорот углерода.** Небольшие (в масштабе биосферы) количества углерода содержатся в атмосфере в виде углекислого газа ( $\text{CO}_2$ ) – его концентрация в атмосфере около 0,03%<sup>2</sup> (рис. 14). Углекислый газ ассимилируется наземными растениями в ходе фотосинтеза и включается в состав органических веществ, которые затем частично потребляются животными. В процессе дыхания живых организмов углерод возвращается в атмосферу в виде двуокиси. Эти два процесса (дыхание и фотосинтез) почти

<sup>1</sup> Цит. по: Гиляров, 2016.

<sup>2</sup> Концентрация  $\text{CO}_2$  в атмосфере за последние 250 лет возросла более чем на 40%: с 0,28 до 0,4‰ (Гиляров, 2016).

полностью уравновешены: лишь около 1% углерода, усвоенного растениями, откладывается в виде торфа, избегая разложения бактериями.

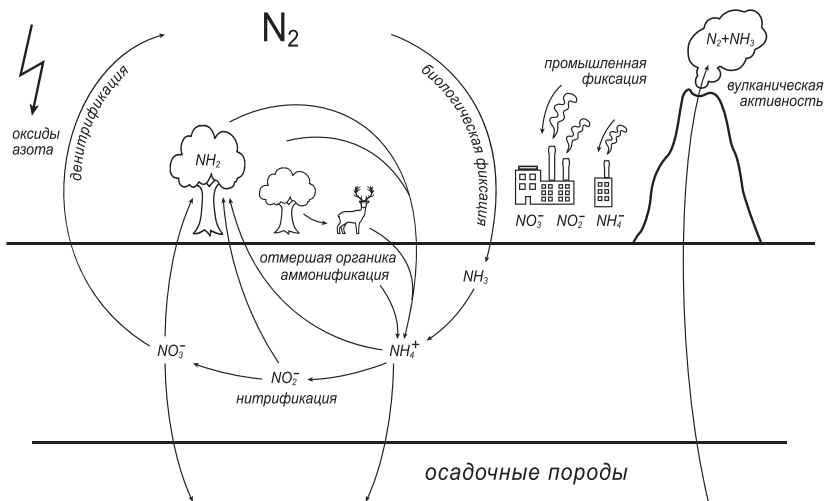
Гораздо большее количество углерода по сравнению с атмосферой содержится в растворенном виде в морях и океанах (в виде углекислого газа и ионов угольной кислоты  $\text{HCO}_3^-$  и  $\text{CO}_3^{2-}$ ). Этот углерод ассимилируется в процессе фотосинтеза так же, как и на суше. Часть растворенного углерода накапливается в известковых скелетах беспозвоночных (состоящих в основном из  $\text{CaCO}_3$ ), а также откладывается в виде малорастворимых карбонатных пород ( $2\text{HCO}_3^- + \text{Ca}^{2+} \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ ). Львиная доля углерода содержится в осадочных горных породах – сланцах (в виде ископаемых растительных остатков) и карбонатах (в виде  $\text{MgCO}_3$  и  $\text{CaCO}_3$ ). В ходе магматического разложения карбонатов при вулканической активности происходит выделение углекислого газа в атмосферу ( $\text{CaCO}_3 + \text{SiO}_2 \rightarrow \text{CaSiO}_3 + \text{CO}_2$ ). При разрушении и метаморфизме осадочных пород углекислый газ, напротив, изымается из атмосферы:

- $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{CaCO}_3 \rightarrow 2\text{HCO}_3^- + \text{Ca}^{2+}$  (разрушение карбонатных пород);
- $2\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{CaSiO}_3 \rightarrow 2\text{HCO}_3^- + \text{SiO}_2 + \text{Ca}^{2+}$  (разрушение силикатных пород);
- $\text{CO}_2 + \text{CaSiO}_3 \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{SiO}_2$  (преобразование силикатов в карбонаты).

В последнее время возросло поступление углерода в атмосферу вследствие деятельности человека. Ежегодно в атмосферу поступает около 8 млрд т углерода при сжигании ископаемого топлива<sup>1</sup>. В результате содержание углекислого газа в атмосфере постоянно возрастает, что может привести к самым серьезным

---

<sup>1</sup> По состоянию на 2013 год. Еще 30 лет назад эта цифра составляла около 5 млрд тонн. Таким образом, объемы поступающего в атмосферу углерода вследствие антропогенной деятельности продолжают расти. Часть поступающего в атмосферу углерода связывается в водах Мирового океана и при фотосинтезе в наземных экосистемах, поэтому содержание углерода в атмосфере возрастает не так сильно, как его эмиссия (примерно на 4 млрд т ежегодно).



**Рис. 15.** Круговорот азота в биосфере

последствиям для биосферы из-за усиления парникового эффекта.

**Круговорот азота.** В атмосфере содержится огромный запас азота (этот газ составляет почти 80% количества вещества в атмосфере). Однако атмосферный азот ( $N_2$ ) не может быть усвоен большинством живых организмов, поскольку для того, чтобы разорвать тройную связь между атомами азота в молекуле, нужно затратить очень много энергии<sup>1</sup>. В биотический круговорот азот из атмосферы вовлекается в основном благодаря биологической фиксации<sup>2</sup> (рис. 15), а в последнее время и в результате промышленной фиксации (производства азотных удобрений человеком). Биологическая фиксация азота производится некоторыми прокариотами с затратами энергии. При этом азот переходит в состав молекулы аммиака ( $NH_3$ ), которая при взаимодействии

<sup>1</sup> Достаточно сказать, что при промышленном связывании  $N_2$  воздух и водород приходится пропускать над катализатором при температуре около  $500^\circ C$  и давлении в несколько сот атмосфер.

<sup>2</sup> А также при разрядах молний во время грозы (при этом образуются окислы азота).

с водой дает ион аммония ( $\text{NH}_4^+$ ). В такой форме азот уже может усваиваться растениями, при этом он включается в состав органических молекул в виде аминогрупп ( $\text{NH}_2^-$ ), животные получают азот из съеденных ими растений<sup>1</sup>. Большая часть азота из иона аммония переходит в нитрит-ионы ( $\text{NH}_4^+ + 2\text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2^- + 2\text{H}_2\text{O}$ ), а затем в нитрат-ионы ( $2\text{NO}_2^- + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{NO}_3^-$ ). Этот процесс называется *нитрификацией* и осуществляется за счет деятельности бактерий, получающих при этом энергию. Именно в форме нитрат-ионов основная часть азота усваивается растениями. Сложные органические соединения из тел мертвых организмов, содержащие азот, а также продукты экскреции животных, например, мочевина ( $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ ), вновь превращаются в аммиак, становясь доступными для растений, благодаря деятельности аммонифицирующих бактерий. В атмосферу азот возвращается вследствие *денитрификации* ( $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$ ), которая также осуществляется при участии бактерий. Часть азота откладывается в осадочных породах, что компенсируется поступлением азота в атмосферу с вулканическими газами.

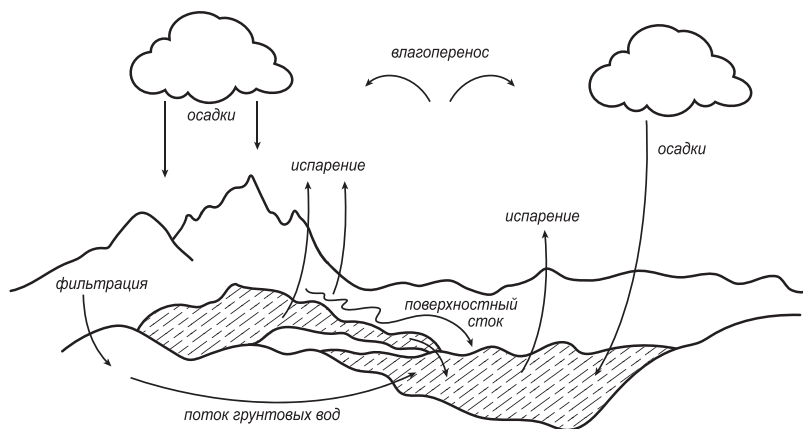
В океане около трети молекулярного азота образуется не путем денитрификации, а при анаэробном окислении аммония<sup>2</sup>, когда окислителем выступает не кислород, а азот нитрита:  $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$ .

**Круговорот воды.** Этот процесс осуществляется в основном непосредственно за счет солнечной энергии (рис. 16), однако живые организмы оказывают на него важное регулирующее воздействие. Наличие круговорота основано на том, что с поверхности

---

<sup>1</sup> Существуют и другие способы получения азота животными и растениями. Например, насекомоядные растения усваивают соединения азота и даже молекулярный азот из тел пойманных ими насекомых (Ellison A. M., Gotelli N. J. Energetics and the evolution of carnivorous plants – Darwin's 'most wonderful plants in the world' // Journal of Experimental Botany. 2009. V.60. P. 19–42), а термиты получают соединения азота от симбиотических азотфиксирующих бактерий, обитающих у них в кишечнике.

<sup>2</sup> Ward B.B. How Nitrogen Is Lost // Science. 2013. V.341. P.352–353. Популярное изложение А.М.Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/432072](http://elementy.ru/novosti_nauki/432072).



**Рис. 16.** Круговорот воды в биосфере

океанов испаряется больше воды, чем выпадает над ними в виде осадков. «Лишняя» испарившаяся вода переносится в виде пара, капелек воды и кристалликов льда с атмосферными потоками, выпадает в виде осадков над сушей и поступает обратно в океаны с поверхностным стоком и через грунтовые воды. Львиная доля воды содержится в океанах (97,5%), остальные 2,5% приходятся на грунтовые воды, снеговые шапки и ледники. Доступная для живых организмов вода (пресные водоемы и водотоки, болота, почвенная и атмосферная влага) составляет всего 0,01% от ее общего количества на Земле. Большая часть воды испаряется с поверхности суши растениями. Растения уменьшают поверхностный сток и тем самым препятствуют эрозии почвы. Незначительная часть воды, проходящей сквозь тела растений, разлагается ими в результате фотолиза (одного из этапов фотосинтеза) на кислород, выделяемый в атмосферу, и водород, включаемый в состав синтезируемой органики.

**Круговорот кислорода.** Почти весь кислород в атмосфере (его концентрация составляет около 21%) – это результат фотосинтетической активности растений, цианобактерий и других фотоавтотрофов. Единственный абиогенный источник поступления незначительных количеств свободного кислорода – фотодиссоциация молекул воды в верхних слоях атмосферы.

Выделенный растениями кислород вновь используется на окисление углерода при минерализации органического вещества и дыхании организмов.

**Круговорот фосфора и серы.** Фосфор и сера поступают в биосферу из земной коры в виде растворимых химических соединений и откладываются в виде торфа и других форм не полностью разложившейся органики. Вымываемые реками в море азот, фосфор и сера отчасти возвращаются на сушу в виде *гуано* (помета и трупов морских птиц и некоторых других животных). Это особенно важно для круговорота фосфора, поскольку, как говорилось выше, этот элемент не образует летучих химических соединений и не попадает в атмосферу.

**Организмы преобразуют окружающую среду.** Как следует из рассмотрения биогеохимических циклов, *деятельность живых организмов – один из важнейших геологических факторов*, на что первым обратил внимание Жан-Батист Ламарк; впоследствии роль этого фактора численно оценил В.И.Вернадский. Биохимические процессы, осуществляющиеся в организмах, представляют собой сложные, организованные в циклы цепи реакций. На воспроизведение их в неживой природе потребовались бы огромные затраты энергии. В живых организмах они протекают при посредстве ферментов, ускоряющих реакции в сотни и тысячи раз. Так как материалы и энергию для обменных реакций живые существа черпают в окружающей среде, они преобразуют среду уже тем, что живут. Именно деятельность живых организмов определяет состав атмосферы (например, как уже говорилось выше, почти весь молекулярный кислород имеет биогенное происхождение), состав и структуру почв, содержание многих веществ в гидросфере. Из тел ископаемых организмов формируются многие осадочные породы.

Так, гигантские толщи известняков сложены из скелетов корненожек и мелких планктонных водорослей кокколитофорид и из ископаемых коралловых рифов. Из тел ископаемых растений и планктонных организмов сформировались залежи каменного угля и нефти. Вследствие деятельности хемоавтотрофных железобактерий и серных бактерий образованы многие

месторождения серы и железных руд.

**Поток энергии.** Живые организмы первоначально получают энергию от Солнца (фотоавтотрофы) и при окислении минеральных веществ (хемоавтотрофы). Энергия, поступающая в биосферу, растрачивается в громадном разнообразии физических и химических процессов в гидросфере, атмосфере и литосфере – перемешивании воздушных и водных масс, выветривании и т. д., а также используется на обеспечение жизнедеятельности обитателей биосферы. Лишь при создании органического вещества в ходе фотосинтеза солнечная энергия не только тратится и перераспределяется, но и запасается. Для современной биосферы характерны залежи угля и других ископаемых органических веществ, образовавшихся в прошлом.

### §3.3. Океан<sup>1</sup>



**В океане происходит непрерывная циркуляция воды.** Океан занимает около 70% поверхности Земли. Его максимальная глубина огромна (больше 10 км), и жизнь обнаружена на всех глубинах. В океане происходит непрерывная циркуляция воды. Разница в температуре воздуха на полюсах и у экватора порождает ветры, дующие в одних и тех же направлениях (например, пассаты). В результате совместного действия этих ветров и вращения Земли образуются поверхностные течения. Глубинные течения обуславливаются различиями в температуре и солености воды и, как следствие, в ее плотности. Основные океанические течения подобны гигантским колесам, вращающимся по часовой стрелке в Северном полушарии и против часовой – в Южном. Большую роль в жизни океана играет процесс, названный *апвеллинг*. Он происходит там, где ветры постоянно перемещают поверхностную воду прочь от крутого материкового склона. В этих местах на поверхность поднимаются холодные глубинные воды, богатые

<sup>1</sup> По: Одум, 1986.

биогенными элементами. В океане наблюдаются также приливы и отливы, вызванные притяжением Луны и Солнца. Амплитуда приливов зависит от многих факторов, обладая почти нулевой величиной в некоторых внутренних морях (например, Черном море) и достигая почти 20 м в некоторых заливах.

Перемешивание океанических вод частично осуществляют и живые организмы. Например, киты, ныряющие для добычи пищи на глубину около 100 м, доставляют наверх, куда они всплывают, чтобы подышать, дефицитные элементы минерального питания в составе своих фекалий<sup>1</sup>. И даже планктонные ракообразные размером не больше пары сантиметров при суточных вертикальных миграциях увеличивают турбулентность воды в 100–1000 раз<sup>2</sup>.

Соленость – важная характеристика морской воды. Средняя соленость (содержание солей) составляет 35‰ (промилле, тысячных частей). Около 27‰ приходится на долю хлористого натрия, а остальное главным образом на соли магния, кальция и калия, причем соотношение различных солей в морской воде остается почти постоянным вне зависимости от их общей концентрации.



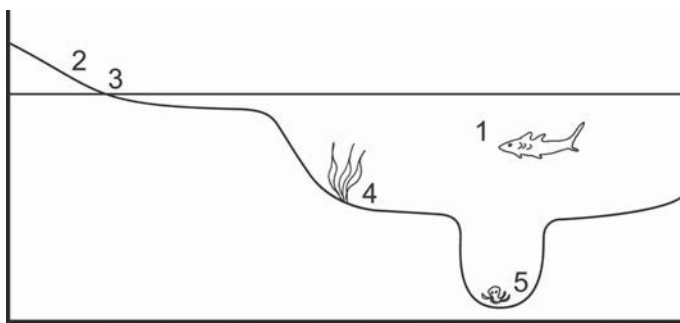
**Зоны океана.** В океане выделяют несколько областей с различными условиями (рис. 17). Прежде всего, различают толщу воды – *пелагиаль* и дно океана – *бенталь*. Последнюю зону подразделяют на несколько подзон. *Супралитораль* расположена выше уровня воды в самый высокий прилив, но еще подвержена эпизодическому действию океанических вод, например, при штормах. *Литораль* – прибрежная зона морского дна, обнажающаяся при отливах. *Суб-*

---

<sup>1</sup> Roman J., McCarthy J. J. The whale pump: marine mammals enhance primary productivity in a coastal basin // PLoS ONE. 2010. V. 5(10): e13255. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431474](http://elementy.ru/novosti_nauki/431474).

<sup>2</sup> Kunze E. et al. Observations of biologically generated turbulence in a coastal inlet // Science. 2006. V. 313. P. 1768–1770. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/430358](http://elementy.ru/novosti_nauki/430358).





**Рис. 17.** Зоны океана: 1 – пелагиаль; бенталь: 2 – супралитораль, 3 – литораль, 4 – батиаль, 5 – абиссаль

*литораль* – прибрежная часть океана, простирающаяся от уровня воды при самом низком отливе до нижней границы материкового шельфа. Для прибрежной зоны океана характерны большая подвижность воды, изменчивость температуры и солености, хорошая освещенность и, как следствие всего этого, высокое разнообразие животного и растительного мира. *Батиаль* располагается на материковых склонах на глубинах 200–2000 м. Эта подзона характеризуется слабой освещенностью в верхних частях и полным отсутствием видимых лучей спектра в нижних. Для нее характерны незначительные колебания температуры и солености. *Абиссаль* – зона больших глубин, соответствующих ложу океана. Эта зона характеризуется низкими температурами (около 0 °С) и почти полным отсутствием света. Здесь нет растений, а немногочисленные животные характеризуются немалым своеобразием.

У хищных рыб, называемых глубоководными удильщиками, первый луч спинного плавника преобразован в своеобразное удилище со светящейся приманкой и крючками. Приманка представляет собой специальную железу, заполненную слизью со светящимися бактериями. Для свечения они нуждаются в притоке кислорода. Рыба вызывает свечение, расширяя стенки артерий, снабжающих кровью эту железу. Удильщики способны заглатывать добычу, нередко превосходящую их по своим размерам, поскольку в условиях низкой плотности жертв поестъ удается нечасто.

Карликовые самцы удильщиков паразитируют на самках, получая питательные вещества с током их крови. Это приспособление делает ненужным поиск особей противоположного пола, затруднительный при малой плотности популяций удильщиков.

**Продуктивность океана мала.** Удельная продуктивность океана ниже удельной продуктивности суши, поскольку в океане недостаточно доступных биогенных элементов (особенно сильна их нехватка в центральных частях акватории). Продуктивность холодных северных морей вполне сравнима с продуктивностью хорошо освещенных коралловых рифов. Сравнительно высокое содержание биогенных элементов в водах северных морей обусловлено перемешиванием слоев воды при смене времен года (как в пресных водоемах).

Основные продуценты в океане представлены жгутиковыми и диатомовыми водорослями. Биомасса фитопланктона за последнее столетие снижается со скоростью около 1% в год. Скорее всего, это происходит из-за повышения температуры поверхностного слоя воды, что ведет к уменьшению глубины перемешивания и сокращению поступления из низлежащих слоев минеральных веществ<sup>1</sup>.

**Мангровые заросли и коралловые рифы.** Для мелководий тропических и субтропических морей свойственны два весьма своеобразных сообщества.

*Мангровые заросли* состоят из небольшого числа наземных растений (прежде всего, мангров), которые выдерживают соленость морской воды. Деревья поддерживаются множеством воздушных корней, которые замедляют морские течения, способствуя осаждению ила и взвешенного детрита. Семена мангров прорастают еще на дереве, затем падают в воду и плавают до тех пор, пока не застрянут на мелководье.

*Коралловые рифы* представляют собой оазисы жизни в сравнительно малопродуктивных теплых водах. В энтодерме кораллов (представителей типа кишечнополостные) живут их

---

<sup>1</sup> Boyce D. G. et al. Global phytoplankton decline over the past century // Nature. 2010. V. 466. P. 591–596. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431379](http://elementy.ru/novosti_nauki/431379).

внутриклеточные симбионты *зооксантеллы* – перидиниевые водоросли желто-зеленого цвета. Эти симбионты обмениваются с гетеротрофными кораллами углекислым газом и кислородом напрямую, минуя воду. Кроме того, кораллы – эффективные фильтраторы, улавливающие из воды органические частицы, которые содержат биогенные элементы.

### §3.4. Экологический кризис<sup>1</sup>



**Экологический кризис – это не плохо.**

*Экологическим кризисом* называют смену доминирующих природных сообществ в глобальном масштабе. Обратите внимание, что в этом случае слово «кризис» лишено негативной смысловой окраски, и, вопреки информации СМИ, экологический кризис вовсе не обязательно связан с деятельностью человека.

В качестве примера рассмотрим подробно экологический кризис, произошедший в середине мелового периода (последнего периода мезозойской эры), около 100 миллионов лет назад. Он был не единственным в истории Земли, зато происходил чрезвычайно быстро (в геологических масштабах) и захватил весь земной шар. Кроме того, он произошел относительно недавно (опять же по геологическим меркам), поэтому документирующая его палеонтологическая летопись достаточно подробна. Предвестники начинающихся перемен (первые цветковые растения) появились за 20–30 миллионов лет до наступления самих перемен. До мелового периода на Земле господствовали другие группы сосудистых растений, из которых заметное место в природе сохранили сейчас лишь хвойные и папоротники, да еще уцелело гинкго. Сначала невзрачные покрытосеменные распространялись все шире и шире, хотя оставались всюду на последних ролях. Потом они «вышли из тени» и за несколько миллионов лет заняли доминирующее положение во многих растительных сообществах. Вероятно, цветковые исходно были околководными «сорняками» (по берегам водоемов всегда

<sup>1</sup> §3.4 и 4.1 в основном изложены по: Жерихин, 2003.

имеется много нарушенных участков), но довольно быстро приспособились к опылению насекомыми и «переманили» опылителей у голосеменных, после чего стали расселяться. Проникая на нарушенные участки, цветковые вытесняли оттуда прежние пионерные виды, нарушая весь ход сукцессии. В ходе эволюции стали возникать новые виды цветковых растений, формирующие следующие стадии сукцессионного ряда. Смена растительности вызвала неизбежную смену животного мира.

**Почему изменилась биота?** Чем же была обусловлена смена флор? Изменения климата были лишь одной из причин этого, притом не основной. Климатические изменения (иногда более резкие, чем это) происходили и до, и после мелового периода, однако столь масштабных изменений биоты они, как правило, не вызывали. Не будь в это время цветковых растений, готовых ринуться в пробитую брешь, сообщества оправились бы от климатического удара ценой сравнительно небольших изменений, как уже не раз случалось ранее.

**Модель экологического кризиса.** Проанализировав описанный выше кризис мелового периода, попробуем теперь выделить общие закономерности протекания экологических кризисов. Начало кризиса совпадает с *кратким дестабилизирующим событием* (например, изменением климата). Важно понимать, что это событие является как бы поводом, а не причиной возникновения экологического кризиса, «соломинкой, переломившей спину верблюда». Течение и последствия кризисов определяются в основном исторически сложившимся составом биоты. Это соображение хорошо согласуется с тем, что однородные абиотические воздействия и стандартный «сценарий» кризисов каждый раз вызывают уникальные биосферные перестройки.



В результате дестабилизации начинается *массовое вымирание*, распространяющееся по пищевым цепям. Оно занимает значительный промежуток времени (до нескольких сотен тысяч лет), причем различные группы организмов исчезают не одновременно.

Далее следует длительный (несколько миллионов лет) *период низкого таксономического разнообразия*, когда вымирание

доживающих таксонов уравнивается появлением новых. Лицо биоты определяют древние группы, которые оказались способными пережить неблагоприятные изменения окружающей среды. Однако эволюционно они, как правило, бесперспективны.

Кризис завершается *быстрым ростом разнообразия* глобальной биоты, благодаря заполнению освободившихся экологических ниш. Как правило, через 5–6 миллионов лет таксономическое разнообразие достигает предкризисного уровня и даже превосходит его.

**Сообщество – главный тормоз эволюции.** Следует немного подробнее остановиться на процессе «самосборки» новых сообществ. Поражает прежде всего скорость их восстановления. Ведь в течение большей части истории Земли органическая эволюция происходит медленно и плавно. К примеру, средний возраст современных видов насекомых (не самой медленно эволюционировавшей группы) составляет 5–7 миллионов лет, а максимальный – по меньшей мере 45 миллионов лет. Это вовсе не означает, что организмы в принципе не способны эволюционировать быстрее. Так, на Гавайях имеются эндемичные виды моли, связанные с бананом, который попал туда только вместе с полинезийцами. Получается, что эволюция обычно идет в сотни тысяч раз медленнее, чем могла бы. Похоже, что одним из главных «тормозов» эволюции служат именно сообщества. В устойчивом сообществе эволюционировать незачем – условия привычны, приспособления организмов к ним выверены, со всех сторон «зажимают» конкуренты, поэтому большинство изменений отбрасывается естественным отбором. Низкая скорость эволюции отдельных видов еще больше усиливает стабильность сообщества (возникает обратная положительная связь).

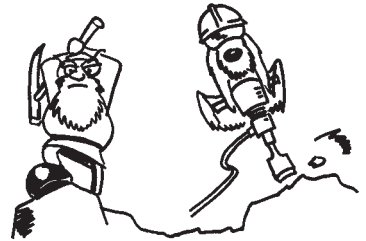
Напротив, в молодых сообществах, где лишь небольшая часть ресурсов используется, да и то не слишком эффективно, естественный отбор благоприятствует интенсивным эволюционным изменениям. Лишь только оказывается, что разрушение сообщества зашло достаточно далеко, в нем резко повышается скорость эволюционных изменений видов – и тем сильнее, чем больше разрушено сообщество. Именно так действует компенсаторный механизм, ликвидирующий последствия экологических кризисов.

# Глава 4

## Охрана природы

### §4.1. Антропогенное воздействие на биосферу

**Человек как биологический вид.** Человечество за свою недолгую историю успело сильно повлиять на положение дел в биосфере. Человек занял в глобальной экосистеме уникальное место – крупнейшего фитофага (консумента I порядка) и, одновременно, крупнейшего хищника (консумента II порядка) и редуцента. Социальная организация делает человека самым эвритопным<sup>1</sup> и экологически полиморфным видом.



**Возникновение сельского хозяйства.** Древнейшие люди добывали пищу охотой и собирательством. Решающим событием в развитии человечества на пути обретения все большей независимости от окружающей среды стало возникновение сельского хозяйства около 10 тысяч лет назад. Становление ранних цивилизаций сопровождалось быстрым ростом населения и бурным развитием сельского хозяйства. При этом в результате деятельности человека в природе происходили значительные изменения, которые в свою очередь подтачивали экономическую основу благополучного существования государств. Особенно отчетливо это видно на примере Древнего Египта и древних царств Месопотамии – двух цивилизаций, зародившихся в долинах великих рек.

Благодаря ежегодным разливам Нила в Древнем Египте создавались уникальные возможности орошаемого земледелия. Вместе с водой на поля поступал

---

<sup>1</sup> Обитающим повсеместно.

ил – превосходное естественное удобрение. Процветание государства за счет сельского хозяйства позволило египтянам даже заниматься строительством знаменитых пирамид. Однако из-за глобального потепления и перевыпаса скота пустыня стала наступать на нильские оазисы. Уничтожение лесов вызвало энергетический кризис, возможно, первый в истории человечества. Еще одним бедствием стало массовое размножение насекомых и грызунов, которых привлекали обширные посевы зерновых культур. Подточенная экологическим кризисом экономика некогда могучего царства пришла в упадок. Разорение совершили вторжения на земли Египта ассирийцев, иранцев, греков и, наконец, римлян.

**Расширение межпопуляционных связей.** В процессе развития человечества расширялись межпопуляционные связи за счет формирования транспортных потоков (особенную роль в этом сыграли Великие географические открытия). В дальнейшем появление железнодорожного, автомобильного и воздушного транспорта еще больше облегчило смешение народов и рас, увеличивая социальную интеграцию человеческого общества.

**Промышленная революция.** Освоение всех форм ископаемого топлива и высвобождение содержащейся в нем энергии через работу разнообразных механизмов приобрели особенный размах после промышленной революции XIX века. В результате потоки вещества и энергии, обусловленные деятельностью человека, стали составлять заметную долю от общей величины биогенного круговорота.

**Экстрасоматические системы органов.** Предметы материальной культуры человека с биологической точки зрения представляют собой *экстрасоматические*<sup>1</sup> *системы органов*. Подобными органами обладают и многие другие животные, причем наблюдается довольно плавный переход к ним от обычных органов.

Домик личинки ручейника – защитный покров, построенный из чужеродного материала (песчинок,

---

<sup>1</sup> Находящиеся вне тела.

растительных фрагментов и т.п.), но функционально аналогичный раковине моллюска (тоже мертвой, но образованной его тканями) и прочным внешним покровам (например, у броненосцев).

Особенность человека – не само наличие экstrasоматических органов, а их разнообразие и быстрая смена в ходе культурной (в широком смысле) эволюции. Благодаря этому разнообразию, с экологической точки зрения человеческие социумы имеют разные реализованные ниши, сильно различающиеся по организации (экstrasоматических) систем органов, набору лимитирующих факторов и диапазону экологической толерантности.

**Ноосфера.** В XX веке деятельность человека приобрела статус отдельного геологического фактора. В.И.Вернадский подчеркивал, что воздействие человека на остальную биосферу усилилось после появления науки, и писал о переходе от биосферы к *ноосфере*<sup>1</sup>. Он считал этот процесс естественным, поскольку появление человека – результат эволюции биосферы, а появление науки – результат эволюции человека. По представлениям В.И.Вернадского, наряду с естественными регуляторными механизмами в биосфере должны появиться механизмы, управляемые разумом человека. Понятие биосферы при этом расширяется за счет включения в ноосферу всего, что произведено человеком.

**Человек нарушает естественное состояние экосистем**<sup>2</sup>. По мере развития человеческой цивилизации природным экосистемам наносился все более ощутимый вред (такое неблагоприятное воздействие называют *антропогенным стрессом*). Антропогенный стресс постоянно увеличивается при росте населения планеты, который имеет экспоненциальный характер (за последние полвека численность людей увеличилась больше чем

---

<sup>1</sup> Термин «ноосфера» принадлежит Э. Леруа и П. Тейяру де Шардену (1927), однако именно В.И.Вернадский подчеркивал неизбежность превращения биосферы в ноосферу.

<sup>2</sup> Глобальные экологические проблемы и возможные пути их решения очень подробно обсуждаются во многих публикациях и учебных пособиях (например, Небел, 1993; Чернова и др., 2003), поэтому мы ограничиваемся лишь кратким упоминанием о них.





в два раза)<sup>1</sup>. Человеческая деятельность привела к значительному загрязнению окружающей среды из-за создания инфраструктуры и развития промышленности. Площадь лесов значительно сократилась, сток многих рек зарегулирован. Люди истребили множество сравнительно крупных животных, а у других организмов сильно сократили численность. Гораздо больше видов исчезло (или скоро исчезнет) как следствие антропогенного преобразования биосферы<sup>2</sup>.

Примечательно, что многие истребленные виды имели высокую численность. Один из примеров – странствующий голубь, который был чрезвычайно обычен в Северной Америке в конце XIX века (его гнездовые колонии имели площадь сотни км<sup>2</sup> и насчитывали десятки миллионов особей). Голубей уничтожали в огромных количествах всеми возможными способами (в одном только Мичигане в 1879 г. было убито около миллиарда птиц). В результате в 1894 г. было найдено последнее гнездо, в 1900 г. убита последняя птица в природе и одна сохранилась в зоопарке (она погибла в 1914 г.). Так за 30 лет этот массовый вид был полностью истреблен. По-видимому, причиной этого было не только варварское истребление птиц и вырубка лесов, где они гнездились, но и невозможность размножения после падения плотности колоний ниже критической.

Ареалы некоторых видов, напротив, расширяются за счет расширения их человеком (намеренного или, чаще, случайно). Некоторые заносные виды растений расселяются не только на нарушенных местообитаниях, но и внедряются в природные

---

<sup>1</sup> В 2011 году численность человечества преодолела рубеж в 7 млрд, а в 2016 году превысила 7,3 млрд.

<sup>2</sup> Hoffmann M. et al. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates // Science. 2010. V.330. P.1503–1509. Популярное изложение А. Гилярова: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431485](http://elementy.ru/novosti_nauki/431485).

сообщества, изменяя их видовой состав. Иногда внедрение таких видов (их называют *инвазионными*) может наносить значительный экономический ущерб и даже представлять опасность для здоровья людей (яркий пример – борщевик Сосновского). Борьба с инвазионными видами после того, как они уже прижились на какой-либо территории, требует очень больших усилий и финансовых затрат, поэтому лучший способ предотвратить их распространение – уничтожить на начальных этапах расселения. Для облегчения мониторинга инвазионных видов в Европе создана общая база о биологических инвазиях; в нашей стране инвазионные виды растений описаны в региональных *Черных книгах*<sup>1</sup>.

Список наносимого естественным экосистемам антропогенного ущерба можно еще долго продолжать и детализировать. Поэтому охрана окружающей среды – весьма насущная задача.

Снимки Земли, сделанные с поверхности Луны, продемонстрировали, что наша планета – шар, парящий в пустынном космосе. Она напоминает одинокий космический корабль в бесконечном путешествии. У него нет базы, на которую можно вернуться для ремонта, чтобы пополнить запасы или избавиться от отходов.

**Возможен антропогенный экологический кризис**<sup>2</sup>. Реконструкция смены биоты в меловом периоде позволяет предположить возможность нового экологического кризиса, вызванного антропогенным вымиранием видов. Свойства новых таксонов будут принципиально непредсказуемыми (при отсутствии эффективного биоценотического контроля эволюции она становится ненаправленной). Однако кое-что сказать о них можно. Эти гипотетические таксоны должны быть адаптированы к антропогенной среде, то есть использовать наиболее широко распространенные ресурсы, такие как культурные растения, рукотворные материалы и т. д. (и вступать с человеком в конкуренцию

---

<sup>1</sup> В настоящее время вышла Черная книга флоры Средней России (<http://www.bookblack.ru>), а также Черные книги флоры Тверской области, Калужской области и Сибири.

<sup>2</sup> Этот и следующий разделы изложены по: Жерихин, 2003.

за них). Они также должны быть высоко устойчивы к антропогенным загрязнениям, включая пестициды и иные средства контроля численности. Обе тенденции уже ясно наблюдаются в наши дни, демонстрируя краткость времени изменений по меркам не только геологическим, но и человеческим.

Нужно учитывать, что любая попытка вмешательства в эволюционный кризис не способна его остановить, пока не будет достигнута естественная стабилизация. Такая стабилизация – геологически протяженный процесс, требующий нереального по человеческим меркам времени. Поэтому если разрушение существующих сообществ пойдет довольно далеко, будущим поколениям придется жить в мире с нестабильной природой.

**Жизнь геологически вечна.** Биосфера отнюдь не является пассивным субъектом антропогенных нарушений. Жизнь, появившись на Земле, никогда не исчезала (жизнь «геологически вечна» по выражению В.И.Вернадского). Это свидетельствует о высокой устойчивости биосферы. Ей, как явлению природы, надо думать, ничего не угрожает, возможный экологический кризис в ее истории не первый. Справится ли с ним человечество и какой ценой – вот в чем вопрос.

**Попытки решения экологических проблем.** В настоящее время в разных странах с тем или иным успехом претворяется в жизнь комплекс мер для предотвращения антропогенного экологического кризиса. Принимаются меры для снижения рождаемости (особенно в развивающихся странах) с тем, чтобы остановить рост населения планеты. Делаются попытки (пока не очень успешные в глобальном масштабе) существенно снизить промышленное загрязнение окружающей среды. В сельском хозяйстве основные усилия направлены на увеличение урожайности, чтобы обеспечить растущее население продовольствием при сохранении прежних посевных площадей. Прилагаются усилия для сохранения природных сообществ и видового разнообразия. Сохранение природных сообществ связано с экономическими и социальными проблемами. Так, чтобы сохранить тропические леса, нужно оказывать населению развивающихся стран (которое кормится за счет уничтожения этих лесов) экономическую помощь.

## §4.2. Охрана природы



**Зачем нужно охранять природу?** В проблеме охраны окружающей среды можно условно выделить следующие аспекты: (1) *экономический* (угроза исчезновения важных природных ресурсов); (2) *санитарно-гигиенический* (угроза здоровью людей вследствие загрязнения среды); (3) *эстетический* и (4) *экологический* (угроза экосистемному равновесию). Опасность экономической и санитарной угрозы очевидна, эстетическая сторона вопроса также не вызывает особых сомнений, но серьезность экологической угрозы не всегда осознается.

Вырубка влажных тропических лесов с последующим экспортом древесины и дальнейшее использование расчищенных участков для сельского хозяйства неосостоятельны не только с экологических, но и с экономических позиций. Предполагалось, что доходы от продажи древесины позволят создать инфраструктуру (дороги, школы и т.п.), а достигнутый высокий уровень жизни будет поддерживаться за счет сельского хозяйства. На деле фермеры забрасывают возделанные земли, поскольку урожаи быстро падают, а уровень жизни возвращается к исходным низким показателям<sup>1</sup>.

**Охрана природы не всегда эффективна.** Охрана природы на ограниченных территориях не способна предотвратить экологический кризис в биосфере в целом. Надежда на «экологическую инженерию», позволяющую искусственно создавать новые сообщества, по-видимому, иллюзорна. Сконструировать устойчивое сообщество в принципе невозможно, устойчивы лишь эволюционно возникающие и оптимизирующиеся связи. Во многом утопична и надежда на «чистые» технологии, которые оцениваются экологически некорректно.

К примеру, электромобиль представляется «экологически чистым» транспортным средством лишь до тех пор, пока мы сравниваем его с традиционным

---

<sup>1</sup> Rodrigues A.S.L. et al. Boom-and-bust development patterns across the Amazon deforestation frontier // Science. 2009. V. 324. P. 1435–1437. Популярное изложение Е. Наймарк: [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/431102](http://elementy.ru/novosti_nauki/431102).

автомобилем по непосредственно производимому им загрязнению и не учитываем загрязнений, прямо или косвенно связанных с производством его самого и необходимой ему электроэнергии.

Это не означает, что технологии вообще невозможно экологически оптимизировать, но для этого требуется интегральная оценка угрозы природным экосистемам со стороны социума в целом, а не отдельных отраслей хозяйства и тем более не отдельных технических средств, как это обычно делается. Пока такой интегральной оценки не существует, говорить о сознательной оптимизации технологий не приходится.

**Всемирная стратегия охраны природы.** В 1980 году Международный союз охраны природы (МСОП) опубликовал «*Всемирную стратегию охраны природы*» в стремлении разрешить конфликт между необходимостью сохранения остатков нетронутой природы и социально-экономическим развитием общества. Стратегия включает три основные задачи: поддержать жизненно важные экологические процессы и системы; сохранить генетическое разнообразие организмов; обеспечить разумное использование видов и экосистем.

Эти задачи сразу же вызывают ряд вопросов. Например, не ясно, какие экологические системы следует считать «не важными для жизни» или какой уровень генетического разнообразия должен быть сохранен. Кроме того, стратегия во многом отвечает антропоцентристскому взгляду на мир, поскольку включает в себя «разумное использование» (очевидно, человеком) живой природы.

Однако это единственная последовательная и одобренная на правительственном уровне существующая в наше время философия охраны природы. Следуя этой стратегии, правительство Российской Федерации в 1995 году приняло постановление «О мерах по выполнению Конвенции о биологическом разнообразии», а в 1996 году президент утвердил концепцию перехода страны к устойчивому развитию<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Устойчивое развитие (термин, введенный Международной комиссией по охране окружающей среды и развитию ООН) означает путь развития общества, позволяющий удовлетворить нужды настоящего, не подрывая способность будущих поколений удовлетворить свои запросы.

**Сохранение редких видов.** Редкость вида в природе обычно рассматривают как свидетельство его уязвимости. По этой причине биологии редких видов и способам их сохранения уделяют большое внимание. Виды, нуждающиеся в охране, вносят в специальные списки. Такие перечни, снабженные характеристиками биологии вида, называются *Красными книгами*. Включение вида в Красную книгу означает законодательный запрет на причинение ему вреда (сбор, изменение местообитания). Для каждого региона составляют свой перечень редких в нем видов (например, есть международный Красный список, Красная книга Российской Федерации, Красная книга Московской области).



Привычные нам Красные книги появились совсем недавно. Только в 1949 году МСОП организовал специальную комиссию по редким видам, чтобы обобщить сведения о находящихся под угрозой исчезновения организмах и предложить меры по их спасению. Результатом 14-летней работы этой комиссии и стало появление первой международной Красной книги. Предложение назвать получившийся документ Красной книгой принадлежало председателю комиссии Питеру Скотту – сыну знаменитого полярного путешественника Роберта Скотта.

Исчезающие виды разводят в зоопарках и ботанических садах. Например, олень Давида сохранился только в неволе. При удачном стечении обстоятельств сохраненный вид можно вернуть в естественную среду обитания (так случилось с европейским зубром).

**Экологическая экспертиза**<sup>1</sup>. Человек стал беспокоиться о сохранении природной среды только тогда, когда она оказалась настолько видоизменена и загрязнена, что это стало угрожать его здоровью. Люди осознали, что перед тем, как начать реализовывать

---

<sup>1</sup> Оставшаяся часть параграфа изложена по: Нинбург, 2005.

какой-либо проект (промышленный или сельскохозяйственный), необходимо оценить его возможные экологические последствия. В случае обнаружения резких изменений в природных сообществах важно понять, вызваны ли они естественными причинами или каким-либо антропогенным воздействием. Такие оценки и составляют суть экологической экспертизы.

В мае 1991 года в СМИ появилось сообщение об экологической катастрофе в Белом море. На небольшом участке берега Двинского залива обнаружили несколько миллионов выброшенных из воды морских звезд. В качестве причины этого явления журналисты сразу стали указывать антропогенное загрязнение морских вод. Специалистов такое сообщение застало врасплох. Во-первых, ранее в районе «катастрофы» были известны лишь единичные экземпляры морских звезд, было непонятно, откуда взялись эти миллионы. Во-вторых, морские звезды занимают вершину трофической пирамиды морских прибрежных вод. Почему же пострадали только они, а не продуценты и консументы низших порядков? Впоследствии ученые установили, что произошло вполне нормальное, хотя и редкое событие. На небольшой глубине ученые обнаружили крупное поселение мидий и питающихся ими морских звезд, о существовании которого ранее было неизвестно. Это произошло потому, что звезды обитали на слишком малой глубине, чтобы там могло работать научное судно, а исследования с применением лодок и водолазов были затруднены из-за сильного прибойя. Весной 1991 года случился необычно сильный шторм, что и привело к массовому выбросу морских звезд на берег.

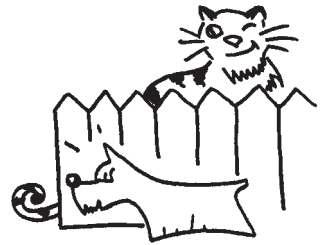
Смысл экологической экспертизы состоит не в том, чтобы сразу отвергнуть любой проект, который предполагает изменение естественного состояния экосистем (хотя к такой реакции склонен любой натуралист). Эколог-эксперт также не должен стремиться осудить виновных в нарушении природного равновесия. Результатом экологической экспертизы должен стать квалифицированный ответ на четко поставленные вопросы «Что изменится, если...?», «Из-за чего произошло это событие или изменение?».

**Эталонные природные объекты.** Большую ценность для экспертов-экологов имеют так называемые эталонные природные объекты. Это естественные экосистемы, которые в течение долгого времени не испытывали существенного антропогенного воздействия. Ученые ведут регулярные наблюдения за состоянием этих экосистем в течение многих лет (*мониторинг*). Для оценки степени антропогенного воздействия экологи часто сравнивают состояние исследуемого природного объекта со сходным эталонным объектом.

В качестве примера эталонного природного объекта можно упомянуть озеро Глубокое, расположенное на западе Московской области. Это небольшое озеро (диаметром около одного километра) с холодной и чистой водой вполне оправдывает свое название – его глубина превышает 30 метров. Озеро, окруженное труднопроходимыми лесами и болотами, имеет ледниковое происхождение. В него не попадают воды с окрестных полей. На берегу расположена биостанция, сотрудники которой ведут непрерывные наблюдения за состоянием озера начиная с 1891 года.

### §4.3. Особо охраняемые природные территории<sup>1</sup>

**Классификация ООПТ.** В сохранении естественных экосистем и видового разнообразия важная роль принадлежит *особо охраняемым природным территориям* (ООПТ). Классификация существующего в настоящее время разнообразия ООПТ проводится по разным признакам, важнейший из которых, наверное – степень исключения резерватов из хозяйственного оборота. Все ООПТ, кроме резерватов строгого режима, имеют определенное утилитарное назначение: ресурсоохранное (водоохранные зоны), оздоровительное (курортные зоны),



<sup>1</sup> Этот параграф изложен по: Соколов и др., 1997.





ресурсовосстановительное (воспроизводственные охотничьи участки). Они не исключены из хозяйственной деятельности, и контроль за их относительной сохранностью чаще носит формальный характер.

**Какой должна быть ООПТ?** При организации ООПТ необходимо определить не только ее местоположение, но и размер, форму, число участков. Поскольку ООПТ во многом уподобляется острову нетронутой природы среди моря антропогенно преобразованных ландшафтов, в соответствии с равновесной теорией островной биогеографии она должна быть как можно больше для того, чтобы сохранить свои первоначальные («материковые») свойства. Размер ООПТ зависит и от природных условий. Там, где природная продуктивность сообществ невысока, площадь резерватов должна быть значительной, чтобы способствовать поддержанию популяций.

Заповедование природы на больших площадях обычно вызывает настороженность администрации и населения, поэтому, как правило, большие территории выделяются под ООПТ в малообжитых местах. У больших резерватов есть и свои недостатки – например, при пожаре или вспышке инфекционных заболеваний пострадает вся ООПТ. Маленькие резерваты представляют интерес при сохранении местообитаний некоторых эндемиков или мест гнездования колониальных птиц.

При выборе формы ООПТ нужно стараться приблизить ее к кругу. Такая конфигурация минимизирует относительную протяженность границ ООПТ и тем самым уменьшает зону контакта с территориями, подвергающимися антропогенному воздействию. Кстати, соотношение минимизации отношения периметра к площади резервата – еще один аргумент против создания многих мелких участков заповедника, а не одного крупного.

**Национальные и природные парки.** Национальные и природные парки в первую очередь обеспечивают рекреацию и экологическое образование. *Национальные парки* (федеральный уровень) в отличие от *природных парков* (региональный

уровень) преследуют и научные цели. Их развитие, по крайней мере на Западе, где национальные парки являются основной формой ООПТ, постепенно шло по пути усиления природоохран-ных функций. Если первоначально главными задачами национа-льного парка считали сохранение природных ресурсов и фено-менов «на благо и радость людям»<sup>1</sup>, то теперь приоритетной за-дачей становится сбережение биоразнообразия и естественной динамики экосистем. Надо сказать, что сама идея национальных парков требует все же считать главными просветительские зада-чи, а не природоохранные.

**Заказники и памятники природы.** Охраняемые террито-рии с управляемыми ресурсами (заказники, лесохозяйства хозяйства) подвержены щадящей антропогенной нагрузке. Их задача – сохранение местообитаний и видов при участии человека. *Памятники природы* предназначены для сохране-ния отдельных природных достопримечательностей (утес, озеро и т. п.).

**Резерваты строгого режима.** В резерватах строгого режи-ма запрещена любая хозяйственная деятельность, их главная задача – сохранение эталонных экосистем (в их первозданном виде) и генофонда организмов. В нашей стране в эту катего-рию попадают в первую очередь *заповедники* (которые также служат базой для научных исследований<sup>2</sup>), а также *водно-бо-лотные угодья*, охраняемые согласно международным конвен-циям.

**История создания заповедников.** На этапе планирования размещение заповедников задумывали так, чтобы их сетью были охвачены все основные типы ландшафтов и их регио-нальные модификации. Однако само учреждение заповедни-ков проходило без единого плана и понимания их общей функ-ции. Число заповедников во многом зависело от политической

---

<sup>1</sup> Девиз первого в мире Йеллоустонского национального парка, соз-данного в США в 1872 году. В России первый национальный парк – Сочин-ский – был создан более века спустя, в 1983 году.

<sup>2</sup> Одна из важнейших задач заповедников – изучение динамики нена-рушенных экосистем. В 1940 году Главное управление по заповедникам утвердило единую форму таких наблюдений – «Летописей Природы».

ситуации в стране. Первоначально заповедники создавались для исследования природы в ее полной неприкосновенности<sup>1</sup>. Однако в 1940–1960 годах наблюдалась хозяйственная ориентация заповедной деятельности. Так, в 1952 году под грифом «Секретно» было распространено «Положение о государственных заповедниках СССР», превратившее эти ООПТ из природоохранных учреждений в научно-производственные. Было проведено резкое сокращение численности и площади заповедников. Так, к 1950 году было создано 45 заповедников на площади 10 млн га, а в 1951 году их число было сокращено в 2,5 раза, площадь уменьшилась в 10 раз.

В начале 1960-х годов все настойчивее стала осознаваться несостоятельность прагматической концепции заповедного дела, и возникла необходимость ее пересмотра. В это время учреждение новых заповедников было введено в показатели плана развития народного хозяйства, поэтому формирование заповедной сети было продолжено высокими темпами<sup>2</sup>. В Положении 1991 года заповедникам была возвращена прежняя «неприкосновенность», однако в этом положении содержался и широкий перечень разрешенных видов хозяйственной деятельности (например, возможность «санитарных рубок»), что развязывало руки тем, кому заповедный режим только мешал.

**Заповедники вне рыночной экономики!** Драматическая история заповедников, по-видимому, не была учтена руководящими органами. В последнее время развиваются идеи о том, что заповедники должны переходить на самообеспечение. Известно, например, что сейчас государственное финансирование не полностью покрывает необходимые расходы заповедников. Предполагается, что недостающие средства заповедники получают в основном за счет экотуризма, который не всегда реализуется без ущерба функционированию ООПТ.

Надо отметить, что при организации заповедников обычно не учитываются интересы местных жителей, которые фактически

---

<sup>1</sup> Старейший российский заповедник – Баргузинский на северо-восточном побережье оз. Байкал – основан в 1916 году.

<sup>2</sup> Сейчас (по состоянию на 2017 год) в России существует 109 заповедников.

лишаются привычного места охоты, рыбалки, сбора грибов и ягод – зачастую основного источника их существования. В результате чаще всего заповедный режим нарушают местные жители. Для того чтобы избежать этого, одних карательных мер и экологического просвещения недостаточно – необходимо учитывать материальные интересы этой группы населения. К примеру, выплачивать компенсацию тем, кто соблюдает заповедный режим, или привлекать их к оплачиваемой работе с туристами в охранной зоне заповедника.

**Биосферные заповедники.** Особую категорию заповедников представляют *биосферные заповедники* – территории, признанные ЮНЕСКО в рамках программы «Человек и биосфера» как ключевые для сохранения биосферы. Согласно принципиальной схеме строения биосферного заповедника, для адекватного осуществления экологического мониторинга он должен иметь *ядро* (абсолютно заповедный режим), *охранную зону* (непосредственно примыкает к ядру, имеет режимные функции, направленные преимущественно на сдерживание антропогенного давления) и *буферную зону* (окружает охранную зону, выполняет экологозащитные функции, препятствуя проникновению чужеродных видов). Существует два основных подхода к районированию заповедников. Либо весь заповедник принимают за ядро, а в качестве охранной и буферной зоны используют прилегающие территории, либо все три зоны выделяют внутри самой заповедной территории. Второй вариант менее предпочтителен, поскольку при этом сокращается площадь ООПТ, а ядро не всегда адекватно представляет заповедник. Схема организации биосферных резерватов (ими могут быть и национальные парки) нередко используется и в «обычных» заповедниках для оптимизации охраны (первый подход к районированию) или для оправдания хозяйственного использования территории (второй подход).

**Можно ли «помогать» природе?** Организация заповедников имеет и отрицательные последствия для естественных экосистем. После создания заповедника происходит его обустройство (создаются кордоны, прокладываются тропы). Жизнь в удалении от населенных пунктов вынуждает сотрудников заповедников вести приусадебное хозяйство, пользоваться «дарами природы»

и заготавливать дрова. Проведение научных исследований также служит возмущающим фактором<sup>1</sup>. В результате в некоторых отдаленных заповедниках складывается парадоксальная ситуация, когда «внутренние» антропогенные воздействия становятся чуть ли не единственными в заповеднике (взять, к примеру, труднодоступный арктический заповедник «Остров Врангеля»).

Иногда заповедные экосистемы начинают терять свой естественный облик из-за... слишком строгой охраны. Яркий пример – степные заповедники. Известно, что для поддержания степных экосистем необходимы травоядные животные, но их численность резко снизилась в настоящее время, а многие виды просто вымерли. В значительной степени компенсировать их отсутствие может умеренный выпас домашнего скота, кошение или пожары. Такие «меры по спасению» имеют и значительные недостатки: уничтожение фауны, уплотнение почвы, антропогенное воздействие. Вопрос об оправданности антропогенного вмешательства для предотвращения «резерватогенной» сукцессии до сих пор остается открытым.

Также вызывает вопрос правомерность реинтродукции видов, исчезнувших после установления заповедного режима<sup>2</sup>. Мы не можем не согласиться с основоположниками заповедного дела Н. Ф. Реймерсом и Ф. Р. Штильмарком, которые считают, что из-за несоразмерности длительности процессов в экосистемах и продолжительности жизни человека у людей возникает желание «помочь» природе, а иногда и паника от видимых, но не всегда функционально значимых отклонений в развитии природных систем. Сторонники «активного» сохранения природы предлагают отступать от краеугольных идей заповедного дела на основании сегодняшних далеко не полных знаний, «исправляя» одно нарушение другим. Человек не может брать на себя роль творца природных систем, в особенности без глубокого их познания, а ради последнего их необходимо сохранять и изучать.

---

<sup>1</sup> По этой причине в заповедниках допустимы только те научные исследования, которые не могут быть выполнены на незаповедной территории и не представляют опасности для природных комплексов резервата.

<sup>2</sup> Пример такой реинтродукции волков в Йеллоустонском национальном парке приведен в §2.2.

# Приложение

## 1. Концепции вида

Существует много концепций вида<sup>1</sup>. Биологи, в особенности систематики, спорят о сущности понятия вид, начиная с XIX века. Сейчас известно более 20 концепций вида, и все они имеют право на существование. Причина такого плюрализма – во-первых, разнообразие форм живых организмов, их историй развития, степени и характера их изменчивости и, во-вторых, разнообразие целей биологов (одни считают вид средством описания изменчивости и разнообразия, другие – представляют вид как обособленный продукт эволюции). Здесь мы рассмотрим несколько наиболее распространенных концепций вида, чтобы составить себе представление об их многообразии.



**Номиналистская концепция.** Вид – субъективная группировка организмов или популяций, конструктор человеческого мозга, созданный для того, чтобы облегчить описание реального разнообразия живых организмов. С такой трактовкой нельзя согласиться.

Известно, например, что на одном из архипелагов Океании аборигены и профессиональные орнитологи из Оксфордского университета насчитывают почти одинаковое число видов птиц.

---

<sup>1</sup> Изложены по: Species concepts and phylogenetic theory: a debate / Eds. Q.D. Wheeler, R. Meier. NY: Columbia University Press, 2000. 230 p.



Это значит, что виды все-таки существуют в реальности, хотя сформулировать критерии для их выделения вовсе не так легко.

**Морфологическая концепция.** Вид – совокупность особей со сходной морфологией. Эта концепция возникла еще до XIX века, когда систематики в основном занимались описанием новых видов, нередко известных по одному или нескольким образцам, привезенным из дальних стран. Видовая принадлежность нового образца устанавливалась путем сравнения его с «типowymi образцами» уже известных видов, по принципу «похож – не похож», на основании морфологического критерия.

**Эволюционная концепция.** Вид – совокупность популяций, которая обособлена от других подобных совокупностей и обладает собственной эволюционной тенденцией и исторической судьбой. Очевидно, что это определение объясняет «все и ничего», использование такого подхода непреодолимо затруднено крайней субъективностью предлагаемых критериев вида («собственная эволюционная тенденция» и «собственная историческая судьба»).

**Филогенетическая<sup>1</sup> концепция.** Вид – наименьший монофилетический (то есть включающий всех потомков одного предка) таксон<sup>2</sup>, заслуживающий формального признания как важный для биологических процессов. В рамках этой концепции можно работать с бесполоыми видами, однако не ясно, какой таксон уже «заслуживает формального признания», а какой – еще нет. Для преодоления этой проблемы в рамках филогенетической концепции было сформулировано другое определение: вид – это наименьшая совокупность популяций или эволюционных линий, определяемая уникальной комбинацией значений признаков (то есть конечный продукт эволюции). Это определение также не вполне удачно, поскольку в таком случае видами нужно

---

<sup>1</sup> Филогения – это историческое развитие мира живых организмов как в целом, так и отдельных таксономических групп (от царств до видов).

<sup>2</sup> Таксон – группа в классификации живых организмов.

признавать и отдельные клоны, и человеческие расы. Кроме того, филогенетический подход подразумевает иерархичность отношений между таксонами, поэтому в рамках этого подхода нельзя работать с гибридами. Надо отметить, что несмотря на все свои недостатки филогенетическая концепция вида широко используется в современной молекулярной систематике.

**Биологическая концепция.** Вид – совокупность популяций, представители которых способны скрещиваться между собой и оставлять плодовитое потомство и не способны скрещиваться с представителями других подобных совокупностей (и оставлять плодовитое потомство). Таким образом, подчеркивается важность не морфологической, а генетической общности между особями одного вида. По мнению выдающегося систематика и эволюциониста Эрнста Майра, сформулировавшего эту концепцию в середине XX века, видовой статус – это свойство популяций, а не индивидуумов (отдельная особь может «ошибиться» и скреститься с особью другого вида).

Несмотря на широкую известность и применимость биологической концепции вида, у нее есть свои недостатки. Главный из них заключается в том, что эта концепция не применима к бесполом организмам, у которых скрещивание между особями в принципе отсутствует. Применимость этой концепции к растениям спорна из-за обилия жизнеспособных межвидовых гибридов в этом царстве. Кроме того, биологическая концепция вида плохо применима к аллопатрическим (то есть не сосуществующим на одной территории) популяциям, поскольку проверить наличие репродуктивной изоляции между ними невозможно (экспериментальная проверка не даст реальной картины, так как нарушатся естественные репродуктивные барьеры). В частности, не ясен статус изолированных (например, островных) популяций, ведь многие из них могут считаться отдельными видами. Сам Э. Майр считал, что статус таких популяций не важен, с чем сложно согласиться.

**Критерии вида**<sup>1</sup>. Из концепции биологического вида вытекают конкретные критерии, позволяющие различать виды. Каждый из этих критериев в отдельности недостаточен для определения

---

<sup>1</sup> Общая биология..., 1993.



вида, но в совокупности они позволяют более или менее точно выяснить видовую принадлежность живого организма.

Один из важнейших – *морфологический критерий* – долгое время был главным и даже единственным. При использовании этого критерия обращают внимание на совокупность особенностей строения организма. Для различения двух видов важно обнаружение *хиагуса*, то есть разрыва в непрерывном изменении признака (у одного вида растения длина листа изменяется от 5 мм до 10 мм, а у другого – от 20 мм до 30 мм). Надо сказать, что различение близкородственных видов при помощи морфологического критерия часто затруднено.

*Генетический критерий* основан на том, что каждый вид имеет свойственный ему набор хромосом (*кариотип*), характеризующийся их определенным числом, формой, размером и структурой (то есть, прежде всего, совокупностью и порядком расположения генов). За последние годы развилось множество методов, значительно увеличивающих возможности генетического критерия, например, анализ последовательностей ДНК. Этот критерий также не абсолютен: к примеру, в пределах многих видов существуют *хромосомные расы* – совокупности особей с разными кариотипами (как у голубики).

*Эколого-географический критерий* опирается на то, что каждый вид имеет свою собственную среду обитания (экологическую нишу) и область распространения (ареал).

*Критерий репродуктивной изоляции*. Репродуктивная изоляция – основной механизм поддержания целостности генетической системы биологических видов, предотвращающий проникновение генетической информации извне. Отсутствие гибридизации между контактирующими популяциями – указание на их различную видовую принадлежность. Даже в тех случаях, когда межвидовая гибридизация происходит, это, как правило, не приводит к разрушению генетических систем скрещивающихся видов, благодаря пониженной жизнеспособности и/или плодовитости гибридов.

**Единственно верной концепции нет.** Из всего вышесказанного следует, что наивно было бы считать, что существует какая-либо «единственно правильная» концепция вида. У каждой

концепции есть своя область применения (для биологической концепции – это ныне живущие виды с перекрестным половым размножением) и практические сложности применения (для биологической концепции – определение возможности скрещивания между изолированными в пространстве популяциями). Может быть, стоит согласиться со словами выдающегося палеонтолога и палеоэколога В. В. Жерихина о том, что «вид – понятие настолько элементарное, что определить его через более простые понятия невозможно».

## 2. Географическое распространение организмов<sup>1</sup>

**Понятие об ареале.** Каждый таксон в данный момент времени характеризуется определенной областью распространения – *ареалом*. Понятие ареала применимо к таксонам всех рангов, но ниже мы будем обсуждать ареалы таксонов базового ранга – видов.



По конфигурации выделяют *сплошные* и *разорванные (дизъюнктивные) ареалы*, когда вид населяет изолированные участки. Под «изолированными участками» здесь понимают настолько удаленные друг от друга территории, что обмен частями растений, служащими для расселения или размножения, и миграции животных между ними чрезвычайно маловероятны.

**Сплошной ареал может превратиться в разорванный.** При изменении условий сплошной ареал может превращаться в разорванный. Изменения условий имеют разную природу. Вид может исчезнуть на определенной территории из-за изменений очертаний суши при поднятии уровня океана, при образовании горных систем, из-за деятельности человека или изменений климата.

Для многих организмов (скажем, для дриады – растений из семейства розоцветные) характерен арктоальпийский ареал (дриада распространена в тундрах

<sup>1</sup> По: Воронов, 1987.

Северного полушария, а также в высокогорьях Альп, Кавказа и Алтая).

По прошествии некоторого времени разорванный ареал, конечно же, может вновь стать сплошным.

**Границы ареала.** Границы ареала могут быть *эдафическими* (например, соответствовать распределению определенного типа почв), *конкурентными*, когда вид дошел до пределов, на которых он встретился с более конкурентоспособным видом, *климатическими*, наконец, они могут представлять собой те *естественные границы*, за которые вид не может проникнуть (горный хребет, океан). Границы ареалов могут изменяться во времени: расширяться, если вид еще не успел дойти до естественных границ своего ареала, и сужаться, если вид находится под действием неблагоприятных факторов. Границы ареала могут сужаться и расширяться периодически, оставаясь в среднем неизменными, что связано с изменением условий существования на границе ареала.

Периодические изменения уровня воды в озерах Казахстана и Средней Азии вызывают пульсацию южной границы ареалов многих видов водоплавающих птиц.

**Размеры ареала.** Размеры ареалов могут быть различными. Имеются весьма обширные ареалы, покрывающие почти весь земной шар – виды с такими ареалами называются *космополитными* (например, пастушья сумка<sup>1</sup>) – и совсем маленькие, характеризующие *эндемичные виды* (например, растение из семейства сложноцветные – тридактилина Кирилова – обитает только на южном побережье оз. Байкал).

**Реликтовые виды.** Виды, входившие в состав исчезнувших, широко распространенных в прошлом флор и фаун, называются *реликтами*. *Географические реликты* – это своего рода остатки прошлых эпох.

---

<sup>1</sup> Чаще космополитами являются таксоны более высокого, чем вид, ранга. Среди животных это, например, веслоногие ракообразные, среди растений – семейства злаки и сложноцветные.

Ветреница дубравная, свойственная широколиственным лесам, в части своего ареала встречается в ельниках (именно здесь она является реликтом). Можно полагать, что широколиственный лес здесь сменился еловым, и вслед за широколиственными породами вымерли их спутники за исключением местами сохранившейся ветреницы.

Географическими реликтами могут быть свидетели иного, чем сейчас, распределения океанов, типов грунтов и так далее.

Присутствие в солоноватых внутренних водоемах такого приморского растения, как руппия, говорит о том, что эти водоемы в прошлом были соединены с морем.

Наконец, географические реликты могут соответствовать эпохам с иным климатом.

Реликтами ледникового периода богаты болотца с выходами холодных ключей в жарких казахстанских степях, где сохранились сфагновые мхи и росянка круглолистная, распространенные сейчас значительно севернее.

Реликты обильны там, где климатические условия, благодаря местным особенностям, сходны с характерными для основного ареала этого вида (такие области называют *рефугиумами*).

Под защитой Большого Кавказского хребта сохранилось большое число реликтов третичного периода, значительно более влажного и теплого, чем современная эпоха (таких как тис ягодный или инжир).

Виды, принадлежащие к большей частью исчезнувшим, а ранее широко распространенным таксонам более высокого ранга, называются *филогенетическими реликтами*.

В юрском периоде был широко распространен целый класс голосеменных растений – гинкговые, от которого к настоящему времени сохранился только один вид – гинкго двулопастный.

**Современные ареалы отражают историю своего формирования.** Ареалы отражают не только условия существования

организмов, но и историю своего формирования: район происхождения таксона, время его расселения, действие естественных преград. Существует две взаимодополняющие модели формирования ареалов. А. Уоллес считал, что способности организмов к расселению не влияют существенно на их ареалы, главное – это процессы образования и вымирания таксонов. Согласно Дж. Гукеру, основную роль в формировании ареала играет, напротив, расселение таксона (то есть наличие естественных преград и пути их преодоления).

Прежние и современные очертания континентов и океанов, несомненно, во многом определяют распределение земной биоты. Представления о прошлом планеты неоднократно менялись, каждая из точек зрения казалась в свое время правдоподобной и давала какие-то обоснования современного распределения растений и животных. Одной из первых теорий, объясняющих географическое распределение организмов, была *теория мостов суши*, популярная в XIX веке. Согласно этой теории, наблюдаемое в настоящее время сходство биоты различных изолированных участков суши объясняется тем, что эти регионы были соединены в прошлом континентальными «мостами». Так, биотическое сходство между Индостаном, о. Шри-Ланка, Мадагаскаром и Африкой объяснялось существованием материка Лемурии, соединявшего эти территории. Родственные связи флоры Западной Африки и Южной Америки объяснялись существованием Южной Атлантиды, сходство биоты Северной Америки и Восточной Азии – существованием Берингии и т. д. Однако с современных геологических позиций только последнее предположение получило подтверждение, а в общем теория мостов суши была отвергнута на основании исследований океанического дна. На смену ей пришла *теория фиксизма*, согласно которой основные очертания суши и океана всегда оставались неизменными в общих чертах. Однако эта теория не в состоянии объяснить многие разрывы ареалов, которые, скорее всего, возникли в результате заметных изменений взаимного расположения океанов и континентов. Подобные соображения заставили биологов, но прежде всего немецкого геофизика Альфреда Вегенера, уже в начале XX века предположить, что

в ходе истории Земли *материки меняли свое положение*. Позже сведения о подвижности тектонических плит земной коры, а также различные данные тектоники, сейсмологии, геофизики и других дисциплин подтвердили эту гипотезу. Согласно современным взглядам, в палеозое все материки составляли единую сушу – Пангею, позже связи между материками стали постепенно прерываться. Эта теория объясняет множество биогеографических фактов, таких как миграция угрей на икрометание из рек Европы и Северной Америки в один район (Саргассово море), наличие представителей американского семейства кактусовых в лесах Западной Африки и многие другие.

**Климатические условия прошлого также влияют на ареалы.** Климатические изменения происходили намного быстрее, чем меняли свое положение массивы суши, и в современной картине географического распространения организмов многое отражает климатические флуктуации прошлого.

**Заселение ледниковых ландшафтов<sup>1</sup>.** Так, во время плейстоценовых оледенений (1,8 млн – 10 000 лет назад) границы распространения бореальных видов периодически смещались к югу, чтобы опять отодвинуться на север при отступлении ледника, что не могло не отразиться на современном распространении многих из этих видов. Современные геологические исследования свидетельствуют о том, что когда с севера наступал ледник, некоторые высокоширотные области оставались свободными ото льда. До настоящего времени ведутся жаркие споры о том, могли ли бореальные виды выживать на территории оледенения, в этих не покрытых ледником областях (*нунатаках*, как вслед за эскимосами их называет ученый мир), или же заселение ледниковых ландшафтов каждый раз начиналось «с чистого листа». Основные аргументы в пользу «гипотезы нунатаков» следующие: (1) существование эндемичных для подвергавшихся оледенениям территорий видов растений, которые не могли возникнуть за короткое послеледниковое время, и (2) способность многих организмов к распространению на большие

---

<sup>1</sup> Brochmann C. et al. Glacial survival or tabula rasa? The history of North Atlantic biota revisited // Taxon. 2003. V. 52. P.417–450.

расстояния. Однако число эндемичных видов северных растений, по-видимому, значительно завышено за счет придания видového статуса экологическим формам. Оставшиеся эндемики в основном представляют собой самоопыляющиеся или апомиктические полиплоиды, которые могли возникнуть за 10 000–20 000 лет, прошедших со времени последнего оледенения. Кроме того, усовершенствованные методы поиска, анализа и датирования ископаемых биологических остатков (особую роль при этом играет анализ ископаемой пыльцы), а также недавние успехи молекулярных исследований свидетельствуют о том, что мы недооценивали способность многих видов к быстрому перемещению на большие расстояния. В последнее время показано, что ледниковые территории заселялись, как только ледник отступал, это справедливо даже для «неподвижных» растений.

Теперь хорошо изучено изменение границы леса при отступлении ледника в Северной Америке<sup>1</sup>. Первой устремилась за отступающим ледником ель, за ней последовала смолистая сосна, в течение нескольких тысячелетий продвигавшаяся на север со средней скоростью 350–500 метров в год. Веймутова сосна «отправилась в путь» примерно тысячелетием позже – вместе с дубом. К числу расторопных переселенцев принадлежала и тсуга, она распространялась со средней скоростью 200–300 м/год и появилась в большинстве точек примерно через тысячу лет после веймутовой сосны. Каштан продвигался сравнительно медленно (в среднем около 100 м/год), но, добравшись до новых мест, становился доминирующим видом.

---

<sup>1</sup> Бигон и др., 1989.

## Рекомендуемая литература

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. Пер. с англ. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
- Воронов А. Г. Биogeография с основами экологии. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1987. 264 с.
- Гиляров А. М. Популяционная экология: Учебное пособие. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Гиляров А. М. Экология биосферы: Учебное пособие. М.: Изд-во МГУ, 2016. 160 с.
- Дажо Р. Основы экологии. Пер. с фр. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
- Жерихин В. В. Избранные труды по палеoэкологии и филогенетике. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. 542 с.
- Нинбург Е. А. Введение в общую экологию (подходы и методы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 138 с.
- Небел Б. Наука об окружающей среде: Как устроен мир. В 2-х т. Пер. с англ. М.: Мир, 1993. Т. 1. 424 с.; Т. 2. 336 с.
- Одум Ю. Экология. В 2-х т. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.
- Общая биология: Учебник для 10–11 классов школ с углубленным изучением биологии (раздел «Экология»)/ А. О. Рувинский, Л. В. Высоцкая, С. М. Глаголев и др. Под ред. А. О. Рувинского. М.: Просвещение, 1993. 544 с.
- Соколов В. Е., Филонов К. П., Нухимовская Ю. Д., Шадрин Г. Д. Экология заповедных территорий России. М.: Янус-К, 1997. 567 с.
- Чернова Н. М., Былова А. М. Экология: Учебное пособие для студентов биологических специальностей педагогических институтов. 2-е изд., перераб. М.: Просвещение, 1988. 272 с.
- Чернова Н. М., Галушин В. М., Константинов В. М. Основы экологии: учебник для 10 (11) классов общеобразовательных учреждений / Под ред. Н. М. Черновой. 7-е изд., стереотип. М.: Дрофа, 2003. 304 с.



# Предметный указатель

- абиотический фактор 11
- абиссаль 104
- агроценоз 85
- агроэкосистема 88
- азотфиксация 85
- альбедо 93
- аменсализм 40
- антропогенный стресс 111
- апвеллинг 102
- ареал 9
- батияль 104
- бенталь 103
- бентос 76
- биогенные элементы 95
- биогеохимический цикл 95
- биогеоценоз 51
- биом 51
- биомасса 56
- биоразнообразие 66
- биосфера 90
- биосферный заповедник 123
- биотические факторы 11
- биоценоз 51
- борьба с вредителями 87
- бочка Либиха 14
- буферная зона заповедника 123
- вид 113
- видовое богатство 66
- видовое разнообразие 67
- виолент 31
- водоем 74, 78, 79
- водоток 75
- возрастная структура популяции 19
- Всемирная стратегия охраны природы 116
- гербицид 86
- гильдия 40
- гиполимнион 75
- гипотеза Геи 93
- глобальное потепление 92
- группировка 51
- гуано 101
- демографическая пирамида 19
- денитрификация 99
- детрит 58
- динамические характеристики 23
- диск Секки 73
- дождевой тропический лес 81
- доминантный вид 65
- жертва 41
- заказник 121
- закон конкурентного исключения 47
- закон толерантности 14
- заповедник 121
- зооксантеллы 106
- зоохория 40
- изотоп 60
- инвазионный вид 113
- клеттопаразитизм 42
- климаксное сообщество 69

когорта 19  
 комменсализм 40  
 конкуренция 42  
 консорция 64  
 консумент 54  
 копрофаг 83  
 коралловый риф 105  
 коэффициент сходства 67  
 Красная книга 117  
 кривая выживания 28  
 круговорот  
   – азота 98  
   – веществ 55  
   – воды 99  
   – кислорода 100  
   – углерода 96  
   – фосфора 101  
   – серы 101  
 лентическая экосистема 75  
 лимитирующий фактор 14  
 литораль 103  
 логистическая модель 26  
 лотическая экосистема 75  
 макрофит 77  
 мангровые заросли 105  
 межвидовое взаимодействие 39  
 мезотрофный водоем 79  
 метод мечения 17  
 метод светлых и темных  
   склянок 77  
 метод стерильных самцов 87  
 мозаичность 64  
 мониторинг 72, 119  
 моноклимакс (концепция) 71  
 мутуализм 40  
 национальный парк 120  
 нейстон 77  
 нейтрализм 40  
 нектон 77  
 нитрификация 99  
 ноосфера 111  
 олиготрофные водоемы 79  
 оптимум 12  
 особо охраняемая природная  
   территория 119  
 охранный зона заповедника 123  
 оценка продуктивности  
   – макрофитов 78  
   – планктона 77  
 памятник природы 121  
 паразитизм 41  
 парниковый эффект 91  
 парцелла 64  
 пациент 32  
 пелагиаль 103  
 перифитон 77  
 пестициды 86  
 пионерный вид 70  
 планктон 77  
 плотность популяции 18  
 подземное озеро 80  
 поликлимакс (концепция) 71  
 популяция 9  
 правило минимума 14  
 природный парк 120  
 продукция  
   – первичная 56  
   – вторичная 56  
   – чистая 56  
 продуцент 54  
 прозрачность воды 73  
 пространственное распределение  
   организмов 20  
 протокооперация 41  
 псевдопопуляция 10  
 равновесная теория островной  
   биогеографии 68  
 равновесное число видов 68  
 редкие виды 65  
 редуцент 54  
 реликт 130  
 ресурсы 11  
 рефугиум 131  
 саранча 34

симбиоз 41  
синхронизирующий фактор 35  
случайное распределение 21  
соленое озеро 80  
сообщество 51  
стенобионт 12  
стратегия выживания 30  
    – К-стратегия 31  
    – r-стратегия 30  
структура экосистемы  
    – горизонтальная 64  
    – вертикальная 64  
сублитораль 104  
сукцессия  
    – первичная 70  
    – вторичная 71  
супралитораль 103  
температурная  
    стратификация 75  
термоклин 76  
толерантность 12  
топические связи 39  
травяные биомы 82  
тропические леса 84  
трофическая пирамида 62  
трофическая сеть 59  
трофические взаимодействия 39  
трофический каскад 58  
трофический уровень 57  
условия среды 11  
фабричные связи 40  
фитопланктон 8  
фитофаг 37  
фитоценоз 51  
форезия 40  
форические связи 40

хемосинтез 55  
хищник 41  
«цветение воды» 80  
цепь  
    – детритная 58  
    – трофическая 57  
    – пастбищная 57  
    – пищевая 57  
Черная книга 113  
численность популяции 17  
эврибионт 12  
эвтрофикация водоемов 81  
эвтрофный водоем 79  
эдификаторный вид 70  
экологическая ниша 15  
    – реализованная 15  
    – фундаментальная 15  
экологическая экспертиза 117  
экологический фактор 10  
    – антропогенный 11  
    – природный 11  
экологический кризис 106  
    – антропогенный 113  
экология 5  
экосистема 51, 64  
экотон 51  
эксплерент 32  
эксплуатация 41  
экспоненциальный рост  
    численности 24  
экстрасоматические органы 110  
эндемик 120  
эпилимнион 75  
эталонный природный объект 119  
ядерный вид консорции 64  
ярус 65

# Оглавление

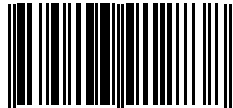
Предисловие .....	3
Введение .....	5
Глава 1. Популяционная экология .....	7
Глава 2. Экология экосистем .....	51
Глава 3. Экология биосферы .....	90
Глава 4. Охрана природы .....	109
Приложение 1. Концепции вида .....	125
Приложение 2. Географическое распространение организмов .....	129
Рекомендуемая литература .....	135
Предметный указатель .....	136

Экология – модное в наши дни слово. Под этим термином часто понимают науку об охране и рациональном использовании природы, а подчас и состояние окружающей среды. Цель этой небольшой книги – познакомить читателей с научными основами современной фундаментальной экологии – науки о совокупности взаимоотношений живых организмов друг с другом и со средой их обитания.

В отличие от школьных учебников, здесь все разделы фундаментальной экологии изложены на профильном уровне, без чрезмерного внимания к прикладным аспектам. Все обсуждаемые понятия проиллюстрированы многочисленными примерами из современных научных работ, при этом, однако, удалось обойтись без громоздких математических формул.

Четкость изложения при чрезвычайно сжатом объеме дает возможность легко освоить (или освежить в памяти) большой объем основополагающих экологических понятий.

ISBN 978-5-4439-1273-8



9 785443 912738 >