



УДК 574  
ББК 28.080  
Э40

*Рецензенты:*

доктор биологических наук, профессор В.Г. Артюхов  
(Воронежский государственный университет);  
доктор сельскохозяйственных наук, профессор В.Ф. Фирсов  
(Мичуринский государственный аграрный университет)

*Разделы написаны:*

1, 10 — Ю.И. Житиным; 2, 8 — О.М. Кольцовой;  
3 — Э.В. Харьковской; 4, 5 — Н.И. Придворевым;  
6, 7 — О.А. Зотовой; 9 — О.В. Бондарчук,  
О.П. Негрбовым.

Экология: Учебное пособие / Под ред. Ю.И. Жи-  
Э40 тина. — М.: Академический Проект; Трикста,  
2008. — 283 с. — (Gaudeamus).

ISBN 978-5-8291-1004-8 (Академический Проект)  
ISBN 978-5-902358-47-3 (Трикста)

В учебном пособии излагаются вопросы истории экологии, строения биосферы и экосистем, описаны источники и потоки энергии в биогеоценозах, биогеохимические циклы, популяции, динамика и развитие экосистем, их устойчивость.

Для студентов высших сельскохозяйственных учебных заведений.

УДК 574  
ББК 28.080

© Житин Ю.И., Кольцова О.М., Харьковская Э.В., Придворев Н.И., Зотова О.А., Бондарчук О.В., Негрбов О.П., 2008.

© Оригинал-макет, оформление.  
Академический Проект, 2008

© Трикста, 2008

ISBN 978-5-8291-1004-8

ISBN 978-5-902358-47-3

Дисциплина «Экология» преподается практически во всех вузах Российской Федерации. В последние годы опубликовано много учебников и учебных пособий: А.С. Степановских. Экология. (2000); В.А. Радкевич. Экология. (1998); Н.И. Простаков. Биозкология. (1999); Т.А. Акимова, В.В. Хаскин. Экология. (1999); П.И. Николайкин, Н.Е. Николайкина, О.П. Мелехова. Экология. (2005); Н.М. Чернова, А.М. Былова. Общая экология. (2004) и др., в которых раскрываются преимущественно вопросы аутэкологии или антропогенного воздействия на окружающую среду.

Количество информации в области экологии возрастает очень быстро. Исчерпывающее изучение литературных данных уже давно стало невозможным.

В данном учебном пособии авторы стремились раскрыть наиболее существенные проблемы современной экологии: особенности функционирования экосистем и их развития, механизмы и факторы, обуславливающие устойчивость экосистем, источники и виды используемой энергии в биогеоценозах и особенности их потоков. Большое внимание уделено биогеохимическим циклам, лимитирующим факторам и популяциям.

**■ 1.1. Краткая история экологии**

---

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

С позиций экологии под средой подразумевают природную среду, как естественную, так и измененную человеком в результате его производственной деятельности (нарушенную, загрязненную и т. п.), т. е. среду жизни организмов, включая человека — обитателя воздушной среды. Различают четыре среды жизни: две мертвые — воду и воздух, одну биокосную — почву и одну живую — организм.

Классическое определение экологии как науки о взаимодействии организмов со средой обитания сохраняется, но на современном этапе трансформируется в область знаний о природных и природно-антропогенных системах, содержащих живые компоненты, принципах регулирования таких систем в процессе природопользования.

Экология приобрела практический интерес еще на заре развития человечества. В примитивном обществе каждый индивидуум, для того чтобы выжить, должен был иметь определенные знания об окружающей среде или о силах природы, растениях и животных.

Как и другие области знаний, экология развивалась непрерывно, но неравномерно на протяжении истории человечества. По дошедшим до нас орудиям охоты, наскальным рисункам о способах культивирования растений, ловли животных, обрядам люди еще на заре становления человечества имели отдельные представления о повадках животных, образе их жизни, местах произрастания растений, о способах выращивания и ухода за ними, сроках их сбора. Некоторые сведения подобного рода находим в сохранившихся памятниках древнеегипетской, индийской, тибетской культур. В индийских эпических сводах «Рамаяна» и «Махабхарата» (VI—II вв. до н. э.) приведены сведения об образе жизни около 50 видов животных с указанием их местообитания, питания, размножения, суточной активности. В рукописных книгах Вавилонии есть описания способов обработки земли, указывается время посева культурных растений, перечисляются птицы и животные, вредные для земледелия.

В трудах древнегреческих мыслителей на рубеже нашей эры (Аристотель, Эмпедокл, Теофраст) имеются сведения о связи растений и животных, экологическая классификация животных, сведения об их питании. Теофраст заложил основы геоботаники, подметил изменение окраски животных и ее приспособительное значение.

В Средние века интерес к изучению природы ослабевает, заменяясь господством схоластики и богословия.

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

В XVII—XVIII вв. в работах, посвященных отдельным группам живых организмов, экологические сведения зачастую составляли значительную часть, например, в трудах А. Реомюра о жизни насекомых (1734), Л. Трамбле о гидрах и мшанках (1744). Антон ван Левенгук, более известный как один из первых микроскопистов, был пионером в изучении пищевых цепей и регуляции численности организмов. По сочинениям английского ученого Р. Брэдди видно, что он имел четкое представление о биологической продуктивности. Химиком Р. Бойлем был поставлен первый экологический эксперимент по влиянию низкого атмосферного давления на животных. Глубокие мысли о влиянии внешней среды на организмы высказывали М.В. Ломоносов и А.А. Каверзнев. Известный ученый-агроном А.Т. Болотов еще в 1780 г. разработал первую классификацию местообитаний травянистых растений, а русский академик П.С. Паллас (1741—1811) проделал аналогичную работу над животными и написал первый зоогеографический очерк России. В 1798 г. Т. Мальтус описал уравнение экспоненциального роста популяции, на основе которого строил свои демографические концепции.

В начале XIX в. французский естествоиспытатель Жан-Батист Ламарк (1744—1829) изложил теорию, согласно которой виды растений и животных постоянно изменяются под воздействием меняющихся условий внешней среды. А. Гумбольдт (1769—1859) на основе своих многолетних наблюдений показал значение климатических условий для распределения растений. Им был сформулирован принцип географической зональности в распределении растительности на Земле. Он впервые выделил в мире растений predeterminedенные внешней средой (экологически детерминированные) жизненные формы. Экологическое направление в зоологии лучше других было сформулировано русским ученым К.Ф. Рулье (1814—1858). Он считал необходимым развитие особого направления в зоологии, посвященного всестороннему изучению и объяснению жизни животных, их сложных взаимоотношений с окружающим миром. Именно Рулье дал исчерпывающее определение экологической среды: «Под наружными условиями мы разумеем все то, что действует на жи-

вотных снаружи, т. е. воздух, температуру, воду, почву, растущие на земле растения, живущих на ней животных и самого человека, когда они действуют на какое-либо животное». Ч. Дарвин в книге «Происхождение видов» (1859) показал, что «борьба за существование» в природе приводит к естественному отбору и является движущим фактором эволюции.

Термин «экология» впервые употребляется в научной переписке американским натуралистом Г. Торо в 1859 г. Немецкий биолог Эрнст Геккель в 1866 г. в книге «Всеобщая морфология организмов» дал первое общее определение экологии: «Это познание экономики природы, одновременное исследование всех взаимоотношений живого с органическими и неорганическими компонентами среды, включая непременно неантагонистические и антагонистические взаимоотношения растений и животных, контактирующих друг с другом».

Во второй половине XIX столетия содержанием экологии являлось главным образом изучение образа жизни животных и растений, их адаптивности к климатическим условиям: температуре, световому режиму, влажности и т. д. Датский ботаник Е. Варминг в книге «Ойкологическая география растений» (1895) излагает основы экологии растений, четко формулирует ее задачи. А.Н. Бекетов в работе «География растений» (1896) впервые сформулировал понятие биологического комплекса как суммы внешних условий, установил связь особенностей анатомического и морфологического строения растений с их географическим распространением. Им же были детально разработаны вопросы межвидового и внутривидового взаимоотношений организмов. Учение о растительных сообществах обособилось в отдельную область ботанической экологии. Значительная роль здесь принадлежит русским ученым С.И. Коржинскому и И.К. Пачоскому, назвавших новую науку фитосоциологией, переименованную позднее в фитоценологию, а затем в геоботанику.

В конце 70-х годов XIX в. параллельно с данными исследованиями возникло новое направление. Немецкий гидробиолог К. Мебиус в 1877 г. на основе изуче-

ния устричных банок Северного моря обосновал представление о биоценозе как о глубоко закономерном сочетании организмов в определенных условиях среды. Биоценозы, или природные сообщества, по К. Мебиусу, обусловлены длительной историей приспособления видов друг к другу и к сходной экологической обстановке. Он утверждал, что всякое изменение в каком-либо из факторов биоценоза вызывает изменения в других факторах последнего. Американский биолог Форбс в 1887 г. опубликовал свой классический труд об озере как «микрокосме». В конце прошлого века В.В. Докучаевым (1846—1903) было создано учение о почве как «самостоятельном естественно-историческом теле, которое является результатом совокупной деятельности: а) грунта, б) климата, в) растений и животных, г) возраста страны и отчасти д) рельефа». В целом его работы легли в основу геоботанических исследований, положили начало учению о ландшафтах, дали толчок широким исследованиям взаимоотношений растительности и почвы. Идея В.В. Докучаева о необходимости изучения закономерностей жизни природных комплексов получила дальнейшее развитие в книге видного лесоведа Г.Ф. Морозова «Учение о лесах», в учении В.Н. Сукачева о биогеоценозах. К началу XX столетия экология сформировалась как самостоятельная научная дисциплина.

В начале XX столетия сформировались экологические школы гидробиологов, фитоценологов, ботаников и зоологов, в каждой из которых развивались определенные стороны экологической науки. В 1910 г. на III Ботаническом конгрессе в Брюсселе экология растений разделилась на экологию особей и экологию сообществ. По предложению швейцарского ботаника К. Шретера экология особей была названа аутэкологией (от греч. «аутос» — сам и экология), а экология сообществ — синэкологией (от греческой приставки «син», обозначающей вместе). Такое деление вскоре было принято и в зооэкологии. Появились первые экологические сводки: руководство к изучению экологии животных Ч. Адамса (1913), книга В. Шелфорда о сообществах наземных животных (1913) и др.



В Швейцарии, в Берне, в 1913 г. проводится международная конференция по охране природы с участием представителей 18 стран. Первое учреждение по охране природы в России создано в 1912 г. как Природоохранительная комиссия при Русском географическом обществе.

В 1913 — 1920 гг. были организованы экологические научные общества, основаны журналы. Экологию начали преподавать в ряде университетов. После разно-сторонних исследований к 30-м годам XX столетия определились основные теоретические представления в области биоценологии: о границах и структуре биоценозов, степени устойчивости, возможности саморегуляции этих систем. Углублялись исследования типов взаимосвязи организмов, лежащих в основе существования биоценозов. Проблему взаимодействия живых организмов с неживой природой подробно разработал В.И. Вернадский (1863 — 1945). Он обосновал ведущую роль живых организмов в геохимических процессах и биосфере.

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

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

В 30 — 40-х годах XX столетия появились новые сводки по экологии животных, где излагались теоретические проблемы общей экологии: К. Фридерикса (1930), Ф. Боденгеймера (1935) и др. В развитие общей экологии значительный вклад внес Д.Н. Кашкаров (1878 — 1941). Ему принадлежат такие книги, как «Среда и сообщество», «Жизнь пустыни». Он является автором первого учебника в нашей стране по основам

экологии животных (1938). По инициативе Д.Н. Кашкарова регулярно издавался сборник «Вопросы экологии и биоценологии». В этот период оформилась новая область экологической науки — популяционная экология. Английский ученый Ч. Элтон в книге «Экология животных» (1927) переключает внимание с отдельного организма на популяцию как единицу, которую следует изучать самостоятельно.

На этом уровне выявляются свои особенности экологической адаптации и регуляции.

На развитие популяционной экологии в нашей стране оказали влияние С.А. Северцов, Е.Н. Синская, И.Г. Серебряков, М.С. Гиляров, Н.П. Наумов, Г.А. Викторов, Т.А. Работнов, А.А. Уранова, С.С. Шварц и др. Е.Н. Синская (1948) провела исследования по выяснению экологического и географического полиморфизма видов растений. И.Г. Серебряковым была создана новая, более глубокая классификация жизненных форм. М.С. Гиляров (1949) выдвинул предположение, что почва послужила переходной средой в завоевании членистоногими суши. Исследования С.С. Шварца эволюционной экологии позвоночных животных привели к возникновению палеэкологии, задачей которой является восстановление картины образа жизни вымерших форм.

В начале 40-х годов XX столетия в экологии возникает новый подход к исследованиям природных экосистем. Английский ученый А. Тенсли в 1935 г. в работе «Правильное и неправильное использование концепций и терминов в экологии растений» ввел в экологию термин «экологическая система». В 1942 г. В.Н. Сукачев обосновал представление о биогеоценозе. Здесь нашла отражение идея единства совокупности организмов с абиотическим окружением, закономерностей, лежащих в основе всего сообщества и окружающей неорганической среды — круговороте вещества и преобразованиях энергии. Начались работы по точному определению продуктивности водных сообществ (Г.Г. Вишберг, 1936). В 1942 г. американский ученый Р. Линдеман изложил основные методы расчета энергетического баланса экологических систем. С этого периода стали принципиально возможными расчеты и

прогнозирование предельной продуктивности популяций и биоценозов в конкретных условиях среды. Развитие экосистемного анализа привело к новой экологической основе учения о биосфере, принадлежащего крупнейшему ученому В.И. Вернадскому, который в своих идеях намного опередил современную ему науку. Биосфера предстала как глобальная экосистема, стабильность и функционирование которой основаны на экологических законах обеспечения баланса вещества и энергии.

В 50–90-х годах XX столетия вопросам экологии посвящены работы видных отечественных и зарубежных исследователей, таких как Р. Даждо (Основы экологии, 1975), Р. Риклефс (Основы общей экологии, 1979), Ю. Одум (Основы экологии, 1975; Экология, 1986), М.И. Будыко (Глобальная экология, 1977), Ю.А. Израэль (Экология и контроль природной среды, 1984), Ю.М. Свиржев (Устойчивость биологических сообществ, 1978), С.С. Шварц (Экологические закономерности эволюции, 1980) и др.

## **1.2. Предмет и подразделения экологии**

В настоящее время, кажется, никто не оспаривает то утверждение, что экология имеет дело с природной средой на земле. Тем не менее существуют разноречивые толкования предмета и методологии этого научного направления. Все чаще (особенно в средствах массовой информации, а также в высказываниях политических деятелей) звучит вульгаризированная трактовка экологии как изучения только гигиенических аспектов состояния окружающей среды, а нередко и просто как уровня ее техногенного загрязнения. Популярность подобных толкований вполне можно понять, т. к. они легко воспринимаются на уровне обыденного сознания; в то же время нельзя пренебрегать опасностью распространения столь упрощенного подхода к одной из важнейших и сложнейших научных проблем современности. При таком подходе создается иллюзия возможности разрешения тонких экологических проблем сугубо техническими средствами (безотходные техно-

логии, очистные сооружения и т. п.), что принципиально неверно. Безусловно, решение экологических проблем невозможно без привлечения новых технологий, но отнюдь не исчерпывается этим.

С другой стороны, существует широкое толкование экологии как некоего обширного комплекса научных направлений, включающего в себя экономику, социологию, медицину, географию, геологию, ряд технологических дисциплин. Несмотря на то что для развития любого научного направления совершенно необходимо взаимодействие с другими областями знания, трактовка экологии в качестве столь грандиозного конгломерата научных направлений полностью размывает ее границы и лишает экологию собственного предмета и методологии.

Все стали «экологами». Такого взрыва профанации знания не было в истории человечества. Утерян даже смысл структуры экологического цикла наук. Раз все «экологи», то почти все стали называть «экологией», в том числе и охрану природы, и охрану окружающей среды. При этом начисто были смешаны и два последних понятия.

Общим для двух упомянутых выше точек зрения на экологию как отрасль знаний является недооценка ее стержневой составляющей — изучения живого вещества как главного компонента любого природного комплекса.

Возникает вопрос: является ли экология строго биологической наукой, поскольку предмет ее исследования (экосистема) состоит из живого (организмы) и неживого (косного) вещества, причем по массе доля косного вещества во много раз превышает долю живого? Однако живое и косное вещество в экосистеме не изолированы; наоборот, они составляют как бы одно вещество, которое В.И. Вернадский назвал биокосным, включая сюда природную воду, почву. Такие биокосные вещества обязательно имеют в своем составе систему самосохранения в виде совокупности растений и животных, микроорганизмов, без которых вода и почва становятся мертвыми и их функциональная роль в экосистеме прекращается. И здесь не имеет значения то, что масса живого вещества не составляет и

сотой доли процента массы воды или почвы; важна активность живого вещества во взаимодействии с большим объемом косной массы. С другой стороны, экологию мало интересует все многообразие процессов, идущих в косном окружении сообществ, скрупулезно изучаемых физикой, химией, геологией и другими небиологическими науками. Экология призвана обращать внимание только на те стороны и грани косной материи, которые влияют на общие функциональные процессы в живых сообществах.

Вероятно, лучше всего можно определить содержание современной экологии исходя из концепции уровней организации, которая составляет своеобразный «биологический» спектр (рис. 1).

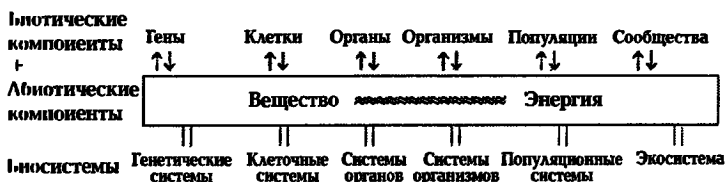


Рис. 1. Спектр уровней организации

Сообщество, популяция, организм, орган, клетка и ген — основные уровни организации жизни. На рис. 1 они расположены в иерархическом порядке (ступенчатым рядом) — от крупных систем к малым. На каждой ступени или уровне в результате взаимодействия с окружающей средой (энергией и веществом) возникают характерные функциональные системы. Под системой подразумевается «упорядоченно взаимодействующие и взаимозависимые компоненты, образующие единое целое». По мере объединения компонентов в более крупные функциональные единицы у этих новых единиц возникают новые (эмерджентные) свойства, отсутствующие на предыдущем уровне. Такие качественно новые, эмерджентные свойства экологического уровня нельзя предсказать исходя из свойств компонентов, составляющих этот уровень. Рассматриваемый принцип можно выразить иным способом исходя из понятия о несводимых свойствах, суть которого заключается в том, что свойства целого

невозможно свести к сумме свойств его частей. То есть идеальное изучение какого-либо уровня системы включает изучение трехчленной иерархии: системы, подсистемы (соседний нижний уровень) и надсистемы (следующий верхний уровень). Каждый уровень системы характеризуется собственными, присущими только ему свойствами, а кроме того, обладает суммой свойств входящих в него подсистем — компонентов. Предметом изучения экологии являются те системы, которые расположены в правой части спектра, т. е. системы выше уровня организма (популяционные и экологические системы). Самой крупной и наиболее близкой к идеалу по «самообеспечению» является биосфера. Она включает все живые организмы, находящиеся во взаимодействии с физической средой земли.

Вероятно, более правильно рассматривать экологию как науку о закономерностях формирования, развития и устойчивого функционирования биологических систем разного ранга в их взаимоотношениях с условиями среды.

К основным традиционным направлениям экологии в соответствии с современными представлениями о ее структуре как биологической науке можно отнести физиологическую экологию (аутэкологию), изучающую реакции целого организма на изменения в среде; популяционную экологию (демэкологию), изучающую закономерности экологических процессов, происходящих на популяционном, групповом уровне организации живого вещества; экологию сообществ и биогеоценологию (синэкологию), изучающих закономерности функционирования экосистем. Эти направления формируют базу для развития сравнительно новых, находящихся в стадии становления отраслей экологии, таких как глобальная экология, пытающаяся решить проблемы биосферы в целом, и др. (рис. 2). Все перечисленные направления тесно связаны с классическими отраслями биологии, такими как ботаника, зоология, физиология, генетика, энтомология и др.

По отношению к предмету изучения экологию подразделяют на экологию микроорганизмов, грибов, растений, животных, человека.

По средам и компонентам различают: экологию суши, пресных водоемов, морскую, Крайнего Севера, высокогорий и др. По подходам к предмету выделяют аналитическую и динамическую экологию. По отраслевому признаку обособливают сельскохозяйственную, промышленную и др. экологии (рис. 2).

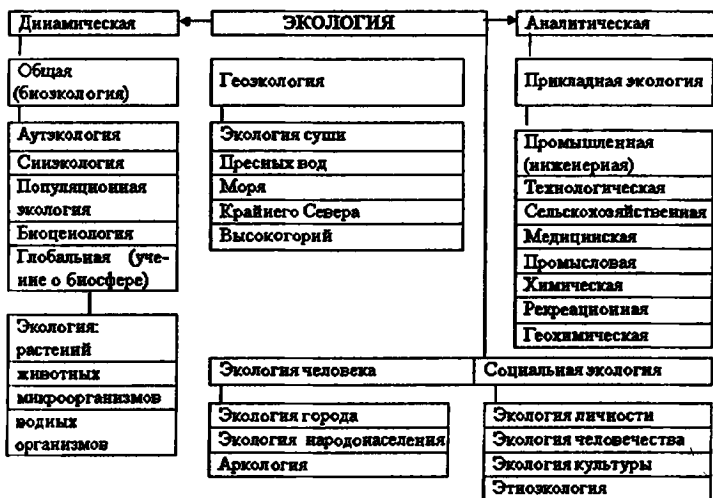


Рис. 2. Структура современной экологии

Возникают такие дисциплины, как экологическая морфология, экологическая систематика, экологическая биогеография, а также экологическая палеонтология, изучающая закономерности размещения комплексов ископаемых организмов в связи с экологическими условиями, палеоэкология, наука об экологических условиях прошлого Земли, экологическая генетика и др. Многие из них, по существу, не входят в экологию как науку об экологических системах.

### 1.3. Главные проблемы и задачи

Главная задача современной экологии как науки — консолидация различных ее разделов и огромного фактического материала на единой теоретической платформе, сведение их в систему, отражающую все стороны

реальных взаимоотношений природы и человеческого общества. Это необходимо для понимания современных экологических проблем планеты, выработки новой экологической идеологии и методологии, правильной организации экологического образования и практической деятельности в области природопользования.

**Глобальные проблемы.** Природа в целом сама по себе не знает экологических проблем в их сегодняшнем понимании. Если они и возникали у некоторых групп организмов, то решались, как правило, медленным эволюционным путем на протяжении очень больших промежутков времени, когда замена одних форм другими для всей природы была почти незаметна. В отличие от этого *экологические проблемы человечества стали весьма существенными проблемами всей природы на Земле.*

*1. Объем антропогенного воздействия на природу и окружающую человека среду в XXI в. стал слишком велик и приблизился к пределу устойчивости биосферы, а по некоторым параметрам и превзошел его. Проявления и свидетельства этого многообразны:*

- резкое сокращение площади ненарушенных естественных экосистем, их существенная антропогенная деградация на остальной площади суши, уменьшение биологического разнообразия ослабляют и нарушают природные потоки вещества и энергии, вызывают необратимое количественное и качественное обеднение биосферы;
- потребление и изъятие человеком возобновимых природных ресурсов — пресной воды, почвенного гумуса, биомассы и продукции растений достигло критической скорости или превысило темпы их естественного воспроизводства;
- отходы человеческого хозяйства загрязняют среду, т. к. они содержат множество веществ и материалов, не утилизируемых в естественных природных круговоротах; загрязнение ведет к химической деформации окружающей среды и неблагоприятным геоклиматическим изменениям, создает угрозу здоровью людей, вызывает деградацию экосистем;
- на потоках веществ и энергии в природе стала сказываться существенная разомкнутость антро-



погенного круговорота веществ; появились признаки нарушения биосферного равновесия, ослабления средообразующей и средорегулирующей функций биосферы;

- в XXI в. резко сократились и продолжают быстро уменьшаться запасы многих невозобновимых, главным образом минеральных и топливных ресурсов Земли; это, в свою очередь, создает серьезные экономические проблемы.

В геологической истории Земли и раньше происходили значительные изменения растительного покрова, ландшафтной структуры суши, химического состава атмосферы и климата. Негативное воздействие человека на природу также имеет длительную историю. Но никогда еще эти изменения и нарушения не имели такой качественной структуры и не происходили с такой быстротой, как в наше время. Все это означает наступление глобального антропогенного экологического кризиса.

**2. Природа отвечает на возрастающее антропогенное давление часто непредвиденными изменениями, создающими экологическую опасность:**

- химическое и радиационное загрязнение среды ускоряет мутации и приводит к появлению новых биологических форм, обладающих повышенной устойчивостью, адаптивностью, а иногда и опасными для человека свойствами;
- избирательное воздействие на отдельные виды микроорганизмов, растений или животных, исключение этих организмов из природных сообществ вызывают неконтролируемые цепные реакции, которые затрагивают многие виды и нарушают устойчивость экосистем, а также ведут к разрушению многих из них;
- антропогенное преобразование ландшафтов и загрязнение среды часто имеет неконтролируемое последствие, приводящее к возникновению зон повышенного экологического риска, экологических бедствий и экономических потерь.

**3. Человек оказался в ловушке противоречия между своей консервативной биологической сущностью и нарастающим отчуждением себя от природы. Использо-**

зую изобретенные им технологии и средства жизнеобеспечения, человек в большой мере освободился от давления естественного отбора и межвидовой конкуренции. Он на несколько порядков превысил биологическую видовую численность и еще в десятки раз — объем использования веществ и энергии для удовлетворения *надбиологических потребностей*.

Огромное увеличение и продолжение роста количества людей отнюдь не связано с повышением их *биологического качества*. Наоборот, для людей в целом характерны совершенно немыслимые для диких животных в природе: груз наследственных заболеваний, наследственная предрасположенность к болезням, низкий иммуно-биологический статус и огромное число инфекций, возрастная хронизация болезней. Проблемы экологии человека все больше становятся проблемами здравоохранения.

Человечество XXI в. приобрело черты *цивилизации потребления*, экономика которой поддерживается преимущественно за счет провокации большого числа вторичных, необязательных потребностей. Именно их удовлетворение ведет в основном к избыточной техногенной нагрузке на природу и на окружающую человека среду.

Экологические проблемы человечества тесно сопряжены с экономическими и социальными. Региональные экологические проблемы часто становятся прямым источником имущественного неравенства, социальных и геополитических коллизий.

**Проблемы экологии России.** Перечисленные выше проблемы сохраняют свое значение и для России. Исключение составляет разве что отсутствие перенаселения. Как крупная страна Россия вносит существенный вклад в планетарную экологическую ситуацию. Особо следует отметить три основные проблемы, которые на протяжении последних десятилетий никак не решаются, напротив, усугубляются.

1. *Отсутствие последовательной государственной экологической и эколого-экономической политики.* На протяжении большей части XX в. в России преобладали ресурсно-милитаристский тип хозяйства и командно-бюрократическая система управления, в которой

главенствовали заидеологизированные технократы и военные. Богатство природных ресурсов страны в этих условиях при экстенсивном экономическом росте обернулось крайней расточительностью и низкой эффективностью их использования. Сформировалось ресурсоемкое, энергоемкое и, следовательно, *природоемкое хозяйство*, что привело к глубоким нарушениям природных систем и окружающей человека среды.

Современные экономические реформы в России также никак не ориентированы на улучшение экологической обстановки. В кризисной ситуации оказались ресурсосберегающие и наукоемкие отрасли. Экономика становится не только «глупее» с деградацией прогрессивных отраслей, но и «грязнее» с увеличением удельного веса природозэксплуатирующих секторов хозяйства.

Переход к рыночной экономике при отсутствии экологической регламентации усугубляет эти тенденции. А ухудшение экологической ситуации, в свою очередь, создает дополнительные экономические трудности. Возрастает потребность в последовательной экологической политике — создании четкой концепции, эффективных законов, рабочих программ и обеспечении их реализации.

Вместе с тем Россия располагает большой площадью ненарушенных природных систем, которые являются нашим главным природным богатством и одной из немногих областей стабилизации биосферы всей планеты. Необходимо осознание исключительной важности сохранения этого ресурса.

2. *Превышение допустимой антропогенной нагрузки* на природную среду в России обусловлено многими факторами, среди которых наиболее существенны:

- значительная территориальная неравномерность (в основном по оси восток — запад) распределения ресурсов, плотности населения и хозяйственного потенциала; большая протяженность энергетических и транспортных коммуникаций;
- высокая концентрация промышленности в крупных индустриальных центрах, чаще всего со стихийно возникшим, далеким от оптимума в отношении кооперативности материальных потоков

набором отраслей и плохой планировочной структурой;

- неблагоприятные климатические условия, требующие высокого удельного энергопотребления и других эксплуатационных затрат;
- низкий технологический уровень многих подготовительных и производственных процессов; медленная обновляемость основных производственных фондов, их высокий износ и аварийность; большая отходность производства, низкий уровень рециклинга и переработки вторичных ресурсов;
- экстенсивная эксплуатация земельных, водных и лесных ресурсов при недостаточном уровне их восстановления и высоком проценте невозвратимых потерь; малая относительная площадь заповедных территорий;
- низкая эффективность контроля эксплуатации природных ресурсов и загрязнения среды; слабость оперативной обратной связи между состоянием среды и техногенной нагрузкой.

3. *Состояние здоровья населения России ухудшается под двойным прессом неблагоприятных экономических и экологических условий. Наибольшую тревогу вызывают:*

- проявления деградации фонда наследственной информации у значительной части населения, что выражается в росте числа наследственных заболеваний;
- заболевания, их хронизация, потеря трудоспособности и сокращение продолжительности жизни, обусловленные плохими экологическими и гигиеническими условиями проживания и труда, а также курением, алкоголизмом и наркоманией;
- высокая химическая и радиационная нагрузка на значительные контингенты населения, приводящая к широкому спектру экопатологий, в том числе к злокачественным новообразованиям, иммунодефициту и аллергиям;
- большая частота нарушений беременности и родов, тератогенных эффектов — дефектов развития новорожденных, высокая детская заболеваемость и смертность.

**Главные задачи.** В настоящее время важнейшими задачами экологии являются:

- изучение биологического разнообразия и механизмов его поддержания;
- разработка общей теории устойчивости экологических систем и определение границ их устойчивости;
- изучение механизмов биопродукционного процесса на разных уровнях организации экологической системы. Разработка подходов к управлению биологической продуктивностью, а также изучение механизмов гомеостаза и регуляции динамики экологических систем;
- изучение механизмов реагирования живых систем на антропогенное воздействие и разработка теории управления биоресурсами в современных условиях.

Насущной задачей, стоящей перед экологией, является выработка теоретических основ эколого-экономических оценок антропогенного влияния на природные комплексы разного масштаба. Необходимо дальнейшее развитие междисциплинарного комплекса прикладной экологии, в который входят экологическая диагностика, экологическая токсикология, разработка научных основ экологического нормирования антропогенных воздействий на окружающую среду, экологическая экспертиза основных форм текущего и планируемого природопользования, экологический мониторинг (текущий и ретроспективный), экологическое прогнозирование.

Стратегической задачей экологии является развитие теории взаимодействия природы и общества на основе нового взгляда, рассматривающего человеческое общество как неотъемлемую часть биосферы. В этом плане чрезвычайно важны разработка синтетических направлений на стыке экологии с другими отраслями знаний и развитие междисциплинарного комплекса прикладной экологии. Неотложными прикладными задачами, которые необходимо решать уже сегодня, являются, например, обеспечение экологической безопасности страны на основе неистощающего природопользования, разработка экологических основ

промышленного и сельскохозяйственного производства, выработка социальных и экономических механизмов решения экологических проблем, решение организационно-правовых проблем управления природопользованием, развитие методов социально-экологического прогнозирования, разработка системы методов экологического обеспечения решения задач экономического и социального развития страны и отдельных регионов с учетом экологической обстановки.

Решение фундаментальных и прикладных экологических задач на современном этапе невозможно без широкой компьютеризации сбора и анализа данных, включая построение компьютерных имитационных моделей, организацию имеющейся и вновь получаемой информации в виде компьютеризированных информационных систем и банков данных, а также налаживание системы мониторинга природных экологических систем с поступлением получаемой информации в банки данных. Кроме того, важным направлением остается совершенствование методов исследования экологических систем и биосферы в целом (экологическое приборостроение, космические методы и т. п.).

#### ■ 1.4. Методы исследования в экологии

Для решения фундаментальных и прикладных задач экологи применяют различные методы исследования.

*Описательный метод*, накапливающий массу количественных и качественных данных, требует участия различных специалистов — ботаников, зоологов, почвоведов, гидрологов, химиков, микробиологов, геологов и др. Для проведения ряда работ требуются лабораторные методики.

Описательный метод обычно дает сложный, труднообозреваемый базовый материал, требующий для дальнейшего исследования приложения других методов.

Если исследователь располагает данными, полученными описательным методом по нескольким примыкающим друг к другу экосистемам, он вправе применить *сравнительный метод* для установления степени сходства и различия между ними. Таким методом, напри-

мер, было открыто явление закономерного изменения одной экосистемы в другую, другой в третью и т. д. (так называемая сукцессия). Именно сравнительный метод в дополнение к описательному позволяет более точно выявить границы экосистем на местности, их принадлежность к определенному географическому ландшафту и дать им правильные научные названия.

*Экспериментальный метод* находит все более широкое применение в экологии. Он используется при изучении реакций популяции на факторы среды в биотопе. С этой целью отдельный организм или небольшая часть популяции в лабораторных условиях подвергается воздействию градиента изучаемого фактора (например, температуры, солености воды и пр.). Получаемые результаты можно рассматривать только как ориентировочные, поскольку такие опыты по существу физиологические и проводятся в среде, отличающейся от реальной. Так, по данным О. Кинне, гидроидный полип *Cordyrophora caspia* в условиях лабораторных экспериментов показал солевой оптимум развития 16,7 %, а в природе он встречается только при солености ниже 10 %. Возможно, имеют значение другие сопутствующие факторы, действующие в природе (содержание кислорода в воде, температура воды и т. д.). Для учета эффекта комбинированного действия факторов в настоящее время ставят более сложные лабораторные эксперименты с воздействием на организм нескольких контролируемых факторов одновременно (многофакторные эксперименты). Для расчета полученных результатов требуется применение системного анализа. Данные таких экспериментов всесторонне характеризуют природные условия, однако основное значение в экологии имеют полевые эксперименты, послуживающие названия экологических, хотя их точность недостаточно высокая.

К числу полевых экспериментов относятся все виды варьирования уровня эксплуатации ресурса (например, изменение нормы отстрела охотничьих животных, вылова определенных видов рыб), полное изъятие из экосистемы какой-либо популяции (например, волков) или, наоборот, внедрение в экосистему нового вида (акклиматизация вида) и, конечно, изучение возника-

ющих при этом последствий. Важным условием постановки экспериментов служит подбор достаточно сходных контрольных экосистем, в которых таких изменений на время опыта не делается. Это не всегда можно осуществить, тем более что изоляция между экосистемами обычно несовершенна или отсутствует.

Некоторые эксперименты «ставит природа» (возникновение новых островов в море и их постепенное заселение, влияние на ландшафт катастрофических многолетних засух или особо холодных лет), другие непреднамеренно проводит человек (случайный завоз в страну новых видов растений и животных, обводнение и осушение местности и пр.). Последствия таких экспериментов нередко бывают непредвиденными, и их изучение дает ценный материал для развития экологии.

В настоящее время для постановки специальных полевых экспериментов используется совершенная техника (массовое мечение животных, прикрепление к ним радиодатчиков, *дистанционные методы исследования* экосистем, ночные визуальные исследования в инфракрасных лучах, экспресс-анализы состояния среды и пр.). Ряд спланированных полевых экспериментов осуществлялся в рамках Международной биологической программы и программы «Человек и биосфера». Для осуществления таких плановых экспериментов выделяются биосферные заповедники.

Наиболее прогрессивным методом современной экологии является *моделирование экосистем*. Для него характерно построение обычно уменьшенной во много раз функциональной рабочей копии или модели изучаемой экосистемы, способной показать основные черты функциональной структуры оригинала. Модель, как правило, представляет собой упрощенную (огрубленную) схему изучаемой системы. Важно, однако, чтобы при таком огрублении не выпадали существенные связи, т. е. чтобы модель не искажала оригинал. Если бы можно было построить совершенную модель, копирующую все детали оригинала, то такая модель не смогла бы служить средством для изучения экосистемы. Она была бы слишком сложной. Именно огрубление дает возможность выделять главные черты объекта.



Модели подразделяются на реальные (натурные) и знаковые (абстрактные). Примером натурной модели может служить аквариум (модель водоема) или ящик с почвой и посевом пшеницы (модель пшеничного поля).

Знаковые модели отображают оригинал с помощью условных знаков или сжатого словесного описания, графиков, диаграмм и пр. Знаковые модели классифицируются на концептуальные и математические.

Концептуальные модели строятся на базе основной целевой установки исследования или концепции (например, вещественно-энергетические связи между компонентами экосистемы или связи экосистемы с антропогенным фактором). Далее просматривают данные, собранные описательным методом, и выбирают те из них, которые имеют отношение к концепции, в соответствии с ней исследователи строят свое описание, дают схему связей и пр.

Концептуальные модели дают ценный материал для экологического исследования. В то же время отмечают их некоторую статичность, которая преодолевается при использовании математических моделей.

Математические модели представляют собой условное отображение оригинала с помощью математических операций системного анализа над знаковыми символами, замещающими реальные переменные величины.

Достаточно адекватные оригиналу математические модели позволяют прогнозировать изменения хотя бы на ограниченное время, рассчитать последствия ввода в систему новых переменных величин (например, новых вариаций среды, новых компонентов биоценоза), выявить возможности изменения системы в направлении повышения ее продуктивности или устойчивости. Хорошие математические модели позволяют ставить над ними своего рода эксперименты. Однако таких моделей, охватывающих всю экосистему со всеми ее внутренними и внешними связями, еще очень мало. Несколько больше моделей частных, охватывающих какую-то одну подсистему (например, почву или один вид рыбы в озере, один вид массового вредителя в лесу и т. п.).

Абстрактный характер математических моделей приводит к необходимости для проверки их адекватности производить время от времени параллельные исследования процессов, протекающих непосредственно в экосистеме или в ее натурной модели.

Методы прикладной экологии быстро развиваются. Ее важными средствами становятся:

- создание геоинформационных систем (ГИС-технологий) и банков экологической информации, относящихся к различным регионам, территориям, ландшафтам, агросистемам, промышленным центрам, городам;
- комплексный эколого-экономический анализ состояния территорий для целей экологической диагностики и оздоровления экологической обстановки;
- методы инженерно-экологических изысканий, необходимых для оптимального размещения, проектирования, строительства и реконструкции гражданских и хозяйственных объектов;
- методы экологически ориентированного проектирования хозяйственных и гражданских объектов, основанные на принципах и расчетах экологического соответствия;
- технологические методы снижения коэффициентов вредного действия производственных комплексов, процессов, устройств и изделий;
- методы оценки влияния техногенных загрязнений и деградации окружающей среды на здоровье людей;
- методы контроля экологической регламентации хозяйственной деятельности.

При изучении экосистем используются два подхода: 1) холистический (от греч. *holos* — целый), который предполагает оценку совокупных и эмерджентных свойств целого, а затем в случае необходимости — изучение его составных частей; 2) мерологический (от греч. *meros* — часть), при котором сначала изучаются свойства основных частей, а затем эти сведения экстраполируются на систему в целом.

Практически тот или иной подход зависит от цели исследования и в значительной мере от степени взаи-

мозвязанности компонентов. При сильной взаимосвязанности компонентов качественно новые свойства, вероятнее всего, проявятся только на уровне целого. Следовательно, при мерологическом подходе эти важные свойства могут быть упущены. Но что самое главное, конкретный организм в разных системах может вести себя совершенно по-разному, и эта изменчивость, очевидно, связана с тем, как данный организм взаимодействует с другими компонентами экосистемы. Например, многие насекомые в агроэкосистеме являются опасными вредителями, а в своих естественных местообитаниях они не опасны, т. к. там их держат под контролем паразиты, конкуренты, хищники или химические ингибиторы.

## ■ 2.1. Понятие биосферы. Учение В.И. Вернадского о биосфере

---

Термин «биосфера» (от греч. *bios* — жизнь, *sphaira* — шар) в настоящее время один из самых распространенных как в научной, так и в популярной публицистической литературе.

Впервые представление о биосфере и ее роли в истории нашей планеты дал в своей работе «Гидрология» Ж.Б. Ламарк (1802). Не пользуясь еще этим термином, он писал, что «все вещества, находящиеся на поверхности земного шара и образующие его кору, сформировались благодаря деятельности живых организмов». Развивая эти идеи, немецкий ученый А. Гумбольдт ввел понятие «жизненная среда» (1826), понимая под ней оболочку Земли, куда включал атмосферные, морские и континентальные процессы и весь органический мир. В 60-х годах XIX в. немецкий агроном Ф. Ратцель назвал поверхность Земли «пространством жизни». Так постепенно формировалось понятие пространства, охватываемого жизнью и ею же создаваемого. Австрийский геолог Э. Зюсс назвал это пространство «биосферой» (1875). Именно с этого момента и входит в научный обиход этот термин. В своей книге «Лик Земли» (1909) Зюсс описал биосферу как «совокупность организмов, охваченную в пространстве и во времени, и обитающую на поверхности Земли». Наиболее полно это понятие было разработано в тру-

дах российского естествоиспытателя и философа В.И. Вернадского. В 1919 г. он высказал идею «единого, целого, нераздельного» органического мира («живого вещества») и его геологических функций. Под именем «живого вещества» он понимал «всю совокупность организмов, растительных и животных, в том числе и человека». В 1926 г. вышла работа В.И. Вернадского «Биосфера», в которой ученый изложил в полном и «звершенном виде свое учение о «живом веществе».

В.И. Вернадский определил биосферу как особую форму организованности материи — биокосную систему, выделив следующие принципы ее формирования:

1. Принцип целостности биосферы: все живое вещество — единое целое в механизме биосферы. «Можно говорить о всей жизни, о всем живом веществе как о едином целом в механизме биосферы». Строение Земли, по Вернадскому, есть согласованный в своих частях механизм. «Твари Земли являются созданием космического процесса, необходимой и закономерной частью стройного космического механизма». Узкие пределы существования жизни — физические постоянные, уровни радиации и др. — подтверждают это.
2. Принцип гармонии биосферы и ее организованности, т. к. в ней «все учитывается и все приспосабливается с той же точностью, с той же механичностью и с тем же подчинением мере и гармонии, какую мы видим в стройных движениях небесных светил и начинаем видеть в системах атомов вещества и атомов энергии».
3. Огромная роль в эволюции Земли отводится живому веществу. Лик Земли как небесного тела фактически сформирован жизнью, т. к. «на поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем организмы, взятые в целом».
4. Космическая роль биосферы в трансформации энергии. Можно рассматривать всю эту часть живой природы как дальнейшее развитие одного и того же процесса превращения солнечной энергии в действенную энергию Земли.

5. Растекание жизни есть проявление ее геохимической энергии. Живое вещество, подобно газу, растекается по земной поверхности в соответствии с правилом инерции. Мелкие организмы размножаются быстрее, чем крупные. Скорость передачи жизни зависит от плотности живого вещества.
6. Принцип автотрофности. Автотрофные организмы — это организмы, берущие нужные им химические элементы из окружающей их косной материи и не требующие для построения своего тела готовых соединений другого организма. Поле существования этих зеленых автотрофных организмов определяется областью проникновения солнечных лучей.
7. Космическая энергия вызывает давление жизни, которое достигается размножением, уменьшающимся по мере увеличения количества организмов.
8. Формы нахождения химических элементов в биосфере: горные породы и минералы, магмы, рассеянные элементы, живое вещество. Закон бережливости в использовании живым веществом простых химических тел: раз вошедший в него элемент проходит длинный ряд состояний, и организм вводит в себя только необходимое количество элементов.
9. Жизнь целиком определяется областью устойчивости зеленой растительности. Пределы жизни определяются физико-химическими свойствами соединений, строящих организм, их неразрушимостью в определенных условиях среды. Максимальное поле жизни определяется крайними пределами выживания организмов. Верхний предел жизни обусловлен отрицательным воздействием ультрафиолетовой радиации Солнца, от которого предохраняет озоновый экран, а нижний связан с достижением высоких температур в литосфере. Интервал в  $433^\circ$  (от  $-252^\circ\text{C}$  до  $+180^\circ\text{C}$ ) является предельным тепловым полем.
10. Биосфера представляет один и тот же химический аппарат с древних геологических периодов. Жизнь оставалась в течение геологического времени постоянной, менялась только ее форма. Живое вещество — не случайное создание.

11. Всюдность жизни в биосфере: поле устойчивости жизни есть результат приспособленности в ходе времени.
12. Постоянство количества живого вещества в биосфере. Количество свободного кислорода в атмосфере того же порядка, что и количество свободного живого вещества ( $1,5 \times 10^{21}$  и  $10^{20} - 10^{21}$  г), скорость передачи жизни не может перейти пределы, нарушающие свойства газов, идет борьба за нужный газ.
13. Всякая система достигает устойчивого равновесия, когда ее свободная энергия равняется или приближается к нулю, т. е. когда вся возможная в условиях системы работа произведена.

По В.И. Вернадскому, вещество биосферы разнообразно по своему физико-химическому составу. Оно представлено следующими категориями:

- 1) живое вещество как совокупность живых организмов;
- 2) биогенное вещество — непрерывный биогенный поток атомов из живого в косное вещество биосферы и обратно;
- 3) косное вещество — атмосфера, газы, горные породы и др.;
- 4) биокосное вещество — почвы, илы, поверхностные воды, сама биосфера, т. е. сложные закономерные косно-живые структуры;
- 5) радиоактивное вещество;
- 6) рассеянные атомы;
- 7) вещество космического происхождения.

С самого начала своего возникновения земная биосфера представляла собой область земной коры, в которой энергия космического излучения трансформировалась в такие виды земной энергии, как электрическая, химическая, механическая, тепловая и т. д. В.И. Вернадский считает, что «благодаря этому история биосферы резко отлична от истории других частей планеты, и ее значение в планетарном механизме совершенно исключительно».

Биосфера — это оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой в существенных чертах обусловлены прошлой или современной деятельностью живых организмов. Значение организмов обусловлено их большим разнообразием, длительностью существо-

вания в истории планеты, избирательным характером биохимической деятельности и исключительно высокой химической активностью по сравнению с другими компонентами природы.

Учитывая геохимическую роль биосферы, акад. В.А. Ковда (1971) дал следующее определение: «Биосфера Земли является древней, крайне сложной общепланетарной, термодинамически открытой саморегулирующейся системой живого и неживого вещества, аккумулирующей и перераспределяющей огромные по мощности ресурсы энергии, включающей состав и динамику земной коры, атмосферы и гидросферы».

## ■ 2.2. Структура биосферы

Пленка биосферы, окутывающая Землю, очень тонка, но она покрывает всю планету, не оставляя ни одного места на ней, включая пустыни и ледяные пространства Арктики и Антарктики. В ней выделяют три основные среды (сферы): воздушную — атмосферу, жидкую — гидросферу и твердую — литосферу. Это область существования и функционирования ныне живущих организмов, охватывающая нижнюю часть атмосферы (аэробiosфера), всю гидросферу (гидробiosфера), поверхность суши (террабиосфера) и верхние слои литосферы (литобiosфера).

По мнению Вернадского, взаимосвязь атмосферы, гидросферы и литосферы осуществляется сложными биохимическими циклами миграции веществ и энергии, которые связаны с биогенной миграцией атомов. Начальный момент этих циклов заключен в трансформации солнечной энергии растениями и синтезе биогенных веществ на Земле (фотосинтез и хемосинтез).

В пределах биосферы везде встречается либо живое вещество, либо следы его биохимической деятельности. Слои земной коры, лишенные в настоящее время живого вещества, но переработанные им в геологическом прошлом, Вернадский относил к области «былых биосфер».

Современная биосфера сложная, динамичная и достаточно устойчивая система в геологическом времени. Механизм этой устойчивости Вернадский связы-



нал с тем, что «в сложной организованности биосферы происходили в пределах живого вещества только перигруппировки химических элементов, а не коренное изменение их состава и количества».

### ■ 2.3. Эволюция биосферы

При изучении биосферы выделяют два аспекта эволюции: во-первых, изучение ее в геологическом прошлом и, во-вторых, изучение новейшей истории в эпоху все усиливающегося влияния на биосферу антропогенных факторов. В настоящее время основные тенденции эволюции биосферы связаны с техногенной цивилизацией, а также вопросами сохранения биосферы как среды жизни, о месте человека и его деятельности в развитии биосферы.

Биосфера, являясь сложным образованием, в процессе длительной истории развивалась и изменялась, постоянно усложняясь, что прежде всего связано с увеличением разнообразия видов, с усложнением их организации и общим ростом биомассы. Жизнь возникла на основе круговорота органического вещества, обусловленного взаимодействием процессов его синтеза и разрушения (деструкции), когда из общего геологического круговорота веществ выделился биологический круговорот. Ранние этапы эволюции биосферы называют биогенезом, современный связан с появлением человека и формированием общества, под влиянием которого разумная деятельность человека должна стать главным фактором развития биосферы и переходом ее в новое качество — ноосферу.

Таким образом, эволюция биосферы предстает как прогрессирующее усложнение форм живого, где наряду со старыми формами постоянно возникают новые.

Биомасса единовременно живущих организмов на Земле в настоящее время составляет  $2,423 \times 10^{12}$  т (сухое вещество), из них на долю сухопутных организмов приходится  $2,420 \times 10^{12}$  т, океанических —  $0,003 \times 10^{12}$  т. Масса растений-фотосинтетиков на планете составляет  $2,400 \times 10^{12}$  т, а вторичных организмов (животных) —  $0,023 \times 10^{12}$  т. Биомасса микроорганизмов пока должным

образом не оценена, но предполагается, что она значительно меньше биомассы высших организмов. По разным данным, в настоящее время на Земле существует около 500 тыс. видов растений и около 1,5 млн видов животных (Тюрюканов, 1999).

Процесс эволюции биосферы можно представить в следующей геохронологической последовательности эр и периодов (табл. 1).

Таблица 1

**Геохронология этапов развития жизни на Земле  
(Шиловский, 1987)**

Эра	Период	Возраст (начало периода), млн лет
Кайнозойская	Четвертичный	1
	Третичный	65
Мезозойская	Меловой	140
	Юрский	190
	Триасовый	225
Палеозойская	Пермский	250
	Каменноугольный	280
	Девонский	350
	Силурийский	400
	Кембрийский	550
Протерозойская	Верхний протерозой	1600
	Нижний протерозой	2600
Архейская	Не расчленена	4000

По современным данным, возраст нашей планеты около 5,5 млрд лет. История биосферы насчитывает более 3,8 млрд лет. Истоки жизни находятся уже в архейской эре. Ее общая продолжительность насчитывает 1 млрд лет. Большую часть этого времени занимает предбиологическая эволюция и только в самом конце начинается биотический этап общей эволюции материи во Вселенной. Однако именно этот период архейской эры насыщен самыми важными событиями, т. к. именно в это время возникает живая материя как особая форма организованности.

В ходе эволюции архейской биосферы произошло изменение окружающей среды и под действием естественного отбора происходила глобальная дивергенция — выделение двух ветвей организмов (бифурка-

ция) — возникновение гетеротрофных и автотрофных организмов.

Возникновение фотосинтетиков знаменует переход архейской эры в протерозойскую, которая длилась свыше 2 млрд лет. В это время кислород, высвобождающийся при фотосинтезе в качестве побочного продукта, накапливался в атмосфере, и она постепенно становится окислительной; в верхних слоях атмосферы формировался озоновый экран.

Таким образом, деятельность живой сферы изменила газовую оболочку планеты — атмосферу — и пришла к изменению литосферы.

Дальнейшая эволюция живого шла по пути усиления адаптации к кислородным условиям, повышение содержания кислорода привело к вымиранию многих анаэробов. От них остались азотфиксирующие и серобактерии.

К протерозою относится и такое событие, как самоусложнение клетки: на смену безъядерных прокариот приходят ядерные эукариотические клетки.

В конце протерозоя наступает эпоха метазоя (многоклеточных), которые произошли от колониальных клеточных организмов. Главное их преимущество состоит в многократном повторении клеточных механизмов. Это сопровождается увеличением срока жизни, количества потомства и размеров организмов.

Следующая, палеозойская эра началась около 250 млн лет назад. Несмотря на относительно небольшую продолжительность, она богата многими важнейшими событиями. В это время появляются членистоногие, моллюски и хордовые животные. Первые 100 млн лет этой эры жизнь развивалась в водах Мирового океана, а затем она вышла на сушу.

К середине палеозоя акватория Мирового океана сокращается из-за горообразовательных процессов и появляются три крупных материка: 1) Северная Америка и Европа до Урала; 2) Восточная Сибирь и Восточная Азия; 3) Южная Америка, Африка и Австралия — Гондвана.

Начиная с силурийского периода этой эры происходит экспансия жизни на сушу. Предполагается, что первыми сушу заселили бактерии и грибы, а на края

болот и изрезанные заливами прибрежные участки стали выходить некоторые полуводные растения. И только впоследствии они завоевали более сухие возвышенные территории. Выход растений на сушу приводит к изменению состояния литосферы — стала образовываться почва как особая биокосная система. По мере расширения зеленого пояса на берег стали выходить животные. Кистеперые рыбы обладали важнейшей особенностью — видоизмененным плавником-конечностью, уже позволявшим передвигаться по субстрату. Освоение суши и увеличение времени пребывания на ней приводит к возникновению промежуточной формы между кистеперыми рыбами и амфибиями — ихтиостеги. В конце девона появились первые собственно сухопутные позвоночные животные — стегоцефалы. В каменноугольном периоде палеозоя возникают рептилии. Это группа истинно наземных животных, не зависящих в размножении от воды.

Растительность в этот период также сильно изменялась. Появляются первые сосудистые растения — мхи. Позже появляются первые листостебельные растения — папоротники.

Окончание палеозоя и наступление мезозоя характеризуется резким изменением климата. Он становится засушливым, что приводит к вымиранию палеозойской фауны и флоры.

Мезозойская эра началась 230 млн лет назад и продолжалась 163 млн лет. Происходит дальнейшее сокращение акватории внутренних водоемов, сокращаются площади болот. Гигантские растения и амфибий вымирают из-за недостатка мест обитания. Территория сухих мест обитания растет, и ее успешно заселяют рептилии, которые приобрели признаки, помогающие экономить влагу организмам взрослых особей: сухая кожа, вошедшие в глубину тела легкие. В начале мезозоя наиболее успешно развивались две группы: пеликозавры и терапсиды. Первые достигали размеров от нескольких сантиметров до 2–3 м, вторые — более крупные (до 6 м). Терапсиды были зверозубыми хищниками и вытеснили пеликозавров. У них впервые конечности располагались не по бокам тела, а под ним и были выпрямлены. По всей видимости, некоторые

представители имели постоянную температуру тела и сыграли важную роль в эволюции млекопитающих.

Большинство терансид довольно быстро вымерло, и им на смену пришла чрезвычайно биологически прогрессивная группа динозавров, которые просуществовали 150 млн лет. Их остатки есть на всех материках. Размеры этих животных очень разнообразны: от 20 см до 30 м. Образ жизни травоядный и хищный; водный, наземный и воздушный. В юрском и меловом периодах большие участки материков погрузились в море, климат стал мягким, ровным и теплым. В юрском периоде появились новые отряды пресмыкающихся, в том числе крокодилы и ящерицы. Некоторые из них были огромными: бронтозавры, диплодоки и брахиозавры достигали в длину 35 м, в высоту — 9 м, а их масса достигала 60 т. Они были четвероногими, могли высоко поднимать шею, жили на побережьях морей и больших озер, питались мягкой растительной пищей. Появившиеся в это время динозавры ходили на двух ногах, причем передние конечности у них были укорочены. Их масса достигала 5—7 т, а высота — 6—8 м. За время своего существования они пережили несколько волн массового вымирания, уносивших в первую очередь наиболее крупные виды. Полностью динозавры вымерли в конце мезозоя, примерно 65 млн лет назад. Их вымирание иногда связывают с загадочными явлениями, хотя, по всей видимости, оно носит комплексный характер и его причинами являются: 1) гигантизм, приведший к недостаточной емкости среды; 2) оскудение растительного покрова; 3) общее «посуровение» климата; 4) обострение борьбы за существование и переход преимущества к более мелким формам (черепахи, змеи, ящерицы и крокодилы).

Мезозойская морская фауна и флора уже близки к современным. Наибольшей численности и разнообразия достигали костистые рыбы, а экологическое место крупных млекопитающих занимали вторичноводные динозавры (ихтиозавры и плезиозавры). В растительном покрове доминировали голосеменные хвойные, которые в середине мезозоя были потеснены покрытосеменными цветковыми растениями. Последние быстро расселились, потому что свободно могли переносить

засушливый климат, яркий солнечный свет, а при размножении совсем не нуждались в наличии капельно-жидкой воды. Эволюция этих растений шла параллельно с эволюцией насекомых-опылителей. В конце этой эры были уже примитивные птицы и млекопитающие.

Кайнозойская эра имеет возраст около 67 млн лет и продолжается в настоящее время.

Для этой эры характерно окончательное вымирание древней растительности в третичном периоде и формирование современной флоры, которая на первых этапах носила тропический характер (лавр, пальмы, бамбук и др.). Похолодание двух ледниковых периодов привело к преимущественному выживанию растений, способных переносить резкие колебания температуры и влажности. Вечнозеленые растения сменились листопадными, многолетние — однолетними, преимущественно травами, имеющими короткий вегетационный период. Появились многочисленные кустарники, которые более устойчивы к воздействию ветра. Бурно проходили процессы видообразования у птиц и млекопитающих. Эволюционная активность млекопитающих достигла своей вершины в последние 2 млн лет.

Переход к жизни на открытых безлесных пространствах привел к возникновению прямохождения, определившего ход дальнейшей эволюции этой группы животных. Так, где-то около 1,5 млн лет назад наметился путь к антропогенезу, приведшему к возникновению высшей формы организации материи — социальной.

История биосферы изобилует самыми различными по генезису, интенсивности проявления и площади охвата природными катастрофами. На Земле было по крайней мере 5 глобальных биотических катастроф, каждая из которых была отмечена массовыми вымираниями на уровне семейств и отрядов. Во время таких кризисов биосфера лишалась от 50 до 75 % семейств животных и растений. Кроме таких глобальных вымираний, когда биосфера Земли становилась на грань исчезновения, за всю историю ее существования произошло около 15 более мелких вымираний биоты только на уровне родов и видов. Только в последние 570 млн лет, в фанерозойское время, произошло 3 глобальных вымирания — на границе кембрия и ордовика, карбона и перми, мела и

палеогена. Их ритмичность составила около 220 — 225 млн лет, и это дает основание полагать, что каждое катастрофическое вымирание совпадало с концом или началом галактического года.

Каждый глобальный кризис заканчивался не только гибелью одних ассоциаций, но и возникновением ранее неизвестных организмов, и имел форму биологического взрыва.

Статистический анализ более или менее значительных вымираний в фанерозое, проведенный Д. Раупом и Дж. Сепкоски, показал, что массовые вымирания происходили в мезозое и кайнозое с интервалом 26 млн лет, а в палеозое — 34 млн лет. С вымираниями организмов хорошо коррелируют эпохи глобальных фаз рифтогенеза, траппового магматизма, изменения уровня Мирового океана, изменения полярности и частоты инверсий магнитного поля, наконец, глобальные и региональные изменения климата. Изменения климата, с какой бы скоростью они ни совершались, как правило, сопровождаются сильными палеогеографическими и палеоландшафтными изменениями. Это приводит к изменениям среды обитания организмов: происходит то их резкое ухудшение, то улучшение, приводящее к росту их жизнедеятельности и широкому расселению. В биосфере периодические климатические перестройки можно рассматривать как систему внешних информационно-энергетических воздействий, оказывающих глобальное действие на развитие органического мира и состояние ландшафтов.

Палеонтологическая летопись Земли отчетливо показывает, что продолжительность геологических эпох уменьшалась по мере углубления эволюции биосферы.

В истории эволюции биосферы бывали зигзаги, временные остановки прогрессивного развития, но они никогда не переходили в стадию деградации, поворота движения вспять. Чтобы в этом убедиться, достаточно взглянуть на перечень важнейших событий в истории биосферы. После первой глобальной бифуркации в ее истории, какой стало само зарождение жизни, появились простейшие прокариоты. Затем настала очередь более сложных эукариотов, в том числе и аэробных организмов. Их появление связано с большим локаль-

ным снижением энтропии, но ценой этому было уменьшение стабильности отдельного организма и появление индивидуальной смертности, закодированной генетическим аппаратом, отсутствующей ранее. Появление гетеротрофных организмов, обладающих возможностью максимального усвоения энергии, привело к увеличению эффективности использования внешней энергии и материи, резко интенсифицировав естественный отбор.

Следующими точками бифуркации стали появление многоклеточных организмов и функциональной дифференциации клеток внутри них, появление организмов с твердым скелетом, открывших путь к образованию высших животных, и, наконец, возникновение у высших животных развитой нервной системы и формирование мозга как центра сбора, переработки, хранения информации и управления на ее основе функционированием и поведением организмов.

Второй глобальной бифуркацией стало появление разума, давшего материи возможность познавать себя и изменять окружающую среду сообразно своим возрастающим потребностям на основе изучения законов функционирования биосферы как целостного природного образования.

Биосфера с момента возникновения претерпевает постоянные изменения, которые прежде всего проявляются в увеличении многообразия видов, в усложнении их организации и росте биомассы.

Таким образом, суммарная жизнедеятельность развивающихся видов организмов определяет особенности биосферы, которая, в свою очередь, обуславливает возможность выживания отдельных видов. Направление эволюционных преобразований отдельных видов представляет собой функцию их положения в эволюционирующей биосфере.

## ■ 2.4. Биологическая регуляция геохимической среды – гипотеза Ген

В процессе эволюции биосферы шла постепенная смена сред обитания организмами, которая связана с взаимным влиянием живого и неживого и неразрывно-



стью процессов эволюции этих двух составляющих биосферы, как правой и левой сторон одного предмета.

В процессе жизнедеятельности организмов в коре преобразовывалась и неживая часть биосферы. Так, в атмосфере появился свободный кислород, а в ее верхних слоях — озоновый экран; углекислота, извлеченная организмами из воды и воздуха, законсервировалась в отложениях угля и карбоната кальция; некоторые вещества надолго выключились из общего круговорота (залежи полезных ископаемых).

По своему химическому составу живое вещество включает 41 элемент, но основой его являются лишь три: кислород — 70, углерод — 18 и водород — 10,5 %. По содержанию углерода оно резко отличается от земной коры — его содержание здесь гораздо выше.

Все живое планеты составляет 1/11000000 часть всей земной коры, но по своему воздействию превосходит остальные ее компоненты. В 1958 г. А. Редфилд в своей работе «Биологический контроль химических факторов среды» приводит данные, свидетельствующие о том, что кислород воздуха и нитраты, содержащиеся в морской воде, образованы в результате жизнедеятельности организмов и в значительной степени контролируются ею и, кроме того, что количество этих жизненно важных веществ в море определяется биологическим круговоротом фосфора. По своей слаженности и безукоризненной организации эту систему можно сравнить с часами, но в отличие от часов «заводной механизм» моря не сконструирован инженерами, а сформирован в процессе длительной эволюции биосферы.

В 1979 г. английский ученый Дж. Лавлок экстраполирует данные Редфилда на глобальный уровень, создав гипотезу биологической регуляции геохимической среды, получившей название гипотезы Геи (Гея — древнегреческая богиня земли). Основной идеей этой гипотезы стало положение о том, что отдельные организмы не только сами приспособляются к физической среде, но и своей совместной деятельностью в экосистемах приспособляют геохимическую среду к своим биологическим потребностям. Таким образом, сообщества организмов, а также их среда обитания развиваются как единое целое.

Организмы, особенно микроорганизмы вместе с физической средой, образуют сложную систему регуляции, поддерживающую на Земле условия, благоприятные для жизни. Такое предположение основано на анализе сравнительного состава атмосферы и температурных условий на Земле и других планетах Солнечной системы (табл. 2), который показал, что химия атмосферы и сильно забуференная физическая среда Земли резко отличаются от условий на других планетах. По мнению Лавлока, если жизнь представляет собой глобальную целостность, то ее присутствие может быть обнаружено через изменение химического состава атмосферы планеты.

Таблица 2

**Сравнение состава атмосферы и температурных условий на Марсе, Венере, Земле и гипотетической Земле без жизни (Лавлок, 1979)**

Показатели	Марс	Венера	Земля без жизни	Земля
Содержание газов в атмосфере, %:				
Двуокись углерода	95	98	98	0,03
Азот	2,7	1,9	1,9	79
Кислород	0,13	Следы	Следы	21
Температура поверхности, °С	-53	477	290+50	13

Лавлок ввел понятие геофизиологии, обозначающей системный подход к наукам о Земле. Согласно гипотезе Геи, Земля является саморегулирующейся системой, созданной биотой и окружающей средой, способной сохранять химический состав атмосферы и тем самым поддерживать благоприятное для жизни постоянство климата. Организмы постоянно изменяют физическую и химическую природу инертных веществ, отдавая в среду новые соединения и источники энергии.

Дополнительные данные, подтверждающие эту гипотезу, были получены американским микробиологом Л. Маргулис. Подходя к гипотезе Геи с биологических позиций, она полагает, что жизнь на Земле представляет собой сеть взаимозависимых связей, позволяющих планете действовать как саморегулирующейся и самопроизводящей системе. В 60-х годах

Маргулис предположила, что эукариотические клетки произошли в результате симбиотического союза простых прокариотических клеток, например таких как бактерии. Она выдвигает предположение, что митохондрии (клеточные органеллы, которые производят энергию из кислорода и углеводов) произошли из аэробных бактерий, а хлоропласты растений когда-то были фотосинтезирующими бактериями. Маргулис приходит к выводу, что симбиоз — образ жизни большинства организмов и один из наиболее созидательных факторов эволюции. С точки зрения этой концепции естественный отбор, который играл главную роль у Ч. Дарвина, является не «автором», а скорее «редактором» эволюции.

Лавлок и Маргулис, объединив полученные данные, приходят к выводу о неверности представления, что сначала в результате чисто случайного взаимодействия физических сил на Земле возникла атмосфера, благоприятная для поддержания жизни, а затем уже появилась и сама жизнь, приспособляющаяся к этим условиям.

В процессе антропогенеза человек, несомненно, интенсивнее, чем другие организмы, пытается изменить физические условия среды для удовлетворения своих непосредственных нужд, не замечая при этом, что «рубит сук, на котором сидит». Уничтожаются биотические компоненты, физиологически необходимые для нашего существования, нарушаются глобальные равновесия, сложившиеся в биосфере в процессе длительной эволюции и координированного развития биотических и абиотических компонентов.

Предложенная Лавлоком и Маргулис гипотеза Геи указывает на важность изучения и сохранения регулирующих механизмов, которые позволяют биосфере приспособиться по крайней мере к некоторому количеству не сосредоточенных в одной точке загрязнений, например, загрязнений двуокисью углерода, «теплом», окислами азота и т. д. Соответственно, стремясь всеми средствами снизить уровень загрязнения, человек должен также сохранять целостность и крупномасштабность буферной системы жизнеобеспечения.

## ■ 2.5. Функции биосферы

В процессе эволюции биосферы сформировались ее основные биогеохимические функции. Изучая миграцию самых различных элементов и превращение веществ на планете, Вернадский установил, что в них обязательно участвуют организмы, причем не одного какого-то вида или группы, а разных. В своих обобщениях относительно биогеохимических циклов Вернадский формулирует впервые основные биогеохимические функции биосферы, современная классификация которых выглядит следующим образом:

1. Энергетическая, которая заключается в осуществлении связей биосферно-планетарных явлений с космическим излучением, преимущественно с солнечной радиацией. В ее основе лежит фотосинтетическая деятельность зеленых растений, в процессе которой происходит аккумуляция солнечной энергии и ее перераспределение между отдельными компонентами биосферы. За счет накопления солнечной энергии протекают все жизненные явления на планете.
2. Газовая, которая обуславливает миграцию газов и их превращение, обеспечивая газовый состав атмосферы. Преобладающая масса газов на Земле имеет биогенное происхождение. Именно в процессе функционирования живого вещества появляются основные газы: кислород, азот, углекислый газ, сероводород, метан и ряд других.
3. Концентрационная, которая связана с извлечением и накоплением живыми организмами биогенных элементов окружающей среды. Состав живого вещества существенно отличается от состава косного вещества планеты. В нем преобладают легкие атомы водорода, углерода, азота, кислорода, натрия, магния, алюминия, кремния, серы, калия, хлора, кальция. Концентрация этих элементов в теле живых организмов в сотни и даже тысячи раз выше, чем во внешней среде. С этой функцией связана неоднородность химического состава биосферы.
4. Окислительно-восстановительная, которая заключается в химическом превращении в основном ве-

ществ, содержащих атомы с переменной степенью окисления (соединения железа, марганца и др.). В результате происходит превращение большинства химических соединений. При этом на поверхности Земли преобладают биогенные процессы окисления и восстановления.

5. Деструкционная, обуславливающая процессы, связанные с разложением организмов после их смерти, вследствие которой происходит минерализация органического вещества, т. е. превращение живого вещества в косное. В результате образуются также биогенные и биокосные вещества биосферы.

Рассматривая все функции живого вещества в биосфере, выделяют следующие закономерности: все без исключения геохимические функции живого вещества могут быть выполнены одноклеточными организмами; невозможен вид, который мог бы один выполнять все функции; в ходе геологического времени происходила смена разных организмов, замещавших друг друга в исполнении конкретной функции, но без изменения самой функции.

Лишь в процессе антропогенеза и вступления в процесс эволюции цивилизованного человека в биосфере один организм оказался способным одновременно вызывать разнообразные химические процессы. Но достигнуто это разумом и техникой, а не простыми физиологическими реакциями своего организма.

## ■ 2.6. Современное строение биосферы

Наша планета имеет объем  $10^{12}$  км<sup>3</sup>, площадь поверхности —  $5 \times 10^8$  км<sup>2</sup>. Рельеф планеты в целом складывается из материковых возвышенностей и океанических впадин, причем 70 % поверхности Земли покрыто водой и только 30 % занимает суша. Максимальный перепад высот рельефа Земли — 20 км (сумма высоты Эвереста и глубины Марианской впадины).

Три составляющие биосферы, образовавшиеся в процессе длительной эволюции, — это три наружные оболочки Земли, различающиеся фазовым состоянием — твердая земная кора литосфера, жидкая гидро-

сфера и газовая атмосфера. Наружные оболочки связаны не только пространственно, но и генетически. Массы оболочек сильно различаются. Масса земной коры оценивается в  $28,46 \times 10^{18}$  т, Мирового океана —  $1,47 \times 10^{18}$  т, атмосферы —  $0,005 \times 10^{18}$  т.

*Литосфера* состоит из пластов горных пород, образовавшихся осаждением различных мелких частиц, главным образом в морях и океанах. В этих пластах захоронены остатки животных и растений, населявших земной шар в прошлом. Переходя от пласта к пласту, можно восстановить историю развития жизни на Земле. Толщина осадочных пород колеблется в широких пределах и достигает 15—20 км.

Самая верхняя часть литосферы, располагающаяся на границе с воздушной средой, называется педосферой, или почвой. Она возникает как природный механизм, нейтрализующий неблагоприятные условия окружающей среды и создающий возможность для развития жизни на суше.

Почва — уникальная природная система, в которой живое и неживое находится в неразрывной связи. Состав почвы весьма сложен. В ней имеется не только твердая фаза, но также жидкая (почвенный раствор) и газовая (почвенный воздух). Главное своеобразие почвы в том, что среди ее разнородных компонентов есть живые организмы. Почва образуется и функционирует как система при сочетании взаимообусловленной жизнедеятельности различных групп организмов. Среди них организмы, осуществляющие фотосинтетическое продуцирование органического вещества (высшие растения); организмы, обеспечивающие деструкцию ежегодно отмирающих органов растений (почвенная мезофауна и животные); организмы, производящие глубокую трансформацию продуктов деструкции, вплоть до полной их минерализации с выделением  $\text{CO}_2$  и образованием специфических органических соединений почвы (микроорганизмы). Почва возникает на Земле только совместно с живым. Аналогичное образование встречается только на суше и отсутствует в океане.

Биокосная система почвы сложилась как оптимальный природный механизм обеспечения жизнедеятельности фотосинтезирующих растений, создающих осно-

ву функционирования биоценозов — первичное органическое вещество. В дальнейшем благодаря разнообразным взаимосвязанным биогеохимическим процессам в почве стало осуществляться взаимодействие всех факторов и компонентов, образующих конкретную экогеосистему (ландшафт). Это взаимодействие происходит путем непрерывной циклической миграции масс химических элементов.

В педосфере смыкаются две ветви грандиозного углерод-кислородного цикла массообмена, функционирование которого является главным условием существования биосферы. С одной стороны, почва обеспечивает продуктивность фотосинтезирующих растений суши, связывающих диоксид углерода в органическое вещество и при этом выделяющих в качестве метаболита свободный кислород. С другой стороны, в почве происходят разрушение отмершего органического вещества, его биохимическое окисление до образования углекислого газа и возвращение последнего в атмосферу. Благодаря этим процессам педосфера играет роль центрального звена в глобальном углерод-кислородном цикле и наряду с океаном выполняет функции регулятора геохимического режима атмосферы. Таким образом, педосфера, как часть литосферы, наиболее богатая живым веществом, является важнейшим звеном глобальной системы биосферы.

*Гидросфера* — водная оболочка Земли — в отличие от литосферы и атмосферы покрывает планету лишь на 70 % ее поверхности. К гидросфере относятся Мировой океан и воды суши: реки, озера, подземные воды, горные и покровные ледники. Все они связаны между собой в планетарном процессе круговорота воды, газов и минеральных солей.

В современной гидросфере выделяют надземный, наземный и подземный ярусы. Надземный ярус гидросферы является не только зоной контакта с атмосферой, но и непосредственно входит в нижние слои тропосферы как ее составная часть. В данном ярусе атмосферной влаги отводится роль только одного из компонентов, но ведущие процессы остаются за атмосферой. В этом ярусе содержится около 14 тыс. км<sup>3</sup> воды, что составляет 0,001 % от общего объема гидро-

сферы. Во влагообороте ежегодно участвует до 525 тыс. км<sup>3</sup> атмосферной влаги. Полное обновление влаги осуществляется в этом ярусе за 10 дней.

Наземный ярус включает в себя воды, находящиеся непосредственно на земной поверхности. Особенности рельефа и расчлененности приводят к образованию двух высотных подъярусов: хионосферы (ледники) и собственно наземной гидросферы. Кроме этого оба подъяруса в горизонтальном распространении подразделяются на две частные сферы: океаносферу и гидросферу суши. Каждая из этих частных сфер вполне самостоятельна, характеризуется специфическими закономерностями и особенностями процессов, происходящих в них, и генезисом. Объединены они единым процессом мирового влагооборота.

В океаносфере заключена главная масса гидросферы — 1,37 млрд км<sup>3</sup>, или около 94 %. Во влагообороте участвует в течение года 452 тыс. км<sup>3</sup> океанической воды. Полный водообмен осуществляется в течение 3 тыс. лет. Таким образом, океан, несмотря на то, что огромные его массы воды участвуют во влагообороте (до 40 %), характеризуется очень медленным водообменом.

Океаносфера достаточно сложна по своему строению и распадается на океанические гидрообъекты: океаны, моря, заливы и т. д. Мировой океан делится материками и островами на отдельные океаны: Тихий, Атлантический, Индийский и Северный Ледовитый. По сравнению с площадью материков площадь Мирового океана огромна. Только Тихий океан больше площади всей суши. В Северном полушарии водой занято 60 % площади, а в Южном — 80 %. Площадь средиземных и окраинных морей составляет около 10 % общей площади Мирового океана. Средняя глубина океана — 3795 м, открытых окраинных морей — 874 м, средиземных морей — 1289 м. Наибольшая глубина океана составляет 11 022 м в Марианском желобе.

Средняя концентрация солей в океане — 35 г на 1 кг воды, или 35 ‰ (промилле — от лат. pro mille — за тысячу; тысячная часть числа). На поверхности океана в областях с сильным испарением соленость может быть больше, чем в глубинных слоях, а в областях обильных дождей — меньше. Она может быть значительно



меньше также у берегов, при смешивании с речной водой. Например, в поверхностных слоях Белого моря соленость составляет не более 26, Черного моря — 18, Балтийского моря — 6—8, Азовского — 11 ‰, а на поверхности Красного моря, в которое не впадает ни одна река и где испарение велико, она достигает 40 ‰.

Благодаря процессам влагооборота на земной поверхности образуется гидросфера суши. Рельеф земной поверхности не позволяет этой частной сфере образовать непрерывную оболочку, и поэтому она существует в виде дискретных гидрологических объектов: водотоков, озер и болот.

Речные воды составляют всего 1,2 тыс. км<sup>3</sup>, или 0,0001 % от всего объема гидросферы. В то же время они обладают примерно той же динамичностью, что и атмосферная влага. Интенсивность их водообмена — 12 дней. Именно речные воды образуют гидросферу суши, обладающую стоком. Движение их свободное, горизонтальное под действием силы тяжести.

В озерах и болотах сосредоточено до 230 тыс. км<sup>3</sup> (0,016 % объема гидросферы) воды. Активность водообмена относительно замедленна, в среднем 3,5 года. В ряде глубоководных озер, например, таких как Байкал, Танганьика, скорость водообмена замедляется до десятков и даже сотен лет.

В хионосфере сосредоточено около 24 млн км<sup>3</sup> воды, или 1,65 % пресной воды на планете. Активность водообмена здесь минимальная — около 8 тыс. лет. Эта сфера подразделяется на материковые льды, шельфовые льды, ледники горных стран.

К наземному ярусу следует отнести также почвенные воды, объем которых составляет 80 тыс. км<sup>3</sup> (0,005 % от объема гидросферы). Вся почвенная влага участвует во влагообороте, интенсивность этого влагообмена составляет 1 год.

Условно к гидросфере можно причислить и влагу, содержащуюся в живых организмах, находящихся в наземном ярусе. Биологически связанная вода составляет около 50 тыс. км<sup>3</sup>, или 0,003 % объема гидросферы.

Подземный ярус гидросферы образует циркулирующие воды земной коры. Они пронизывают всю толщу верхней литосферы, и потому вполне можно гово-

ритель об условной непрерывности этого яруса. Движение воды здесь осуществляется по порам и трещинам и имеет горизонтально-вертикальную направленность. Выделяют следующие гидрологические объекты: грунтовые воды, межпластовые безнапорные, межпластовые напорные, подземные бассейны.

В подземном ярусе сосредоточено около 60 млн км<sup>3</sup> воды (4,12 % объема гидросферы). Эта оценка дается для слоя глубиной 5 км. В 10 — 15-километровой толще литосферы в химически и физически связанном состоянии находится около 150 млн км<sup>3</sup> воды, не участвующей во влагообмене, но представляющей собой резерв жидкой воды для географической оболочки.

Подземные воды, относящиеся к группам грунтовых и межпластовых безнапорных вод, находящихся не глубже нескольких сот метров, составляют 4 млн км<sup>3</sup>, но во влагообороте участвует только 12 тыс. км<sup>3</sup>. Полный их водообмен осуществляется в течение 300 лет. В межпластовых напорных подземных водах и артезианских бассейнах водообмен осуществляется за 5 тыс. лет.

Существует три точки зрения относительно объема гидросферы за время, начиная с протерозоя: 1) он остается постоянным, 2) увеличивается и 3) уменьшается. Первая выдвинута Вернадским в 1930 г., согласно которой количество атомов водорода и кислорода в течение геологического времени — величина постоянная, хотя соотношение между жидкой и химически связанной водой может меняться. Это положение противоречит современным данным, т. к. водород улетучивается в космос, изменяется и обмен веществ между Землей и космосом в целом в процессе общего развития природы.

Концепция непрерывного увеличения гидросферы распространена более широко. По подсчетам Алпатьева (1969), наращивание в среднем составляет 1 мм за 1 тыс. лет. От девона до четвертичного периода оно составило слой около 350 м. Общей гумизации географической оболочки противостоит криодизация (оледенение) и аридизация некоторых территорий за счет увеличения площади материков.

Гипотеза убывания гидросферы основана на том, что поступление воды из недр Земли окончено, а пере-

ход ее в связанное состояние в результате физических и химических процессов литосферы непрерывен и бесконечен. Этот процесс связан с постепенным иссушением Земли. Однако изучение истории планеты и современного состояния гидросферы не подтверждает гипотезу уменьшения объема воды в географической оболочке и ее иссушения.

В Мировом океане зародилась жизнь. В частности, растительность, возникшая в нем, обогатила атмосферу кислородом и сделала ее пригодной для жизни животных. Воды Мирового океана служат для химических элементов средой превращения и транспортным средством. Мировой океан является также и аккумулятором тепла, т. к. вода обладает высокой теплоемкостью: 1 м<sup>3</sup> воды, охладившись на один градус, может на столько же нагреть более 3300 м<sup>3</sup> воздуха. Около 95 % сго вод имеет среднюю температуру 3,8 °С. Эта температура в современных климатических условиях остается практически неизменной.

Вода в океане не стоит на месте, а все время перемещается. Эти перемещения осуществляются течениями. Основной причиной их образования являются ветры. О мощности океанских течений можно судить по такому примеру: Гольфстрим у полуострова Флорида переносит в среднем за год 750 тыс. км<sup>3</sup> воды. Это больше стока всех рек земного шара в 20 раз, а на параллели 38° с. ш. это течение превышает речной сток в 60 раз. В настоящее время установлено, что и придонные слои океанских вод перемещаются, хотя скорость их перемещения ниже, чем на поверхности. Интенсивное перемещение океанских вод происходит еще и вследствие приливов и отливов. Их причины объяснил впервые И. Ньютон. Главная из них связана с различием в притяжении частиц воды Луной.

Как говорилось выше, в состав гидросферы входят реки, озера и болота. Питание рек может быть дождевое, ледниковое, снеговое, подземное. Но первоисточником всегда служат атмосферные осадки.

В целом гидросфера Земли представляет собой уникальное образование. Ничего подобного пока еще не обнаружено ни на какой другой планете. Именно благодаря гидросфере на Земле присутствует живое

вещество, и вполне возможно, что именно наличие гидросферы является основной причиной его возникновения.

Атмосфера Земли представляет собой газовое образование, которое окутывает планету сплошной оболочкой. Верхняя граница атмосферы проходит на высоте более 2000 км. Граница эта выражена нечетко, т. к. с высотой газы разрежаются и переходят в космическое пространство постепенно.

Атмосфера образована смесью газов, влаги и частиц пыли. Сухой воздух вблизи поверхности Земли содержит 78 % азота, 21 % кислорода, 0,9 % аргона, 0,03 % углекислого газа.

Влага попадает в атмосферу вследствие испарения с поверхности Земли, и основная ее масса (90 %) сосредоточена в нижнем пятикилометровом слое. С высотой количество ее быстро уменьшается.

Хотя атмосфера простирается вверх на тысячи километров, основная масса воздуха сосредоточена в довольно тонком слое. Половина массы атмосферы находится между уровнем моря и высотой 5–6 км, 90 % — в слое до 16 км, 99 % — в слое до 30 км. Таким образом, плотность воздуха с высотой уменьшается: на уровне моря она составляет 1,22, на высоте 12 км — 0,398, а на высоте 40 км — всего 0,004 кг/м<sup>3</sup>.

Установлено, что по вертикали атмосфера неоднородна. С высотой изменяется не только атмосферное давление, плотность и температура воздуха, но и электрическое состояние, а на больших высотах и ее состав. Поэтому в атмосфере выделяют несколько сфер с различными физическими свойствами: тропосферу, стратосферу, мезосферу, термосферу (или ионосферу), экзосферу.

Общая масса атмосферы около  $5,2 \times 10^{15}$  т (Войткевич, 1986). Основная часть газового вещества сосредоточена в тропосфере, верхняя граница которой расположена на высоте 17 км на экваторе, к полюсам она снижается до 8–10 км. На высоте 25–30 км располагается озоновый слой, поглощающий 97 % ультрафиолетовой части солнечной радиации. Без этого экрана существование жизни на планете было бы невозможно.

Состав современной атмосферы, так же как и состав Мирового океана, в значительной мере обусловлен деятельностью живых организмов и поддерживается системой биогеохимических циклов. Формирование химического состава атмосферы проходило путем закономерной дифференциации химических элементов, выделенных из недр Земли в виде восстановленных газов.

Условно нижнюю границу биосферы можно провести по изотерме 100 °С (критическая температура для развития большинства бактерий). На территории европейской части она проходит на глубине 10—15 км, а в молодых альпийских прогибах — 1,5—2 км. Распространение жизни в пределах биосферы вверх ограничивается еще сильнее. Хлорофиллоносные растения не поднимаются в горы выше 6,2 км из-за низкого парциального давления углекислого газа и отсутствия там жидкой воды. Выше зоны растений в горах встречаются пауки, ногохвостки и клещи, которые здесь питаются заносимой ветром пылью растений и органическими частицами.

Все географические районы биосферы резко различаются по характерным для них условиям. Первостепенное значение имеют климатические факторы. Они и определяют распределение живого вещества в биосфере. Даже основные среды — суша и вода — различаются довольно существенно. Об этом можно судить по данным, приведенным в табл. 3.

Таблица 3

Биомасса организмов Земли (по Базилевичу, Родину, Розову, 1971)

Сухое вещество	Континенты			Океан			Всего
	Зеленые растения	Животные и микроорганизмы	Итого	Зеленые растения	Животные и микроорганизмы	Итого	
Тонны	2,4× 1012	0,02× 1012	2,42× 1012	0,0002× 1012	0,0003× 1012	0,0032× 1012	2,4232× 1012
Проценты	99,2	0,8	100	6,3	93,7	100	

## ■ 2.7. От биосферы к ноосфере: коэволюционная стратегия

Человек и его разум, воплощенный в научную мысль и деятельность, стали фактором планетарного масштаба, направляющей силой дальнейшей эволюции биосферы. Человечество становится доминирующим видом среди живого вещества биосферы. Сегодня человек освоил не только всю территорию нашей планеты, но и вышел в космос, освоение которого уже вполне реально является делом завтрашнего дня, самого ближайшего будущего.

Все 12 тыс. лет, прошедшие после неолитической революции, были эпохой покорения природы, когда она сама не принималась во внимание в качестве активного партнера для человечества. Особенно это характерно для европейской цивилизации, которая приняла христианский тезис о сотворении мира для человека, считающегося господином этого мира, имеющим право делать с ним все что угодно.

В настоящее время человечество подошло не только к рубежу тысячелетий, но и к границе нового периода всей истории. Этот период сменит современную эпоху техногенной цивилизации. Будущий период, по мнению академика Н.Н. Моисеева, будет отличаться новой цивилизационной парадигмой, когда главной целью человека станет преодоление наступающего современного экологического кризиса.

Неправильная оценка человеком своего места в биосфере привела к наиболее опасному изменению в ней — информационно-психотропному. Каждый вид в биосфере имеет свои интересы, которые он решает через развитие информации, позволяющей удовлетворять его потребности в энергии. Человек и его сообщества стремятся получать различными путями не столько энергию и вещество для своего существования, сколько экономическую прибыль, через которую они определяют свое место в биосфере, заботясь об имидже в первую очередь. Поэтому в настоящее время система взаимоотношений «энергия и вещество биосферы ↔ человек» превратилась в сложную цепочку, включающую звенья, определенные системой экономических отношений и занимающих приоритетные позиции над

биосферными интересами человечества и как бы оправдывающими приоритет его потребностей над возможностями биосферы.

В связи с этим необходимо разработать новую стратегию цивилизации, которая должна привести к соизмерению потребностей и образа действия человека с реакцией на него биосферы как целостного организма.

Под влиянием человеческой мысли и человеческого труда биосфера переходит в новое состояние — ноосферу (от греч. *noos* — разум и *sphaira* — сфера). В этом плане необходимо учитывать положение Вернадского о встроенности человека, его социально-исторического бытия в космопланетарную организованность жизни в целом.

Термин «ноосфера» — сфера разума — впервые был введен в научный обиход французскими философами Э. Леруа и П. Тейяром де Шарденом в 1927 г.

Понятие ноосферы ученые употребляют в разных смыслах: 1) состояние планеты, когда человек становится крупнейшей преобразующей силой; 2) область активного проявления научной мысли; 3) главный фактор перестройки и изменения биосферы.

Вернадский называет ноосферой комплексную геологическую оболочку (биосферу), преобразованную научной мыслью. То есть это такая стадия развития биосферы, в которой разумная деятельность человека становится геологическим фактором, и жизнедеятельность людей приобретает планетарный масштаб. Гигантская геологическая деятельность человека сейчас необычайно наглядна. Нет такого быстродействующего природного фактора, с которым можно сравнить мощь человечества, которое воздействует на природу фантастическими по мощности разрушительными силами.

Развивая свои представления и идеи, Вернадский выделил необходимые предпосылки для формирования ноосферы:

1. Человечество стало единым целым. Сегодня событие, происходящее в глухом уголке любой точки любого континента или океана, отражается и имеет следствие (большое или малое) в ряде других мест, всюду на поверхности планеты.

2. Преобразование средств связи и обмена информацией, которые сегодня обеспечивают ее мгновенную передачу.
3. Реальное равенство людей как необходимое условие ноосферы.
4. Поднятие общего уровня жизни как условие реального равенства людей, а также возможность влияния народных масс на ход государственных и общественных дел.
5. Развитие энергетики, открытие и использование новых видов энергии, необходимых для подъема уровня жизни. Человечество должно овладеть новыми источниками энергии, в том числе энергией Солнца, а также непосредственным синтезом пищи без посредничества организованных существ. Высочайший идеал реализации этого положения для человечества — автотрофность, т. е. умение поддерживать и воссоздавать свой организм, как это делают растения, из самых элементарных природных неорганических веществ.
6. Исключение войн из жизни общества.

Концепция ноосферы Вернадского является методологической основой для современных теорий и идей, направленных на решение экологической проблемы и сохранение человечества.

После трудов В.И. Вернадского накопился огромный материал по биосфере, по производственной деятельности человеческого общества. В связи с развитием производительных сил возникают новые по качеству круговороты вещества в биосфере по пути превращения ее в ноосферу, главными из которых являются: массовое потребление продуктов фотосинтеза прошлых геологических эпох; рассеивание, а не накопление энергии, чем характеризовалась биосфера до появления человека, и повышение ее средней температуры. Согласно расчетам В. Троицкого (1989), производство добавочной энергии всего на один процент от той, которая получается Землей от Солнца, приведет к увеличению средней температуры атмосферы примерно на один градус, что может привести к неприятным последствиям на планете. Безопасный предел использования добавочной энергии может составить не бо-



лее 0,1 % от всей энергии Солнца, попадающей на поверхность Земли. Таким образом, ограниченные возможности использования дополнительных источников энергии диктуют необходимые условия дальнейшего развития биосферы и возможность ее перехода в ноосферу.

Согласно В.Г. Горшкову (1988), биосфера была устойчива и выполняла функции по стабилизации климата, пока население нашей планеты не превышало 1 — 2 млрд человек. Пригодная для жизни устойчивая окружающая среда может поддерживаться только при строго сбалансированных величинах синтеза и разложения органических веществ, т. е. при высокой степени замкнутости биохимического круговорота. Согласно наблюдениям доля потребления энергии крупными животными в любых невозмущенных сообществах не превосходит 1 %. По отношению к крупным позвоночным животным биосфера представляет собой энергетическую машину, снабжающую их пищей, кислородом и стабилизирующую условия окружающей среды, но работающую с КПД порядка 1 %.

Современное потребление людьми продукции биосферы составляет 7 % чистой первичной продукции суши. В результате структура естественных сообществ биосферы и замкнутость круговорота веществ в окружающей среде оказываются нарушенными. В настоящее время биосфера утратила стационарность и начала изменяться. Это изменение, по-видимому, будет продолжаться до тех пор, пока доля антропогенного потребления продукции биосферы будет превосходить 1 % независимо от продолжения или остановки экономического роста. При сохранении современной доли антропогенного потребления на уровне 7 % и прекращении экономического роста полное истощение биосферы и искажение окружающей среды произойдет за несколько сотен лет. При сохранении современных темпов экономического роста это должно произойти во второй половине первого столетия нового тысячелетия. Повышение антропогенной доли потребления продукции биосферы до 7 % стало возможным только благодаря использованию дополнительной энергии из источников невозобновимых ресурсов ископаемого топлива.

В настоящее время все энергопотребление людей из источников ископаемого топлива затрачивается на поддержание и рост достигнутого уровня антропогенного потребления продукции биосферы, сопровождающегося ее разрушением. Очевидно, что по мере ухудшения состояния окружающей среды человечеству придется затрачивать энергию и труд на ее стабилизацию, т. е. взять на себя функции, которые раньше выполнялись биосферой. Утратившие способность стабилизировать окружающую среду естественные сообщества становятся ненужными и могут остаться в резерватах как памятники истории Земли. Все оставшиеся живые организмы будут превращены в культурные виды. По-видимому, максимально возможный КПД стационарной ноосферы не сможет достигнуть наблюдаемого КПД невозмущенной биосферы по отношению к крупным животным. В этом случае на стабилизацию условий окружающей среды в стационарной ноосфере потребуется более 99 % всех энергетических и трудовых затрат. На поддержание и развитие цивилизации останется менее 1 %.

Общее энергопотребление ограничено в биосфере климатическим пределом, и его превышение может вывести приземную температуру за границы естественных флуктуаций и вызвать катастрофическую перестройку климатических зон. Мощность всей биосферы примерно совпадает с климатическим пределом. Это совпадение не случайно: мощность биосферы вышла в процессе эволюции на предельно допустимый уровень, совместимый со стабильностью климата. Поэтому при достижении максимально допустимого уровня потребления, совпадающего с климатическим пределом, и построения стационарной ноосферы человечество получит для поддержания и развития цивилизации меньше энергии, чем оно имело в стационарной биосфере в отсутствие энергетических и трудовых затрат на поддержание замкнутости биохимических круговоротов. Следовательно, систему жизни и окружающей среды, управляемую человеком на современном уровне потребления, считать грядущей высшей стадией развития биосферы или сферой разума нельзя. Поэтому академик Н.Н. Моисеев считает ноосферой сферу, в которой человек и его разум являются не «контролерами и управляющими» процессами преобразова-

ния биосферы, а участниками, причем равноправными (порой и подчиненными) со всей остальной природой в единой эволюции.

Основным принципом и стратегией современного развития является коэволюция природы и человека. В общем виде коэволюция — это сопряженная, т. е. совместная, эволюция двух систем. По отношению к биосфере термин носит метафорический характер и заключается в переходе от принципа покорения природы и господства над ней к идее совместной эволюции человека и биосферы. Понятием «коэволюция» определяется качественно новый уровень взаимоотношений в системе «человек — биосфера», в основе которого лежит равноправность компонентов этой системы, а именно: человек и его экономическая активность являются такими же равноправными компонентами глобальной биосферной модели, как и глобальные биогеохимические циклы, климатические процессы, растительность, почва и т. д. Основой коэволюции человека и биосферы должно стать соответствие потребностей человека и возможностей биосферы в обеспечении его ресурсами, прежде всего пищевыми и энергетическими.

Сложность структуры ноосферы определяется двумя особенностями. Во-первых, ноосфера вбирает в себя все предшествующие ей явления. Во-вторых, она пока еще лишена подлинного единства, отражая все противоречия, присущие обществу.

Ноосфера должна стать поистине новой стадией в истории планеты, вступив в которую люди уже не смогут без соответствующих поправок пользоваться ее историческим прошлым. Это позволит расширить границы земной эволюции и перенести ее в космос. Возникает принципиальная возможность создания искусственных биосфер на других планетах. Поэтому ноосфера в будущем займет большее пространство, чем биосфера до появления человека. В целом в связи с образованием ноосферы наша планета переходит в новое качественное состояние. Если биосфера — это сфера Земли, то ноосфера — это сфера Солнечной системы, которая в будущем станет особой областью Солнечной системы в познавательных и производственных целях человеческого общества.

**■ 3.1. Понятие экосистем**

---

Термин «экосистема» был впервые предложен английским экологом А. Тенсли в 1935 г., но само представление об экосистеме возникло, несомненно, раньше. Идею единства организмов и среды можно найти в древних памятниках письменной истории. Однако лишь в конце XIX в. стали появляться вполне определенные высказывания этого рода в американской, европейской и русской экологической литературе. Так, немец К. Мебиус в 1877 г. писал о сообществе организмов на коралловом рифе как о биоценозе, а в 1887 г. американец С. Форбс опубликовал свою классическую работу, в которой озеро рассматривается как микрокосм.

Начальный вклад в становлении экосистемного подхода внес В.В. Докучаев, предопределив образование новой науки — учения о «многосложных и многообразных отношениях и взаимодействиях», существующих между почвами, климатом, растительными и животными организмами. Это учение вышло за рамки экологии Э. Геккеля — экологии взаимоотношений организма с окружающей средой, демэкологии — популяционной экологии и оформилось в самостоятельную науку биогеоценологию, основоположником которой выступил В.Н. Сукачев. Особое значение для формирования экосистемного мировоззрения имеет и учение В.И. Вернадского о биогеохимической работе

систем, которые должны получать и отдавать энергию. Экосистемы, входящие в состав биосферы, в разной степени открыты для потоков веществ, для иммиграции и эмиграции организмов. Поэтому концепция экосистемы должна учитывать существование связанных между собой и необходимых для функционирования и самоподдержания экосистемы *среды на входе и среды на выходе*. В концептуально законченную экосистему входит среда на входе, среда на выходе и система в своих границах (рис. 3).

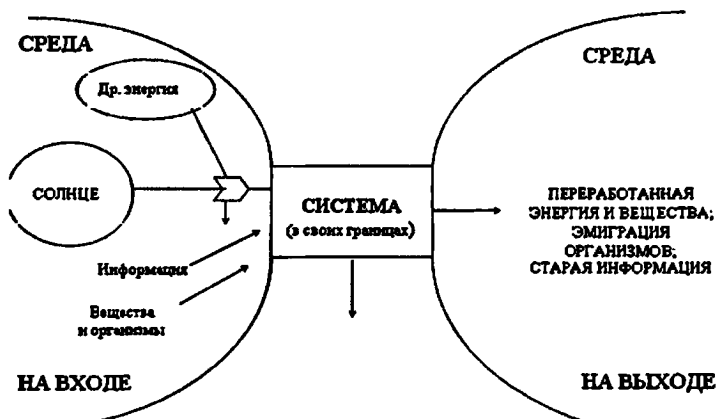


Рис. 3. Концепция экосистемы

На рисунке схематически показано взаимодействие трех основных компонентов, а именно: сообщества, потока энергии и круговорота веществ. Поток энергии направлен в одну сторону; часть поступающей солнечной энергии преобразуется сообществом живых организмов и переходит на качественно более высокую ступень, трансформируясь в органическое вещество, представляющее собой более концентрированную форму энергии, чем солнечный свет. Большая часть энергии деградирует, проходя через систему, и покидает ее в виде тепловой энергии. Энергия может накапливаться, высвобождаться, но не использоваться вторично. В отличие от нее элементы питания, необходимые для жизни, и вода могут использоваться многократно.

Масштабы изменений среды на входе и на выходе сильно варьируют и зависят от нескольких переменных, например: 1) размеров системы — чем она больше, тем меньше зависит от внешних условий; 2) интенсивности обмена — чем он интенсивнее, тем больше приток и отток; 3) сбалансированности автотрофных и гетеротрофных процессов — чем сильнее нарушено это равновесие, тем больше должен быть приток извне для его восстановления; 4) стадии и степени развития системы — молодые системы требуют большего притока энергии и вещества, чем зрелые.

### ■ 3.2. Биогеоценоз и экосистема — сходства и различия

В современной экологической литературе наряду с понятием «экосистема» часто употребляется понятие «биогеоценоз», которое введено в научную литературу академиком В.Н. Сукачевым несколько позднее (в 1942), чем понятие экологической системы.

По В.Н. Сукачеву, *биогеоценоз* — это участок земной поверхности, где на известном протяжении биоценоз и отвечающие ему части атмосферы, литосферы, гидросферы и педосферы остаются однородными и имеющими однородный характер взаимодействия между ними и поэтому в совокупности образующими единый, внутренне взаимообусловленный комплекс.

Биогеоценоз, как и экосистема, состоит из двух основных блоков. Первый из них представлен взаимосвязанными организмами разных видов и носит название *биоценоз*.

Биологи по-разному трактуют суть этого понятия. Одни понимают под этим термином группу встречающихся совместно популяций, другие — пространственно ограниченные совокупности (ассоциации) растений и животных с доминированием какого-либо одного вида: сообщество птиц, насекомых, луговых растений, еловое сообщество, осоковое сообщество и т. п.

В настоящее время наиболее исчерпывающим можно считать определение биоценоза, которое дал американский эколог Р.Х. Уиттекер в своем фундаментальном труде «Сообщества и экосистемы». Биоце-

ноз — это сочетание популяций растений, животных и микроорганизмов, взаимодействующих друг с другом в пределах данной среды и образующих тем самым особую живую систему со своим собственным составом, структурой, взаимоотношениями со средой, развитием и функциями.

Биоценозы — это открытые системы (как и вообще все биологические системы); в природе одни переходят в другие вдоль тех или иных градиентов среды, а не занимают четко ограниченные зоны. Нередко различные биоценозы настолько сливаются, что при отсутствии четких границ между средами обитания иногда невозможно определить, где кончается один и начинается другой ценоз.

В рамках биоценоза можно выделить сообщество растений — *фитоценоз*, животных — *зооценоз* и микроорганизмов — *микробоценоз*.

Геоботанический термин «фитоценоз» был исходным понятием при определении биогеоценоза. Фитоценоз — это более или менее устойчивое, обычно исторически сложившееся сообщество, составленное растительными организмами одного или многих поколений, с однородным характером взаимоотношений между ними самими и между ними и средой, а также образующее собственную внутреннюю среду. Фитоценоз является объектом изучения фитоценологии — науки о растительных сообществах, основоположником которой является В.Н. Сукачев.

Зооценоз складывается из совокупности взаимосвязанных и взаимозависимых видов животных на каком-то пространстве, обычно в пределах одного биоценоза. Зооценоз является функциональной частью биогеоценоза и неотделим от него, однако на больших глубинах моря или в пещерах может существовать как самостоятельное образование, а также и в совокупности с микробоценозом. Зооценоз всегда составлен многими поколениями животных.

Микробоценоз — сообщество микроорганизмов, состоящее из функционально взаимосвязанных единичных или многочисленных их видов и обычно рассматриваемое как особый компонент биогеоценоза. В некоторых случаях (биотехнологические установки,

горячие источники, местами в глубинах Мирового океана и Земли) микробиоценоз может быть представлен самостоятельно отдельными специфическими видами микроорганизмов.

Второй блок представлен средой обитания этих сообществ, которую в данном случае называют *биотопом*, или *экотопом*. Биотоп — это участок с однородными экологическими условиями, который занимает биоценоз, представленный совокупностью неживых компонентов, однородное по абиотическим факторам среды пространство. Биотоп включает *климатоп* — совокупность климатических факторов на данной территории, *эдафотоп* — биокосное образование (почва) и *гидротоп* — гидрологические факторы среды.

Биогеоценозы обладают рядом признаков и свойств, которые дают представление о характере их структуры. Любое сообщество слагается из многих видов растений, животных и микроорганизмов, объединенных между собой сложными взаимосвязями. Последние характеризуют структуру биоценоза — состав подчиненных элементов и их взаимное расположение (пространственная структура).

Видовые популяции в составе биоценоза закономерно располагаются как по площади, так и по вертикали в соответствии с биологическими особенностями каждого вида. Благодаря этому биогеоценоз всегда занимает определенное трехмерное пространство. Основной фактор, создающий вертикальную структуру, имеет биологическую природу и связан с расчленением растительных сообществ по высоте. Особенно четко это выражено в лесных фитоценозах, вертикальная структура которых выражена в виде *ярусности*. Ярус — совместно произрастающие группы видов растений, различающиеся по высоте и по положению в биоценозе ассимилирующих органов (листья, стебли, корневища и т. п.). С позиции биогеоценологии ярус — сложная материально энергетическая система, на базе которой дифференцируется ряд элементарных вертикальных слагаемых.

Как правило, разные ярусы образованы разными жизненными формами. Верхний ярус представлен древесными породами, далее следуют ярусы кустар-



ников, кустарничков, травянистых растений и наземный моховый покров. В разных типах леса эта схема выражена неодинаково. Так, в широколиственных лесах вычленяется несколько древесных ярусов, составленных видами деревьев с разной высотой, а также ярус подлеска (кустарники и низкорослые деревья); травянистая растительность тоже может формировать 2—3 яруса. Подземные части растений, в свою очередь, образуют несколько ярусов. Такие ярусы выделяют по глубине залегания всасывающих частей корней. Почвенная ярусность способствует более продуктивному использованию воды и минеральных веществ в разных горизонтах почвы, благодаря чему на одной и той же территории может произрастать большое количество растений. Подземные ярусы не всегда легко выделить, г. к. основная масса корней приходится на самый верхний слой почвы.

Подобно распределению растительности по ярусам разные виды животных также занимают в биоценозах определенные уровни. Вертикальная структура распределения животных и микроорганизмов тесно связана с их функциональной активностью: пастбищные цепи концентрируются преимущественно в наземной части биоценозов, а цепи разложения — в подземной их части.

Горизонтальная структура биоценозов выражена *мозаичностью* и реализуется в виде неравномерного распределения популяций отдельных видов по площади. Это определяется, с одной стороны, особенностями биотопов — неоднородность почвенно-грунтовых условий, микроклимата и т. п., а с другой — взаимоотношениями отдельных видов как внутри популяции, так и между собой.

Блоковая модель биогеоценоза, по В.Н. Сукачеву, представлена на рис. 4. Этот рисунок позволяет наглядно представить, чем отличаются понятия «экосистема» и «биогеоценоз». С методологической точки зрения они имеют существенные различия. Биогеоценоз, по В.Н. Сукачеву, включает все названные блоки и звенья. Это понятие обычно используют применительно к сухопутным системам. Биогеоценоз — понятие ранговое, территориальное. У геоботаников оно связано с единицей

растительного покрова — фитоценозом, границы которого служат границами биогеоценоза. Примерами биогеоценозов могут служить однородные участки леса, луга, степи, болота и т. п.

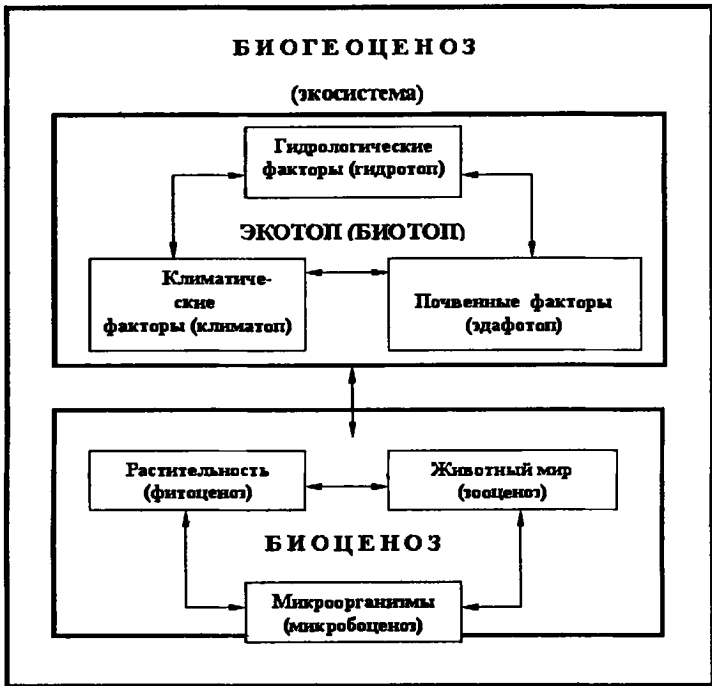


Рис. 4. Схема биогеоценоза, по В.Н. Сукачеву

В понятии «экосистема» подчеркивается неразрывность, взаимодействие организмов и среды их обитания, в результате чего развиваются биосистемы разных типов и размеров, с разной степенью целостности, гомеостаза и круговорота вещества. В настоящее время экосистема — «это неопределенная по объему и неоднозначная по содержанию система»: от экологической системы, развивающейся в тарелке супа, выставленной в жаркий день на подоконник, и экосистемы межклеточников до экосистемы планетарного характера — биосферы.

Экосистемы могут и не иметь растительное звено. Таким примером являются системы, формирующиеся на базе разлагающихся органических остатков, гниющих в лесу деревьев, трупов животных и т. п. В них достаточно присутствие зооценоза и микробоценоза или только микробоценоза, способных осуществлять круговорот веществ.

Под экосистемой понимается более функциональное образование, связанное с биогеохимическим круговоротом вещества, а под биогеоценозом — более структурное образование. Экосистема — экологическое понятие — система взаимодействий, система функций, система вещества и потоков энергии. Биогеоценоз — более морфологическое и биохорологическое понятие (от греч. «хорос» — место, пространство) — система элементов, связанных функциональными связями, создающими самокорректирующуюся систему, для поддержания которой не требуется внешнего управления. В этом еще одно отличие биогеоценоза от экосистемы, т. к. она может быть пространственно как мельче, так и крупнее биогеоценоза. Для экосистемы характерен такой признак, как относительность границ. При таком подходе возможно выделение микро-, макро- и мезоэкосистем. В этом случае под определение биогеоценоза может подходить только последний экосистемный уровень, например конкретный тип леса.

В самом формальном определении «биогеоценоз», данном В.Н. Сукачевым в двух вариантах, нет принципиальных различий от определения экосистемы. В них подчеркивается, что биогеоценоз — это участок земной поверхности. Последнее утверждение очень существенно, т. к. резко ограничивает круг экосистем ранга биогеоценоза.

Чтобы снять терминологические неясности, соавтор В.Н. Сукачева по формированию науки биогеоценологии профессор В.Н. Дылис образно определил биогеоценоз как экосистему, но только в рамках фитоценоза.

Биогеоценозы и экосистемы могут различаться и по временному фактору (продолжительности существования). Любой биогеоценоз потенциально бессмертен,

поскольку все время пополняется энергией за счет деятельности растительных фото- или хемосинтезирующих организмов. В то же время экосистемы без растительного звена заканчивают свое существование одновременно с высвобождением в процессе разложения субстрата всей содержащейся в нем энергии. Надо, однако, иметь в виду, что в настоящее время термины «экосистема» и «биогеоценоз» нередко рассматриваются как синонимы.

### ■ 3.3. Состав и структура экосистем

Каждая экосистема имеет собственную материально-энергетическую базу и определенную функциональную структуру.

С точки зрения трофической структуры экосистему можно разделить на два яруса: 1) *верхний автотрофный ярус*, или *зеленый пояс*, включающий растения или их части, содержащие хлорофилл, где преобладают фиксация энергии света, использование простых неорганических соединений и накопление сложных органических веществ; 2) *нижний гетеротрофный ярус*, или *коричневый пояс* почв и осадков, разлагающихся веществ, корней и т. д., в котором преобладают использование, трансформация и разложение сложных органических соединений.

С биологической точки зрения в составе экосистемы удобно выделять следующие компоненты: 1) *неорганические вещества* (С, N, P, K, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O и др.), включающиеся в круговороты; 2) *органические соединения* (белки, углеводы, липиды, гумусовые вещества и т. д.), связывающие биотическую и абиотическую части; 3) *воздушную, водную и субстратную среды*, включающие климатический режим и другие физические факторы; 4) *продуценты, автотрофные организмы*, в основном зеленые растения, которые могут производить пищу из простых неорганических веществ; 5) *макроконсументы, или фаготрофы*, — гетеротрофные организмы, в основном животные, питающиеся другими организмами; 6) *микрoконсументы, или сапротрофы* (деструкторы), — гетеротрофные организмы, в

основном бактерии и грибы, получающие энергию за счет разложения мертвых тканей. В результате их деятельности высвобождаются неорганические элементы питания, пригодные для продуцентов.

Первые три компонента относятся к факторам неживой природы, их можно именовать *абиотическими*, а остальные составляют биомассу Земли и могут быть названы *биотическим сообществом*.

### 3.4. Биотическое сообщество

Живые организмы, входящие в состав биотического сообщества, различаются по способу питания — *автотрофы* и *гетеротрофы* (рис. 5).

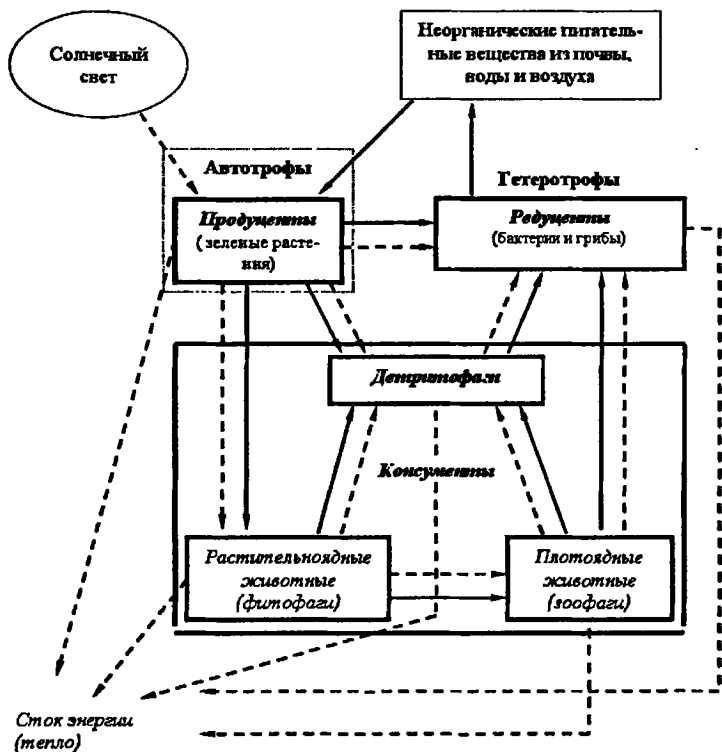


Рис. 5. Основные компоненты и связи в экосистеме

**Автотрофы** (самопитающиеся) — организмы, образующие органическое вещество своего тела из неорганических веществ — двуокиси углерода и воды — посредством фотосинтеза и хемосинтеза. Фотосинтез осуществляют фотоавтотрофы — все хлорофиллоносные растения и микроорганизмы. Хемосинтез наблюдается у некоторых хемоавтотрофных бактерий, которые используют в качестве источника энергии окисление водорода, серы, сероводорода, аммиака, железа. Хемоавтотрофы в природных экосистемах играют относительно небольшую роль, за исключением чрезвычайно важных нитрифицирующих бактерий.

Автотрофы составляют основную массу всех живых существ и полностью отвечают за образование всего нового органического вещества в любой экосистеме, т. е. являются производителями продукции — *продуцентами* экосистем.

**Гетеротрофы** (питающиеся другими) — организмы, потребляющие готовое органическое вещество других организмов и продуктов их жизнедеятельности. Это все животные, грибы и большая часть бактерий. У некоторых групп бактерий, так же как и у большинства растений-паразитов и насекомоядных растений, совмещаются автотрофные и гетеротрофные функции. Гетеротрофы выступают как потребители и деструкторы (разрушители) органических веществ.

Их можно подразделить на две категории. Выделяют *биофагов*, т. е. организмы, поедающие другие живые организмы, и *сапрофагов* — организмы, питающиеся мертвым органическим веществом.

Биофаги, или консументы, подразделяются следующим образом:

1. *Консументы первого порядка, или фитофаги*, — растительноядные живые организмы (тля, кузнечики, заяц, олень и т. д.).
2. *Консументы второго порядка, или зоофаги*, — плотоядные, или хищные живые организмы, поедающие других животных (хищные насекомые, насекомоядные и хищные птицы, звери). Более крупные плотоядные организмы, нападающие на хищников меньшего размера, будут считаться *консументами третьего порядка*.

3. Среди консументов можно выделить специфическую группу живых организмов, которые тесно связаны со своими жертвами и питаются ими в течение длительного времени, как правило, не убивая, но причиняя им существенный вред. Такие организмы принято называть *паразитами*. К ним относятся не только животные (черви, насекомые, клещи), но и различные микроорганизмы (вирусы, бактерии и простейшие), а также некоторые растения и грибы.
4. Наряду с паразитами в группу консументов входят живые организмы, которые, вступая в отношения с организмом-хозяином, не наносят вреда, а лишь питаются его выделениями и осуществляют жизненно важные для него трофические функции. Например, это мицелиальные грибы — микоризы, участвующие в корневом питании большинства растений; клубеньковые бактерии бобовых; микробное население сложных желудков жвачных животных, повышающее перевариваемость и усвоение поедаемой пищи. Группа вышеуказанных живых организмов объединена под единым названием *симбиотрофы*.
5. Среди консументов существует достаточно большая группа живых организмов, которая успешно совмещает как растительноядный характер питания, так и плотоядный. Эти животные объединены в группу *всеядных* (белка, еж, кабан, медведь и др.). Сапрофаги включают в себя организмы, питающиеся мертвым органическим веществом (*детритом*), от мелких до крупных. Крупные мертвоеды, или *детритофаги*, осуществляют механическое разрушение растительных и животных остатков и частичное разложение сложного органического вещества до простого с незначительным выходом минеральных веществ. К ним относятся различные личинки насекомых, жуки-капрофаги, дождевые черви, крупные падальщики — грифы, гиены и др. Группа бактерий и низших грибов — *редуцентов* завершает работу детритофагов, доводя разложение органики до ее полной минерализации. Сапрофаги участвуют в образовании почвы, торфа и донных отложений.

Все названные группы организмов в любой экосистеме тесно взаимодействуют между собой, согласуя потоки вещества и энергии. Их совместное функционирование не только поддерживает структуру и целостность системы, но и оказывает существенное влияние на абиотические компоненты, обуславливая очищение экосистемы.

### ■ 3.5. Классификация экосистем

В зависимости от жизненных сред экосистемы делятся на наземные (атмосферные), водные (гидросферные) и подземные (литосферные).

Выделяют микроэкосистемы (ствол гниющего дерева), мезоэкосистемы (лес, пруд, озеро и др.), макроэкосистемы (континент, океан) и, наконец, глобальную экосистему (биосфера Земли).

Ю. Одум выделяет три группы природных экосистем: наземные, пресноводные и морские (рис. 6).

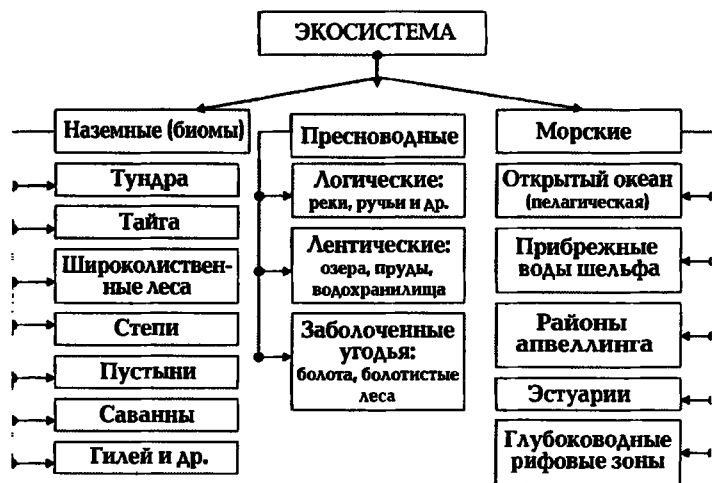


Рис. 6. Основные типы природных экосистем

В основе классификации лежат определенные признаки: для наземных экосистем — тип растительности, для водных — физические свойства воды.



Очень крупные наземные экосистемы называются *биомами*. Каждый биом включает в себя целый ряд меньших по размерам, связанных друг с другом экосистем. Одни из них могут быть очень крупными, другие представлять собой, например, небольшой лесок. Важно то, что любую экосистему можно определить как более или менее специфическую группировку растений и животных, взаимодействующих друг с другом и со средой.

Распространение биомов подчиняется принципу географической зональности. В результате некоторые экосистемы могут встречаться в различных климатических поясах.

Выделяют:

### **Леса умеренного пояса**

Они распространены в Западной Европе, Восточной Азии, на востоке США. Климат сезонный с зимними температурами ниже  $0^{\circ}\text{C}$ . Господствующая растительность — широколиственные листопадные породы деревьев. Животный мир богат представителями млекопитающих, птиц, земноводных, насекомых и микроорганизмов. Биота хорошо приспособлена к сезонному климату (спячка, миграции), вегетационный период — 4–6 месяцев.

### **Степи**

Степные районы расположены в центральной части Северной Америки, России, в некоторых районах Африки, Австралии, на юго-востоке Южной Америки. Климат сезонный, лето от умеренного до жаркого, зимние температуры ниже  $0^{\circ}\text{C}$ . Господствующая растительность — высокотравные и низкотравные злаковники с отдельными деревьями и кустарниками. Животный мир представлен большим разнообразием растительноядных и хищных млекопитающих, птицами и мелкими роющими животными. Большая часть степных ландшафтов превращена в сельскохозяйственные угодья.

### **Пустыни**

Распространены в некоторых районах Африки, Ближнего Востока и Центральной Азии, на юго-западе

США, севере Мексики и других территориях с годовой суммой осадков менее 250 мм. Климат сухой, чаще всего жаркие дни и холодные ночи. Характерная растительность — редкостойный кустарник, иногда кактусы и низкие травы. Растения приспособляются к сложившимся условиям окружающей среды строением корневых систем (поверхностные, стержневые системы, проникающие до уровня грунтовых вод, — 30 м и глубже), а также способностью перехватывать влагу редких дождей из воздуха. Наличие колючек снижает испарение с поверхности растений. Животный мир представлен разнообразными грызунами, пресмыкающимися, хищными птицами, насекомыми. Пустыни занимают более трети земной поверхности, и площадь их постоянно возрастает.

### Хвойные леса (тайга)

Распространены в северных районах Северной Америки, Европы и Азии. Для них характерна холодная и долгая зима, много осадков в виде снега. Основная растительность — вечнозеленые хвойные леса. Животный мир представлен крупными и мелкими растительноядными млекопитающими, множеством грызунов, хищников, летом многочисленны кровососущие двукрылые. Характерно множество озер и болот, толстая лесная подстилка из влажной хвои и древесины, т. к. холод тормозит процессы ее разложения.

### Тундра

Эти биомы можно встретить в Северном полушарии к северу от тайги. Климат — очень холодный с полярным днем и полярной ночью, среднегодовая температура ниже  $-5^{\circ}\text{C}$ , за летние месяцы земля оттаивает всего на метр в глубину. Растительность представлена медленно растущими лишайниками, мхами, злаками и осоками, карликовыми деревьями и кустарниками. Животный мир обеднен — чаще всего встречаются мелкие роющие млекопитающие, хищники, приобретающие зимой маскирующую белую окраску, крупные копытные осенью мигрируют к югу. За короткое лето в тундре гнездится огромное количество перелетных птиц.

## Саванны

Саванны представлены в субэкваториальной Африке и Южной Америке, на большей части южной Индии. Климат сухой и жаркий, обильные дожди в течение влажного сезона (750 — 1650 мм/год). Господствующая растительность: злаковники с редкими листопадными деревьями. Животный мир представлен крупными растительноядными млекопитающими, хищниками, отрядами птиц и насекомыми.

## Дождевые тропические леса

Дождевые тропические леса занимают север Южной и Центральной Америки, западную и центральную часть экваториальной Африки, Юго-Восточную Азию, прибрежные районы северо-запада Австралии, острова Индийского и Тихого океанов. Среднегодовая температура выше + 17 °С, большое количество осадков — до 2400 мм в год. Основная растительность — леса с сотнями видов деревьев, с растениями-эпифитами и древовидными лианами на стволах. Животный мир наиболее богат представителями различных групп фауны: экзотические насекомые с яркой окраской, многочисленные земноводные, млекопитающие. Почвы маломощные, бедные, часть территории постоянно затопливается. Эти биомы в наибольшей степени, чем другие, эксплуатируются человеком и в результате находятся под угрозой исчезновения.

В водной среде на основе химических свойств воды выделяют пресноводные и морские экосистемы.

По сравнению с наземными и морскими экосистемами пресноводные местообитания занимают сравнительно малую часть земной поверхности, но их значение для человека достаточно велико. Прежде всего потому, что пресная вода — самый удобный и самый дешевый источник воды для бытовых и промышленных нужд, кроме того, пресноводные экосистемы являются естественными коллекторами переработки антропогенных отходов.

Пресноводные водоемы делят: 1) на *лентические* (водоемы со стоячей водой) — озера, пруды, водохранилища; 2) *лотические*, или водоемы с проточной водой, — реки, ручьи, ключи, родники; 3) *затопленные угодья* — болота и марши.

Характерной чертой крупных лентических экосистем является четкая зональность. В типичном случае различают *литоральную зону*, где встречаются прибрежные укореняющиеся растения; *лимническую зону*, или зону открытой воды, где доминирует планктон, и *профундальную зону*, где живут только гетеротрофы. В стоячих водоемах органическая жизнь значительно богаче. Продуценты представлены высшими растениями и фитопланктоном; консументы — зоопланктоном, растительноядными и хищными рыбами; личинки насекомых и бактерии осуществляют разложение органического вещества. Необычайным разнообразием флоры и фауны отличается одно из крупнейших озер планеты — Байкал. В нем известно 1085 видов растений и 1550 видов животных.

Основными различиями между текучими и стоячими водами являются:

- во-первых, течения, которые служат важным контролирующим и лимитирующим фактором;
- во-вторых, обмен между сушей и водой, который наиболее выражен в реках, в результате чего в них формируется более открытая и гетеротрофная система, особенно при невеликих размерах водоема;
- в-третьих, концентрация кислорода, которая в реке обычно выше и более равномерно распределена.

В *лотических* экосистемах выделяют обычно две экологические зоны: 1) *перекаты* — участки с достаточно быстрым течением, дно свободно от ила и обломочного материала, здесь обитают организмы, которые прочно прикрепляются к каменистому субстрату, способные плавать против течения; 2) *плесы* — глубоководные участки с медленным течением, как правило, с мягким субстратом; такие условия благоприятны для жизни роющих и плавающих животных, укореняющихся в водных растений и для развития планктона.

По химическому составу воды Ливингстон подразделяет реки мира на два типа: 1) *жестководные*, или *карбонатные*; 2) *мягководные*, или *хлоридные* реки.

*Заболоченными* участками называются любые пространства, которые хотя бы часть года покрыты пресной водой. Почвы таких мест насыщены влагой, ключе-

вой фактор, обеспечивающий продуктивность и видовой состав этих сообществ, это гидропериод, т. е. периодичность колебаний уровня воды. Болота представляют собой очень открытые системы, и классификация их основана на степени связи с более глубокими водоемами или системами суши. В связи с этим выделяют: *речные болота* — расположены в низинах и заливных долинах и являются наиболее продуктивными системами; *озерные болота* соединены с озерами, прудами и периодически заполняются водой, тесно связаны с уровнем воды глубоководного водоема; *собственно болота* — это верховные и низинные болота, марши, топи, сырые луга, не связанные с озерами и реками. Таких болот очень много в областях бывшего оледенения. Основными обитателями болот являются растения макрофиты, воздушные болотные растения, кустарники; они служат местобитанием водоплавающих птиц, водных и полуводных позвоночных. Долгое время болота рассматривались как бросовые земли и подвергались уничтожению. Сейчас болота признаются естественными фильтрами планеты, экологическая роль которых еще не оценена.

*Морские экосистемы* подразделяются: 1) на *открытый океан*; 2) *воды континентального шельфа*; 3) *районы апвеллинга* — зона продуктивного рыболовства; 4) *эстуарии* — бухты, устья рек, лиманы; 5) *экосистему глубоководных рифовых зон Мирового океана*.

Экосистема открытого океана занимает огромную поверхность и обладает значительным объемом воды (94 % объема всей гидросферы Земли). Жизненная среда океана непрерывна, и в нем отсутствуют границы, препятствующие расселению живых организмов. В океане насчитывается более 160 000 видов животных и около 10 000 видов растений. Среди животных около 16 000 видов рыб, 80 000 видов моллюсков, более 20 000 ракообразных, 15 000 простейших. Среди растений в океане преобладают водоросли: диатомовых насчитывается около 5000 видов, красных — 2500, бурых и сине-зеленых — около 2000 и т. д. Несмотря на такое разнообразие жизни в океане, его органический мир в водной толще распределяется неравномерно.

Экосистемы континентального шельфа — это прибрежные районы, где складываются наиболее благо-

приятные условия питания и сконцентрировано значительное разнообразие живых организмов, имеющих промысловую ценность. Одним из главных факторов развития этой системы является энергия волн, прибой и приливов.

Районы *апвеллинга* формируются в глубоководных местах, где поверхностные воды постоянно разбиваются о крутые береговые склоны. Системы характеризуются высоким содержанием биогенных элементов в воде, донные отложения содержат много органических веществ и фосфатов. Видовое разнообразие рыб и птиц определяет не только продуктивность, но и короткие пищевые цепи. Некоторые виды-хищники в областях апвеллинга становятся растительноядными. Прибрежные районы часто представляют собой пустыню, т. к. ветры дуют большей частью с суши, унося влагу. Циркуляция воды осуществляется по вертикали: холодные глубинные воды регулярно поднимаются на поверхность.

*Эстуарии* — это места впадения пресных речных вод в морские экосистемы. Экосистемы, сформированные в таких местах, отличаются ярко выраженной специфичностью, т. к. населены биотой, характерной как для пресноводных экосистем, так и для морских сообществ. В местах впадения рек в моря очень часто строят судоремонтные и судостроительные верфи, порты, города и санаторно-курортные организации, что делает эти системы очень уязвимыми.

Экосистема глубоководных рифтовых зон океана открыта сравнительно недавно (1977) американскими учеными в Тихом океане на глубине 2600 м. Здесь в сплошной темноте, где невозможен фотосинтез, господствует сероводородное заражение, высоко содержание ядовитых металлов, имеются выходы гидротермальных источников, были обнаружены оазисы жизни. Живые организмы были представлены гигантскими червями, моллюсками, креветками, крабами, своеобразными рыбами, а серные бактерии играют роль зеленых растений.

В зависимости от степени влияния человека на экосистемы их принято делить на *природные* и *антропогенные*. Природные экосистемы функционируют спонтанно, сами по себе, без обязательного участия

человека. В их биотический круговорот человек не включается или включается ограниченно в качестве консумента, если занимается собирательством, рыбной ловлей или охотой.

Природные экосистемы делятся на два типа: *первичные*, не испытывавшие существенных воздействий со стороны человека, и *вторичные*, возникшие на территории, где природные экосистемы были полностью нарушены или даже ликвидированы человеком и затем естественно или искусственно восстановлены или созданы заново. Способность природных экосистем самовосстанавливаться после частичного или полного разрушения является наиболее важным их свойством как для человека, так и для самой природы. Восстановление может идти непосредственно или через серию сменяющих друг друга экосистем и требует, как правило, длительного времени. Например, срубленный или сожженный лес полностью восстанавливается естественным путем через 200—300 лет, распаханная степь — через 100—150 лет. Человек может задержать восстановление или даже воспрепятствовать ему в случае экологически ошибочных действий или, наоборот, ускорить восстановление в результате грамотного хозяйствования.

Антропогенные экосистемы делятся на две категории: экосистемы *культурные* (точнее *культуривационные*), регулярно эксплуатируемые человеком, и экосистемы *рудеральные*, живая продукция которых человеком не используется и не поддерживается.

Культуривационные экосистемы возникают на почве усиления эксплуатации природных ресурсов, когда человек берет на себя не только добычу живого ресурса, но и его полное или частичное воспроизводство путем организации хозяйства. Экосистема при этом становится искусственной. В зависимости от направления хозяйства они подразделяются:

- на культуривационные экосистемы промыслового характера (лесные хозяйства на монокультурах, охотничьи хозяйства, рыбопромысловые хозяйства с искусственным размножением рыб и т. д.);
- на культуривационные экосистемы сельскохозяйственного характера с полным или расширенным

воспроизводством потребляемого человеком ресурса (поля, плантации, пастбища, сады, теплично-оранжерейные хозяйства, рыбоводные пруды), получившие название агробиоценозов (агрозкосистем) занимают 1,5 млрд га, или около 10 % площади суши — земледельческие агроландшафты; 3,2 млрд га — пастбищные агроландшафты;

- на культивационные системы рекреационного и городского хозяйств (загородные, санаторные и городские парки, озера и пруды в парках, скверы и другие формы озеленения городов и населенных пунктов, в том числе и на закрытом грунте).

По мнению Ю. Одума, агрозкосистемы — это одомашненные системы, которые во многих отношениях занимают промежуточное положение между природными (луга, леса) и искусственными (города) экосистемами. Современное представление об агроценозах отражено в формулировке: это вторичные, измененные человеком биогеоценозы, ставшие значительными элементарными единицами биосферы; их основу составляют искусственно созданные, как правило, обедненные видами живых организмов биотические сообщества. Эти сообщества формируют и регулируют люди для получения сельскохозяйственной продукции. Агрозкосистемы отличаются высокой биологической продуктивностью и доминированием одного или нескольких избранных видов (сортов, пород) растений или животных. Выращиваемые культуры и разводимые животные подвергаются искусственному, а не естественному отбору. Как экологические системы агрозкосистемы неустойчивы: у них слабо выражена способность к саморегулированию, без поддержки человеком они быстро распадаются или дичают и трансформируются в естественные.

Агрозкосистемы с преобладанием зерновых культур существуют не более одного года, многолетних трав — три-четыре года, плодовых культур — тридцать-сорок лет, а затем они распадаются и отмирают. Полезащитные лесные полосы, которые являются элементами агросистем, в степной зоне существуют не менее тридцати лет. Однако без поддержки человеком (например, рубки, ухода) они постепенно дичают, превраща-



ясь в естественные угодья, или погибают. Основу большинства агроэкосистем составляет искусственный фитоценоз: окультуренные (плановмерно эксплуатируемые луга и пастбища); полукультурные (непостоянно регулируемые искусственные насаждения — сеяные, многолетние луга); культурные (постоянно регулируемые многолетние насаждения, полевые и огородные культуры); интенсивно культурные (паршиковые и оранжерейные культуры, гидропоника, аэропоника и др.). Управление агроэкосистемой осуществляется извне и подчинено внешним целям. Они не имеют природного полноценного механизма круговорота веществ и должны постоянно поддерживаться действиями человека, биотехническими мерами типа вспашки, удобрения, посева, подкормки, прополки и т. д.

Схема функционирования агроэкосистем представлена на рис. 7.

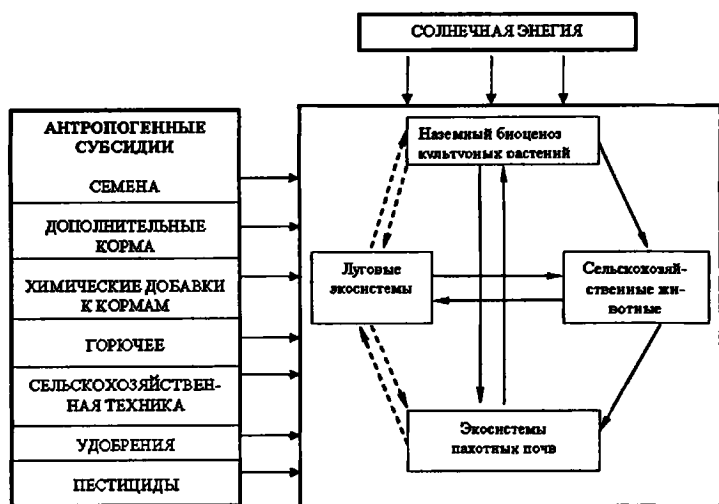


Рис. 7. Схема функционирования агроэкосистемы

На рис. 8 показано отличие природных экосистем от аграрных. Прежде всего биотическое сообщество природной экосистемы разнообразнее (показано наличием множества ячеек в пространстве ниши), чем в агроэкосистеме, и полнее использует доступное ей про-

странство ниши. Характеристика отдельных индивидуумов (генетика, возраст, состояние и т. д.) внутри определенного вида (показаны цифрами внутри ячейки для этого вида) имеет тенденцию к изменению в природных системах, но относительно постоянна в аграрных. Природные системы более непрерывные в пространстве и во времени; основная часть полученной в них продукции используется для различных целей в пределах системы. Экспорт продуктов продовольствия из агроэкосистем лимитирует использование полученной продукции внутри этих систем и делает их

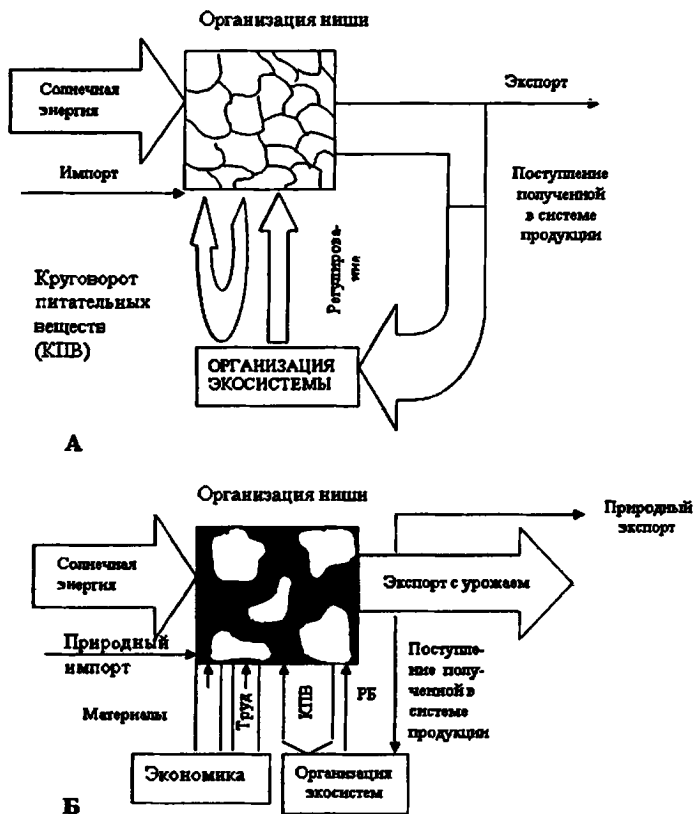


Рис. 8. Сравнительная характеристика природной экосистемы (А) и агроэкосистемы с высоким уровнем механизации (Б)

зависимыми от затрат материалов и труда человека. С одной стороны, агроэкосистемы — это естественно-материальный источник производства, а с другой — объект и результат целенаправленной деятельности человека.

Физико-химические процессы, протекающие в агроэкосистемах, существенно отличаются от таковых в естественных условиях из-за привнесения элементов антропогенного регулирования. Принципиальное отличие аграрных систем от естественных заключается в преимущественном выносе с урожаем питательных веществ. Уменьшение содержания гумуса ухудшает условия развития полезной микрофлоры, в том числе и почвоочистительной, приводит к снижению запасов внутрипочвенной энергии, элементов питания, к усилению процессов смыва и вымывания, т. е. обуславливает деградацию почвенно-биотического комплекса, а затем и системы в целом.

Большая часть процессов, протекающих в аграрной экосистеме, происходит не так, как в природных образованиях. Так, скорость инфильтрации воды в природных системах выше, что существенно снижает и поверхностный сток, и вероятность развития эрозии почвы. В естественных условиях эрозию сдерживает и более плотный растительный покров, сохраняющийся в течение всего года.

Потери влаги в природной экосистеме обычно выше. Из-за этого по почвенному профилю перемещается меньшее количество воды, что снижает вымывание питательных элементов и их поступление в грунтовые воды.

В природных системах в больших количествах содержатся органические коллоиды, которые обеспечивают ионообменную и водоудерживающую способность почвы. В результате длительной обработки почвы или при орошении происходит окисление и разрушение органического вещества, в результате значительная часть почвенных коллоидов утрачивается. Параллельно окислению протекает и интенсивная минерализация органики, что ведет к потерям подвижных форм питательных веществ. В агроэкосистемах эти процессы усиливаются вследствие снижения густоты

растительного покрова и повышения температуры почвы.

Цикл круговорота биогенных элементов в природных экосистемах более закрытый, чем в агроэкосистемах, где значительная их часть отчуждается с урожаем. Газообразные потери азота из почвы в агроценозах значительно выше, чем в природных экосистемах, из-за большей активности денитрифицирующих микроорганизмов.

В естественных экосистемах способность растений поглощать элементы питания выше, чем скорость образования доступных их форм в почве. Растения природных сообществ имеют более разнообразную корневую систему, что позволяет полнее использовать почвенный профиль. Агротехника, при которой уменьшается разнообразие возделываемых культур, не только снижает эффективность использования влаги, но и увеличивает угрозу потери питательных веществ при вымывании их за пределы корнеобитаемого слоя почвы.

Естественные экосистемы выполняют три жизнеобеспечивающие функции, являясь местом, средством и условием жизни. Агроэкосистемы в отличие от них формируются для получения максимально возможного количества продукции, служащей первоисточником пищевых, лекарственных, кормовых и сырьевых ресурсов, т. е. функции агроэкосистем ограничиваются предоставлением жизни. В этом главная причина преобладания ресурсоемкого и природоразрушающего типов агросистем.

Современные агроэкосистемы включают сложные взаимосвязанные материальные, энергетические и экологические процессы производства биологической продукции. При этом обеспечивается воспроизводство естественного ресурсного потенциала и эффективное использование антропогенных субсидий энергии.

Научно обоснованная организация агроэкосистем предусматривает создание рациональной природной и природно-хозяйственной инфраструктуры (дороги, каналы, лесные насаждения, сельскохозяйственные угодья и др.), адекватной особенностям местного ландшафта и хозяйственного пользования территорией в целом. Организация агроэкосистем должна быть при-

ближена к контурам природных комплексов, что достигается оптимизацией ландшафта.

Классификация агроэкосистем в настоящее время представлена мнениями ряда авторов.

Например, Ю. Одум выделяет два типа экосистем по энергетическим вложениям.

К первому типу он относит *немеханизированные* агроэкосистемы, или *доиндустриальные*. Дополнительную энергию они получают в виде мышечных усилий человека и животных. Большая часть производимой продукции используется тем, кто ее производит, и лишь небольшая часть поступает на внутренний рынок. Системы этого типа, как правило, гармонируют с природными системами, занимают значительную часть пахотных земель в странах Азии, Африки и Южной Америки.

Второй тип агроэкосистем представлен *механизированными*, или *индустриальными* системами. Они получают энергетические субсидии со стороны человека в виде горючего, удобрений, пестицидов, орошения и т. д. Продукции производится столько, что ее в достаточно больших количествах поставляют на отдаленные рынки, в том числе и за пределы государства.

В агроэкосистемы доиндустриального типа ежегодно дополнительно поступает около  $2 \cdot 10^9$  Дж/га, а в интенсивные механизированные системы развитых стран — до  $20 \cdot 10^{10}$  Дж/га, в то время как целесообразный предел внесения дополнительной энергии —  $15 \cdot 10^9$  Дж/га.

Среди агроэкосистем чаще всего выделяют следующие виды:

- *скотоводческие*, распространенные в Африке, они характеризуются преобладанием животноводства для производства мяса, молока и шерсти;
- *кочевые*, или *подсечно-огневые* экосистемы, распространенные в Бразилии, характеризуются вырубкой и выжиганием леса, на расчищенных участках выращивают сельскохозяйственные культуры, после истощения почвы участок оставляют;
- *постоянные*, или *заливные*, системы применяются в Азии, в первую очередь для выращивания риса, по эффективности использования энергии не имеют себе равных.

Современная классификация агроэкосистем исходит из следующего ранжирования: агросфера — глобальная экосистема, объединяющая всю территорию Земли, преобразованную сельскохозяйственной деятельностью человека; аграрный ландшафт — экосистема, сформировавшаяся в результате сельскохозяйственного преобразования ландшафта (степного, таежного и т. д.); сельскохозяйственная экосистема — экосистема на уровне хозяйства; агробиогеоценоз — поле, сад, бахча, теплица, оранжерея; пастбищный биогеоценоз — природное или культурное пастбище, используемое для выпаса сельскохозяйственных животных; фермерский биогеоценоз — конюшня, коровник, свинарник, кошара, птичник, животноводческий комплекс, зоопарк, виварий.

К рудеральным экосистемам относятся городские пустыри, развалины, свалки мусора, терриконы, отвалы, оставленные карьеры и т. п. В функциональном отношении эти системы неустойчивы, в них размножаются сорняки, крысы, одичавшие кошки и собаки, врановые и воробьиные птицы. В рудеральные системы человек обычно непосредственно не вмешивается, и органический мир в них живет по стихийным законам борьбы за существование и естественного отбора.

**■ 4.1. Превращения энергии и законы термодинамики**

---

Для функционирования экологических систем необходима энергия, которая поступает в них преимущественно в виде лучистой энергии солнечного света.

Экология, по сути дела, изучает связь между светом и экологическими системами, способы превращения энергии внутри системы.

Понятие «энергия» определяют как способность производить работу. Все разнообразие процессов, явлений (изменение состояния) в природе сопряжено с превращениями энергии, при которых происходит ее переход из одной формы в другие. Все экосистемы и биосфера в целом подчинены и регулируются теми же законами, что и неживая природа. Первый закон термодинамики гласит, что энергия может переходить из одной формы в другую, но она не исчезает и не создается заново. Свет, например, как одну из форм энергии, можно превратить в тепло или потенциальную энергию химических связей пищи, но энергия при этом не исчезнет. Второй закон термодинамики связан с понятием энтропии (от греч. слова *entropia* — превращение). Энтропию понимают как меру количества связанной энергии, которая рассеивается в виде тепловой, недоступной для использования. Важнейшее свойство всех организмов, экосистем — способность создавать и поддерживать высокую степень внутренней упорядоченности (т. е. устранение беспорядка). Это

достигается постоянным и эффективным расходом части легкодоступной, более концентрированной энергии (например, пищи), которая превращается в тепловую, используемую с трудом.

Преобразование энергии и действие законов термодинамики применительно к живым организмам можно проследить на примере зайца, съевшего какое-то количество пищи. Часть потенциальной энергии химических связей, заключенной в съеденной пище, покинет организм зайца с экскрементами в той же, исходной форме (химических связей), а другая часть пищи будет переварена и усвоена организмом — всосется стенками желудка, кишечника в виде простых соединений (глюкозы, азотистых соединений и т. д.). В этих соединениях энергия находится в виде химических связей. Для того чтобы эти соединения (питательные вещества) перевести в свою биомассу, в организме зайца должны протекать биохимические реакции по синтезу соединений, нужных для построения своего тела. Поскольку на эту работу необходимо затратить энергию, то часть усвоенной пищи организм зайца вынужден метаболизировать для высвобождения из нее энергии, необходимой не только для синтеза биомассы, но и для другой работы (выработки тепла, бега). Эта энергия высвобождается в процессе окисления усвоенной пищи, которая в живых организмах называется «дыханием», а оставшаяся часть энергии пищи перейдет в энергию химических связей биомассы зайца.

Применимость первого закона термодинамики в данном случае находит свое подтверждение в том, что количество энергии, заключенное в съеденной пище, будет равно количеству энергии, ушедшей с экскрементами, затраченной на дыхание и перешедшей в его биомассу.

Действие второго закона находит свое выражение в том, что при переходе энергии химических связей усвоенной пищи в потенциальную энергию химических связей биомассы зайца часть ее (причем подавляющая) деградирует в виде тепловой.

Поэтому применительно к организмам, экосистемам термин «энтропия» употребляют для обозначения



меры их упорядоченности, которая достигается деградацией части связанной энергии. Упорядоченность организмов, экосистем, т. е. состояние низкой энтропии, поддерживается за счет дыхания организма, общества, которые, по образному выражению Ю. Одум, откачивают из себя неупорядоченность. Это как раз и служит тем механизмом, который создает поток энергии от одних организмов к другим. Если бы организм, сообщество не рассеивали постоянно энергию в виде тепла, то у них не было бы и необходимости в ее пополнении. Но тогда не было бы и потока энергии от одних организмов к другим, а вместе с этим не было бы и круговорота вещества — основы самоподдержания любой экосистемы.

Таким образом, сообщества и экосистемы представляют собой открытые термодинамически неравновесные системы, постоянно обменивающиеся энергией и веществом, уменьшая тем самым свою энтропию и увеличивая энтропию вне сообщества или экосистемы.

## 4.2. Источники и виды используемой энергии в экосистемах

Основным источником энергии для экосистем и биосферы в целом является Солнце. На верхнюю границу биосферы из космоса поступает солнечный свет с энергией  $8,4 \text{ Дж на } 1 \text{ см}^2 \text{ в } 1 \text{ мин}$ . Но, проходя через атмосферу, он ослабляется (отражается, поглощается газами и пылью), и в ясный летний день до поверхности Земли доходит не более  $5,63 \text{ Дж/см}^2 \cdot \text{мин}$  энергии. Поступление солнечной энергии к автотрофному слою экосистемы за день в умеренной зоне варьирует от 420 до  $3360 \text{ Дж/см}^2$  (в среднем  $1260 - 1680 \text{ Дж/см}^2$ ), что составляет  $4620 - 6300 \text{ МДж/м}^2$  в год. Лучистая энергия, достигающая земной поверхности в ясный летний день, состоит примерно на 10 % из ультрафиолетового излучения, на 45 % из видимого света и на 45 % из инфракрасного излучения.

Автотрофам нужна энергия солнечного света не только в форме света (для фотосинтеза), но и в фор-

ме тепла, поскольку процессы фотосинтеза и биосинтеза требуют определенной температуры протоплазмы. Но если в процессе фотосинтеза связывается энергия синих и красных лучей (видимый свет), то в качестве источника тепла используется в основном дальняя инфракрасная радиация, которая хорошо поглощается влагой листьев. Тепловое воздействие на растения иногда бывает настолько сильным, что создает угрозу перегрева растений (а следовательно, и угрозу процессу фотосинтеза). Для предотвращения последствий перегрева создается ток воды через растения (транспирация), которая выполняет и другие функции.

Для биохимических процессов (биосинтеза) основной формой энергии является энергия химических связей глюкозы.

Гетеротрофным организмам необходима в первую очередь энергия пищи, т. е. солнечная энергия, связанная в биомассе автотрофов. Но им также необходима энергия в виде прямых солнечных лучей и энергия в виде тепла.

Таким образом, биотическое сообщество экосистемы подвергается мощному воздействию как видимого солнечного излучения, так и теплового, исходящего не только от солнца, но и от всех тел на земле, температура которых выше абсолютного нуля. Но если поток солнечного излучения имеет четко выраженную направленность (сверху вниз), то длинноволновое тепловое излучение распространяется непрерывно во всех направлениях. Количество тепловой энергии, получаемой за сутки животным или растением на открытой местности летом, может в несколько раз превышать направленное вниз излучение Солнца [согласно данным Гейтса (1963), эти величины составляют соответственно 6972 и 2814 Дж/см<sup>2</sup>].

Энергия нужна не только живым организмам, но и для других процессов (физических, химических, физико-химических), протекающих в экосистемах, биосфере, поскольку любая работа требует затрат энергии. Так, например, для поддержания гидрологического цикла на планете затрачивается около 23 % поступающей солнечной радиации.

Для нормального функционирования некоторые экосистемы используют не только энергию солнечного света, но и другие источники.

*Всякий источник энергии, уменьшающий затраты энергии на самоподдержание экосистемы и увеличивающий ту долю энергии, которая может перейти в продукцию, называют дополнительным (вспомогательным) источником энергии, или энергетической субсидией.*

Так, прибрежные мелководные заливы (эстуарии) получают дополнительную энергию в виде отмерших листьев, растущих на берегу деревьев, и биогенных элементов, приносимых водой во время приливов и отливов. В этом случае источником дополнительной энергии является солнечная энергия, связанная в биомассе листьев, и энергия лунного притяжения, вызывающая приливы и отливы.

В агроэкосистемах высокая продуктивность сельскохозяйственных культур достигается за счет обработки почвы, орошения, удобрений, селекции, борьбы с сорными растениями и вредными насекомыми и т. д. В этих случаях в качестве дополнительных источников энергии выступает техногенная энергия (ископаемое топливо, гидроэнергия, ядерная энергия и т. д.), которая затрачивается на производство средств защиты, удобрений, пестицидов, на орошение, обработку почвы, производство металла для сельскохозяйственных машин и их изготовления и т. д.

На долю агропромышленного комплекса в настоящее время затрачивается около 20 % энергии, производимой на планете (в 1990 г. было произведено 352 ЭДж энергии; 1 ЭДж =  $1 \cdot 10^{18}$  Дж). В США, например, вклад энергии топлива в сельское хозяйство с 1900 по 1970-е годы увеличился в 10 раз. Таким образом, в экосистемах может использоваться ядерная энергия, гидроэнергия, геотермальная энергия, энергия лунного притяжения.

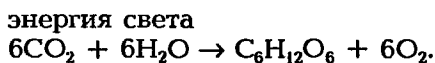
Поскольку источник и доступность энергии в той или иной степени определяют видовой состав и численность организмов, характер функциональных процессов, протекающих в экосистеме, и процессов ее развития, а также образ жизни человека, то логично

принять энергию за основу «первичной» классификации экосистем. Выделяют следующие четыре фундаментальных типа экосистем:

- *природные, движимые солнцем, несубсидируемые* (открытые океаны, высокогорные леса);
- *природные, движимые солнцем, субсидируемые другими естественными источниками* (эстуарии в приливных морях, поймы рек, экваториальный дождевой лес);
- *движимые солнцем и субсидируемые человеком* (агрэкосистемы, акваэкосистемы, посадки леса);
- *движимые топливом, т. е. субсидируемые человеком* (промышленно-городские системы; города, пригороды).

### ■ 4.3. Первичная продукция

Главная функция автотрофов в экосистеме — продуцирование биомассы, в которой связаны солнечная энергия и минеральные элементы, необходимые для гетеротрофных организмов. При фотосинтезе двуокись углерода и водород воды соединяются химически с образованием глюкозы. Суммарное уравнение фотосинтеза имеет следующий вид:



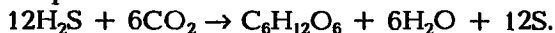
Уникальность этого процесса заключается в том, что в образовавшейся глюкозе на каждый грамм ассимилированного углерода связывается 39 060 Дж энергии, т. е. процесс фотосинтеза идет с накоплением энергии.

У всех зеленых растений реакции фотосинтеза идентичны: атомы водорода, отщепляющиеся в результате фотолиза воды, соединяются с двуокисью углерода.

У бактерий же, способных к фотосинтезу, выработались иные биохимические пути синтеза сахаров. Например, фотосинтезирующие серные пурпурные бактерии необходимый для синтеза сахаров водород

получают не из воды, а из сернистого водорода ( $H_2S$ ). Соответствующая химическая реакция протекает по уравнению

энергия света



В отличие от серных пурпурных бактерий синезеленые водоросли, в частности *Verggialoa*, синтезируют глюкозу в отсутствие света. Энергию для этого процесса они получают, окисляя сероводород до серы или серу до сульфата ( $SO_4$ ). Каждая из этих химических реакций сопровождается высвобождением примерно 2100 Дж энергии на 1 г окисленной серы; затем эта энергия используется для связывания двуокси углерода и водорода воды в глюкозу. Однако эффективность этого процесса (хемосинтеза) весьма мала: на каждый грамм углерода глюкозы должно быть окислено около 10 г серы.

Образовавшаяся в процессе фотосинтеза (или хемосинтеза) глюкоза носит название *валовой первичной продукции* (поскольку образовалась впервые). Ее называют также *валовой первичной продуктивностью* (GPP), или *валовым фотосинтезом*, или *общей ассимиляцией*. Однако из одной только глюкозы растение не может построить своего тела (накопить биомассу). Для этого нужен ряд других элементов — N, P, K, Ca, Mg и т. д. Поступив в клетки растения (через корни), они в результате биохимических реакций (биосинтеза) включаются в создание более сложных органических соединений — целлюлозы, нуклеиновых кислот, белков, жиров, масел, лигнинов, воска, смол, пигментов и т. д. Все эти соединения являются строительным материалом для построения тела растения.

Но для синтеза указанных соединений также нужна энергия, причем не в форме света, а энергия химических связей, которую растение получает в результате окисления части ранее созданной глюкозы (валовой первичной продукции). Соответствующая реакция имеет следующий вид:



Это так называемое «дыхание растений» ( $R_a$ ), на которое затрачивается от 30 до 70 % (в среднем 50 %) созданной глюкозы.

Органическое вещество, образовавшееся в результате биосинтеза из глюкозы и минеральных соединений, называют *чистой первичной продуктивностью* (NPP). Эту величину называют также *чистой продукцией*, *наблюдаемым фотосинтезом* или *чистой ассимиляцией*.

Следовательно, чистую первичную продуктивность можно определить как разность между валовой первичной продуктивностью и дыханием автотрофов ( $NPP = GPP - R_a$ ).

Поскольку в экосистеме за время, пока создается чистая первичная продукция, возможно ее потребление гетеротрофными организмами (фитофагами), то итоговая величина чистой первичной продукции в экосистеме будет меньше начальной на величину потребления ее фитофагами ( $R_H$ ). Эта величина носит название *чистой продуктивности сообщества* (NCP) и определяется как разность между чистой продуктивностью автотрофного сообщества и дыханием гетеротрофного сообщества ( $NCP = NPP - R_H$ ).

Абсолютная величина NCP является важной характеристикой экосистемы, т. к. на основании ее можно определить, какие процессы доминируют в экосистеме — синтеза или разложения.

Общую массу органического вещества в экосистеме, образованного гетеротрофными организмами (животными, грибами, бактериями), называют *вторичной продуктивностью* (продукцией).

В отличие от продуктивности (продукции) под биомассой в экосистеме понимается сухая или сырая масса автотрофов или гетеротрофов (или тех и других одновременно) на единице площади в любой конкретный момент времени. Ее выражают обычно в  $г/м^2$  или  $т/га$  сухого (сырого) вещества или углерода, а также и в энергетическом эквиваленте ( $Дж/м^2$  и т. д.).

В табл. 4 приведены примеры различных экосистем — от используемых человеком развивающихся (поле люцерны) до устойчивых (спелый дождевой лес). Легко заметить, что экосистемы, в которых за корот-

кое время создается много валовой первичной продукции (поле люцерны), характеризуются высоким уровнем производства чистой первичной продукции (NPP), и если они защищены от консументов, то и высоким уровнем чистой продукции сообщества (NCP). Напротив, в сообществах, находящихся в стационарном (климаксном) состоянии (спелый дождевой лес), валовая первичная продукция обычно расходуется на автотрофное (Ra) и гетеротрофное (Rh) дыхание, в результате чего годовая чистая продукция сообщества бывает незначительной или же совсем не остается совсем.

Таблица 4

Годовая продукция и дыхание ( $10^6$  Дж/м<sup>2</sup> в год) в развивающихся и устойчивых экосистемах (Ю. Одум, 1986)

Показатели	Поле люцерны (США)	Молодые посадки сосен (Англия)	Дубово-сосновый лес среднего возраста (Нью-Йорк)	Большой ручей (Силвер-Спринг, Флорида)	Спелый дождевой лес (Пуэрто-Рико)	Прибрежный пролив (Лонг-Айленд, шт. Нью-Йорк)
Валовая первичная продукция (GPP)	102,48	51,24	48,3	87,36	189,0	23,94
Автотрофное дыхание (Ra)	38,64	19,74	26,88	51,24	134,4	13,44
Чистая первичная продукция (NPP)	63,84	31,5	21,42	36,96	54,6	10,5
Гетеротрофное дыхание (Rh)	3,36	19,32	12,6	28,56	54,6	10,5
Чистая продукция сообщества (NCP)	60,48	12,18	8,4	8,4	0	0
Отношение NPP/GPP	62,30	61,5	43,5	42,3	28,9	43,8
Отношение NCP/GPP	59,00	23,8	17,4	9,4	0	0

Из таблицы также следует, что для поддержания сообществ с большой биомассой (типа дождевого леса) необходим большой объем автотрофного дыхания, поэтому в таких сообществах отношение NPP/GPP очень мало.

#### ■ 4.4. Измерение первичной продукции

Первичную продукцию выражают обычно в единицах массы (тоннах, килограммах, граммах) ассимилированного углерода или сухого вещества, с указанием площади, с которой она получена, и времени, за которое она была создана (год, сезон, месяц, сутки, час). Наиболее часто употребляемые единицы измерения первичной продукции: т/га в год, г/м<sup>2</sup> в сутки. Следовательно, первичную продукцию можно определить и как скорость, с которой автотрофы ассимилируют энергию света на определенной площади.

Измерить валовую первичную продукцию наземных экосистем непосредственно практически невозможно, поскольку часть ее непрерывно расходуется на дыхание автотрофов. Существующие непосредственные способы измерения первичной продукции весьма неточны из-за несоизмеримости времени измерения и времени создания продукции. Поэтому на практике вначале определяют чистую первичную продукцию (NPP). Обычно ее оценивают по величине годового прироста сухого вещества (углерода) наземной и подземной биомассы с 1 га или 1 м<sup>2</sup>. Годовую чистую первичную продукцию однолетних фитоценозов определяют в период созревания культуры (окончание роста). Годовую продукцию многолетних фитоценозов, например леса, определяют по величине прироста сухого вещества ствола, веток, корней, а также учитывают массу листьев, плодов, семян. После этого определяют валовую первичную продукцию умножением величины чистой первичной продукции на коэффициент 2, поскольку примерно 50 % валовой первичной продукции расходуется автотрофами на дыхание.



Первичную продукцию можно выражать и в энергетическом эквиваленте сухого вещества. Как уже отмечалось, на каждый грамм ассимилированного углерода глюкозы приходится 39 060 Дж химически связанной энергии. Содержание углерода в большинстве растительных тканей близко к его содержанию в глюкозе (около 40 %). Но когда в растениях сахара превращаются в жиры, масла и т. д., то содержание углерода возрастает. Поэтому, например, содержание энергии на 1 г в жирах и маслах более чем вдвое превышает его содержание в сахарах. Энергетическая ценность пищи повышается и с увеличением содержания в ней азота. Поэтому полное окисление какого-либо углеродсодержащего соединения до двуокси углерода и воды должно бы сопровождаться высвобождением 39 060 Дж энергии на 1 г окисленного углерода. Практически же при учетах ее высвобождается несколько меньше. Экологи обычно оценивают содержание энергии в биомассе по непосредственным учетам в «калориметрической бомбе» — приборе для определения содержания энергии в веществе. В практической деятельности энергосодержание различных органических веществ принимается по справочным данным. Так, например, при окислении 1 г углеводов (сахаров, крахмала) целлюлозы высвобождается 17 640 Дж энергии, белка — 23 940 Дж, а жира — 39 900 Дж.

Энергосодержание одного грамма сухой массы наземных растений составляет 18 900 Дж, семян — 21 840 Дж, водорослей — 20 580 Дж, насекомых — 22 680 Дж, позвоночных — 23 520 Дж.

В фитопланктонных экосистемах первичную продукцию учитывают по результатам газообмена методом «темных» и «светлых» бутылей. Пробы воды, содержащие фитопланктон, помещают в прозрачные для света («светлые») и непрозрачные для света («темные») бутылки и погружают их на нужную глубину. В «светлых» бутылках в результате фотосинтеза концентрация кислорода будет повышаться по сравнению с исходной. В «темных» же бутылках (исходная концентрация кислорода такая же, как и в светлых), где фотосинтез не происходит, концентрация кислорода будет уменьшаться

ся в результате дыхания. По изменению содержания кислорода в «светлой» бутылки по соответствующей методике можно рассчитать чистую первичную продукцию. Но поскольку в ней кислород расходовался и на дыхание, то, прибавив количество кислорода, израсходованного на дыхание в «темной» бутылки, к количеству кислорода, выделившегося в «светлой» бутылки, можно рассчитать величину валовой первичной продукции.

Существуют и другие методы учета первичной продукции: использование радиоактивного углерода ( $^{14}\text{C}$ ), по изменению концентрации хлорофилла (водоросли ассимилируют максимум 3,7 г углерода на 1 г хлорофилла за один час), которые излагаются в специальной литературе.

#### ■ 4.5. Продуктивность различных экосистем

По некоторым оценкам (Будыко, Ефимова, 1968), глобальная величина годовой чистой продукции автотрофного сообщества на суше составляет  $60 \cdot 10^{15}$  г углерода ( $150 \cdot 10^{15}$  г сухого вещества) и  $25 - 30 \cdot 10^{15}$  г углерода ( $62,5 - 75,0 \cdot 10^{15}$  г сухого вещества) — в океане. С учетом погрешностей определения ( $\pm 15 \cdot 10^{15}$  г углерода) продуктивность планеты оценивается в  $100 \cdot 10^{15}$  г углерода, или  $3906 \cdot 10^{18}$  Дж в год, что соответствует ассимиляции примерно 0,26 % световой энергии, достигающей земной поверхности.

Однако на Земле имеются местообитания, где эффективность фотосинтеза достигает 1 — 2 %, и немало мест, в которых растениями используется менее 0,1 % энергии света.

*Водные экосистемы.* До настоящего времени в литературе встречается немало высказываний о том, что продуктивность океана превышает продуктивность растений на суше и, следовательно, человечество может рассчитывать на еще один мощный резерв увеличения продуктов питания. Вместе с тем продуктивность различных водных экосистем неодинакова и в значительной степени определяется доступностью питательных (минеральных) веществ. В пределах эвфотической

зоны свет не является лимитирующим фактором, поскольку в прозрачной воде фитопланктон распределяется во всей толще эвфотической зоны, а в мутной он концентрируется ближе к поверхности воды, где интенсивность света выше. Не оказывает существенного влияния на продуктивность морских экосистем и температура воды, чем и объясняется тот факт, что в холодных водах умеренной зоны продуктивность фитопланктона такая же, как и в теплых водах Индийского океана или Карибского моря. Поскольку доступность минеральных веществ уменьшается в направлении от континента в открытый океан, то в этом же направлении уменьшается и продуктивность. Так, в прибрежных мелководных заливах (эстуариях) она составляет 2000 г/м<sup>2</sup> в год, в районе шельфа — 500 г/м<sup>2</sup> в год и менее 100 г/м<sup>2</sup> в год — в открытом океане, или соответственно 42; 10,5 и 2,1 МДж/м<sup>2</sup> в год.

*Наземные экосистемы.* Средняя продуктивность наземных местообитаний (без учета площади полярных ледниковых шапок) составляет около 1000 г/м<sup>2</sup> в год (16,38 МДж /м<sup>2</sup> в год), что соответствует ассимиляции примерно 0,3 % световой энергии. Вместе с тем разнообразие наземных местообитаний является причиной их неодинаковой продуктивности. Благоприятное сочетание интенсивности солнечного света, тепла, влаги делает тропики наиболее продуктивными экосистемами — в среднем около 5000 г/м<sup>2</sup> в год (105 МДж/м<sup>2</sup> в год). Продуктивность экосистем умеренных и арктических областей суши снижается вследствие низких температур и длинных ночей зимой. Недостаток влаги ограничивает продукцию растений в засушливых областях. Продуктивность экосистем указанных зон колеблется в пределах 100 — 500 г/м<sup>2</sup> в год (2,1 — 10,5 МДж/м<sup>2</sup> в год). Наиболее продуктивны на суше экосистемы болот и дельт рек. В тропических болотах она достигает 7000 г/м<sup>2</sup> в год, а в болотах умеренной зоны — 4000 г/м<sup>2</sup> в год. Высокая продуктивность болот объясняется тем, что корни болотных растений постоянно находятся в воде, а листья — на свету и в воздухе, благодаря чему они одновременно пользуются благами как водной, так и наземной сред.

Продуктивность возделываемых человеком земель (агроэкосистем) обычно несколько ниже природных экосистем этой же зоны, что связано с сокращением времени (вегетации) создания продукции. Кроме того, в сельскохозяйственных экосистемах возделывается ограниченный набор культур, которые не так эффективно используют ресурсы среды (свет, влагу, питательные вещества), как виды природных экосистем. Чистая первичная продукция выращиваемых в умеренной зоне зерновых культур (пшеница, рожь, ячмень, овес, кукуруза), картофеля, сена колеблется от 250 до 500 г/м<sup>2</sup> в год (5,25 — 10,5 МДж/м<sup>2</sup> в год), а продуктивность сахарной свеклы обычно вдвое выше. Для сравнения заметим, что продуктивность лесов в этой зоне колеблется от 600 до 2500 г/м<sup>2</sup> в год (37,8 — 525,0 МДж/м<sup>2</sup> в год), а степей — 150 — 1500 г/м<sup>2</sup> в год (3,15 — 31,5 МДж/м<sup>2</sup> в год).

Продуктивность всех возделываемых земель варьируется от 100 до 4000 г/м<sup>2</sup> в год в зависимости от выращиваемой культуры, что в среднем составляет 650 г/м<sup>2</sup> в год, или 13,65 МДж/м<sup>2</sup> в год.

Искусственное орошение и внесение удобрений могут повысить урожай сельскохозяйственных культур в 3—4 раза по сравнению со средними величинами для всего мира. Так, продукция сахарного тростника — культуры, широко распространенной в тропическом земледелии, — составляет в среднем 1700 г/м<sup>2</sup> в год. При интенсивной же его культуре продуктивность увеличивается вдвое, а максимальная урожайность в отдельные годы достигает 7000 г/м<sup>2</sup> в год (147,0 МДж/м<sup>2</sup> в год).

По величине чистой первичной продукции все экосистемы можно разделить (Скуфьин, 1986) на четыре группы (табл. 5.).

Таблица 5

## Классификация экосистем по продуктивности

Группа продуктивности	Сухое вещество, т/га в год	МДж/м <sup>2</sup>
Низкопродуктивные	< 1	< 2,1
Малопродуктивные	1-5	2,1-10,5
Среднепродуктивные	5-10	10,5-21,0
Высокопродуктивные	>10	> 21,0

## 4.6. Значение первичной продукции в жизни человека

Первичная продукция для человека — это его продовольствие, корм для домашних животных, а также сырье и топливо.

Безусловно, продовольствие для человека имеет первостепенное значение. И поэтому знание возможностей обеспечения населения продовольствием всегда актуально.

Человеку в год требуется около 4200 МДж (12,6 МДж в день). Население планеты в настоящее время составляет около 6 млрд человек. Следовательно, для поддержания человеческой биомассы необходимо  $252 \cdot 10^{11}$  МДж энергии пищи в год. Подсчитано, что в мире ежегодно собирается около  $281,4 \cdot 10^{11}$  МДж пищи. Источники пищевой энергии показаны в табл. 6.

Таблица 6

Источники происхождения пищи

Источники	Всего		Доля от суммы, %	Растительная, %	Животная, %
	млн т	МДж			
Океан	73	$61,3 \cdot 10^{10}$	2	0,1	99,1
Суша	3300	$27,7 \cdot 10^{12}$	98	78,0	22,0
Сумма	3373	$28,3 \cdot 10^{12}$	100	—	—

Как видно из табл. 6, основная масса пищи поступает с суши, причем растительной пищи собирается почти в 4 раза больше, чем животной. Низкий сбор растительной продукции моря объясняется малым размером и быстрым оборотом морских растений, которые не позволяют накопить биомассы морских растений, достаточной для сбора. Вся собираемая пища составляет чуть больше одного процента чистой первичной продукции биосферы (0,5 % валовой первичной продукции), которая оценивается  $3,9 \cdot 10^{15}$  МДж.

Однако при оценке продовольствия для человека следует учесть и пищу, поглощаемую огромными популяциями сельскохозяйственных животных (коров, овец, лошадей) и птицы. Мировая биомасса домашних

животных в пересчете на человеческую примерно в 5 раз превышает биомассу людей.

Человек использует первичную продукцию не только как пищу, но и в виде волокна (лен, хлопок и т. д.) и в качестве топлива. Для более чем половины человечества древесина служит основным видом топлива, идущего для приготовления пищи, обогрева и освещения жилищ. В Танзании и Гамбии на топливо расходуется около 1,5 т древесины в год на душу населения, а этим видом топлива пользуется 99 % населения этих стран. С учетом этого антропогенное потребление первичной продукции в настоящее время составляет около 7 %, в связи с чем биосфера и окружающая среда утратили стационарность (устойчивость) и начали изменяться. Повышение антропогенной доли потребления первичной продукции биосферы до 7 % стало возможным благодаря использованию невозобновимых ресурсов ископаемого топлива. Однако невозобновимые ресурсы энергии на порядок меньше современного энергопотребления и недостаточны для поддержания существующего уровня антропогенного потребления продукции биосферы. В связи с обострением энергетического кризиса в промышленно развитых странах значительно возрос интерес к использованию первичной продукции (деревьев, сахарного тростника, кукурузы) для производства спирта, используемого в качестве топлива для двигателей внутреннего сгорания. Однако расчеты показывают, что это может покрыть не более 15–20 % потребности в топливе для автомобильного транспорта, но способно при этом усугубить и без того острую проблему нехватки пищи на планете, где 20 % населения страдает от голода уже в настоящее время.

Осторожно-оптимистичные выводы, сделанные продовольственной и сельскохозяйственной комиссией ООН (ФАО) свидетельствуют, что глобального голода в XXI в. (когда население планеты может удвоиться) можно будет избежать, если в США и других развитых странах мира уже сейчас будут приняты меры по удвоению производства пищи, улучшению ее использования и распределения. Но главным фактором, который поможет избежать голода, они считают снижение рождаемости на планете.

**4.7. Перенос энергии через сообщество экосистемы**

Взятые автотрофами из абиотической среды (воды, воздуха, почвы) минеральные соединения (элементы) должны быть рано или поздно возвращены обратно. Гетеротрофные организмы, потребляя биомассу автотрофов, энергию используют для самоподдержания, а минеральные соединения высвобождают в абиотическую среду. Следовательно, возврат минеральных соединений сопряжен с затратами энергии, источником которой является синтезированная биомасса автотрофов.

У созданной биомассы автотрофов два пути. Первый начинается с потребления живой биомассы автотрофов пасущимися животными — фитофагами. Хотя большая часть энергии, заключенной в съеденной биомассе, будет затрачена на самоподдержание фитофагов (и, следовательно, потеряна в виде тепла), определенная ее часть перейдет в биомассу фитофагов. Фитофагов съедят хищники (это их источник энергии и минеральных соединений), и часть энергии из биомассы фитофагов перейдет в биомассу хищников. Этим хищников могут съесть другие хищники и т. д. Таким образом, энергия, заключенная в биомассе автотрофов, будет переходить от одних организмов к другим по цепи: автотрофы → фитофаги → хищники → хищники II.

*Пищевая цепь, начинающаяся с потребления фитофагами живой биомассы автотрофов, называется пастбищной пищевой цепью.*

У биомассы автотрофов, которая осталась несъеденной, другой путь: рано или поздно она превратится в мертвое органическое вещество — детрит, который является источником энергии для детритоядных организмов — детритофагов (червей, многоножек, улиток, грибов, бактерий и т. д.). Поскольку у детритофагов также могут быть хищники (а у этих хищников могут быть свои хищники), то здесь перенос энергии будет наблюдаться от источника энергии, детрита, к детритофагам, далее к их хищникам и т. д.: детрит → детритофаги → хищники I → хищники II.

*Пищевая цепь, начинающаяся с мертвого органического вещества (детрита), называется детритной пищевой цепью.*

Следует отметить, что источником энергии для детритофагов является не только отмершая биомасса автотрофов, но и отходы жизнедеятельности фитофагов и хищников пастбищной цепи (экскременты, погадки, трупы), а также отходы детритофагов и их хищников, и они сами после того как отомрут.

Таким образом, *пищевая цепь — это перенос энергии от ее источника (автотрофов) через ряд организмов, происходящий путем поедания одних другими.*

Пищевые цепи не изолированы друг от друга, а тесно переплетены. Их сплетение часто называют пищевой сетью. В сложном природном сообществе организмы, получающие свою пищу от растений через одинаковое число этапов, считаются принадлежащими к одному трофическому уровню. Необходимо подчеркнуть, что эта трофическая классификация делит на группы не сами виды, а типы их жизнедеятельности; популяция одного вида может занимать один и более трофических уровней, смотря по тому, какие источники энергии она использует.

#### ■ 4.8. Роль пастбищного и детритного пути переноса энергии

Относительная роль пищевых цепей в экосистеме определяется величиной потока энергии, поступающей в ту или иную цепь, и эффективностью ее использования трофическими уровнями. Так, если в планктонных сообществах главная роль в переносе энергии (а следовательно, и в высвобождении минеральных соединений) принадлежит консументам пастбищной цепи, то в наземных экосистемах — детритной. В частности, в лесах по пастбищной пищевой цепи проходит не более 10 % чистой первичной продукции, а 90 % — по детритной. На пастбищах, лугах, где в пастбищную цепь вовлекается до 20–30 % чистой первичной продукции, также преобладает детритный путь переноса энергии.

Напротив, в планктонных сообществах почти вся первичная продукция (90 % и более) проходит по пастбищному пути. Безусловно, что существуют экосисте-



мы (обычно это переходные от водных к наземным), где роль обоих потоков энергии примерно одинакова.

К сожалению, в литературе, посвященной данной проблеме, нет убедительных доводов, объясняющих столь большие различия в потоках энергии в пастбищной цепи наземных и планктонных сообществ. Большинство экологов склоняется к мнению, что причина этих различий кроется в качестве первичной продукции. Первичная продукция наземных экосистем (лесов, степей) содержит много «опорной» ткани, состоящей из трудноусвояемых или вовсе неперевариваемых соединений (целлюлозы, лигнина). По этой же причине фитофаги наземных экосистем потребляют всего лишь 1,5–2,5 % чистой продукции широколиственных лесов и около 12 % продукции степей умеренной зоны. Остальная продукция поступает в детритную цепь. Биомасса же планктонных сообществ не содержит трудноусвояемой «опорной» ткани и почти вся усваивается консументами пастбищной цепи, вследствие чего в детритную пищевую цепь поступает незначительное ее количество.

Однако слабым местом данного утверждения является тот факт, что трудно назвать неусвояемой (или трудноусвояемой) 90–97 % продукции наземных экосистем, поступающей в детритную пищевую цепь, поскольку подавляющая ее часть поступает туда не тронутой фитофагами.

По-видимому, основной причиной столь больших различий в потоках энергии в наземных и планктонных сообществах являются различия в «жизненных стратегиях» экосистем. Деятельность любой экосистемы подчинена одной главной цели — самосохранению, основой которого является круговорот минеральных соединений, поддерживаемого потоком энергии (то есть производством первичной продукции). Поскольку в водных экосистемах производство первичной продукции, как правило, лимитируется дефицитом минеральных соединений (свет, вода, тепло редко когда ограничивают фотосинтез в воде), то их необходимо как можно быстрее вернуть снова в абиотическую среду. Огромная биомасса консументов пастбищной цепи в океане (кстати, она больше биомассы автотрофов), за-

трачивая много энергии на самоподдержание (дыхание), тем самым возвращает минеральные соединения в воду, откуда они снова попадают к автотрофам (фитопланктону), а от них — консументам. Поэтому среднее время оборота минеральных соединений в океане, морях составляет около десяти суток. В детритную же цепь поступает незначительная часть первичной продукции.

Безусловно, что большая биомасса консументов пастбищной цепи в планктонных сообществах — это и запас минеральных соединений в экосистеме, который является фактором устойчивости экосистем.

Напротив, в наземных экосистемах возврат минеральных соединений в абиотическую среду и их потребление автотрофами зависит от множества факторов среды (влаги, тепла, pH, буферности и т. д.), параметры которых к тому же нестабильны во времени. Для оптимизации факторов абиотической среды наземным экосистемам приходится направлять в детритную пищевую цепь подавляющую часть продукции, ибо в природе ничего нельзя изменить без затрат энергии. В качестве доказательства этого утверждения можно указать на огромную роль запасов гумуса в поддержании благоприятных водно-физических, физико-химических свойств черноземов.

Следовательно, большой поток энергии через пастбищную цепь в планктонных сообществах поддерживает соответственно большую биомассу консументов, которая быстро возвращает из легкоусваиваемой продукции минеральные соединения. Большой поток энергии в детритной цепи наземных экосистем выполняет ту же роль (обеспечивает высвобождение минеральных соединений) и вдобавок создает и поддерживает благоприятные условия среды для их эффективного использования.

#### ■ 4.9. Эффективность переноса энергии через сообщество

Количество энергии, поступающей в ту или иную пищевую цепь, определяет так называемую трофическую структуру сообщества, а именно: число трофических уровней (длину пищевой цепи), относительную важность па-

стбищного и детритного пути переноса энергии, стационарные величины биомассы и детрита, а также скорость круговорота минеральных соединений в экосистеме. Однако это зависит не только от того, сколько энергии поступает в пищевую цепь (на входе в нее), но и от того, насколько эффективно она используется при прохождении ее по трофическим уровням. Поэтому прежде чем приступить к выяснению, отчего зависит эффективность переноса энергии с одного трофического уровня на другой, необходимо рассмотреть использование энергии отдельным звеном (трофическим уровнем) пищевой цепи.

После того как пища съедена (проглочена), судьба заключенной в ней энергии складывается по-разному. Прежде всего необходимо уяснить, что проглоченная пища не переваривается и не ассимилируется полностью. Так, большинство травоядных не могут переварить лигнин и целлюлозу растительной пищи, а плотоядные — шерсть, перья, кости, рога, копыта, содержащиеся в животной пище. Неперевариваемые соединения либо выводятся из организма животных с экскрементами, либо отрываются в виде погадок (комочков непереваренных остатков), которые поступают в детритную пищевую цепь.

Другая часть пищи усваивается (ассимилируется) организмом. Из ассимилированной организмом энергии большая ее часть используется для удовлетворения своих потребностей — различной работы (выработка тепла, бег, работа органов и т. д.). Однако следует заметить, что по причине низкой эффективности биологического превращения энергии значительная ее часть, получаемая в результате «дыхания», бесполезно рассеивается в виде тепла (точно так же, как большая часть заключенной в бензине энергии теряется в виде тепла, а не превращается в энергию движения автомобиля). Некоторое количество потенциальной химической энергии теряется с продуктами метаболизма белка (мочевая кислота и мочевина — у наземных животных; аммиак — у водных организмов).

Ассимилированная энергия, которая не теряется в процессе «дыхания» и выделения, может быть использована для синтеза новой биомассы в результате роста и размножения.

Распределение энергии в разрезе одного звена (трофического уровня) пищевой цепи показано на рис. 9.



Рис. 9. Распределение энергии в пределах одного звена пищевой цепи

Таким образом, в пищевой цепи при каждом переносе энергии с одного трофического уровня на другой часть ее теряется, на каждый последующий уровень ее доходит все меньше и меньше. Эффективность переноса энергии с одного трофического уровня на другой, безусловно, зависит от того, как эффективно используется энергия на каждом трофическом уровне, что определяется как внутренними характеристиками организмов, так и их внешними, экологическими, взаимоотношениями. Но для того чтобы судить о том, насколько эффективно или неэффективно переносится энергия, необходимо познакомиться с критериями (показателями), по которым можно было бы судить об эффективности использования энергии трофическим уровнем и как внутренние и внешние факторы среды влияют на показатели эффективности использования энергии.

Прежде всего следует отметить, что существует группа критериев, характеризующих энергетическую эффективность отдельного трофического уровня, и

критерии, позволяющие судить об эффективности переноса энергии между трофическими уровнями, т. е. с одного трофического уровня на другой.

В качестве первого критерия, характеризующего эффективность использования энергии внутри конкретного трофического уровня, следует назвать *эффективность ассимиляции* проглоченной пищи, определяемую как отношение ассимилированной энергии пищи к проглоченной пище, выраженное в процентах:

$$\text{Эффективность ассимиляции} = \frac{\text{Ассимиляция}}{\text{Проглоченная пища}} \times 100.$$

Эффективность ассимиляции энергии пищи трофическим уровнем зависит прежде всего от качества пищи: чем выше качество пищи, тем больше ее ассимилируется организмом (при прочих равных условиях).

Другим критерием, определяющим эффективность использования ресурсов пищи трофическим уровнем, следует назвать *экологическую эффективность роста* (по Ю. Одуму, 1986) или *эффективность общей продукции* (по Р. Риклефсу, 1979), определяемую как отношение чистой продукции трофического уровня к проглоченной им пище, выраженное в процентах:

$$\text{Экологическая эффективность роста} = \frac{\text{Чистая продукция}}{\text{Проглоченная пища}} \times 100.$$

Третьим критерием, по которому судят об эффективности использования энергии, является эффективность роста тканей и продукции (по Ю. Одуму, 1986) или эффективность чистой продукции (по Р. Риклефсу, 1979), определяемую как отношение чистой продукции трофического уровня к ассимилированной пище, выраженное в процентах:

$$\text{Эффективность роста тканей и продукции} = \frac{\text{Чистая продукция}}{\text{Ассимиляция}} \times 100.$$

В отличие от предыдущего критерия данный критерий характеризует эффективность производства

чистой продукции относительно ассимилированной, а не поглощенной энергии пищи.

Вышеуказанные критерии оценки эффективности превращения энергии на конкретных трофических уровнях хотя и являются основополагающими, однако они не позволяют охарактеризовать эффективность ее переноса с одного уровня на другой.

Для оценки эффективности переноса энергии с одного трофического уровня пищевой цепи на другой сравнивают те или иные показатели энергетического потока (поглощенную энергию, ассимилированную энергию, чистую продукцию) конкретного трофического уровня с соответствующими показателями любого другого предыдущего трофического уровня. Эти сравнения, будучи выраженными в процентах, характеризуют *экологическую эффективность переноса энергии* в пищевой цепи.

В качестве первого критерия из этой группы следует назвать *эффективность поглощения энергии*, определяемую как отношение поглощенной энергии данным трофическим уровнем к поглощенной энергии предыдущим трофическим уровнем, выраженное в процентах:

$$\text{Эффективность поглощения энергии} = \frac{\text{Поглощенная энергия конкрет. троф. уровнем}}{\text{Поглощенная энергия предыд. троф. уровнем}} \times 100.$$

Поскольку количество поглощенной энергии трофическим уровнем зависит от того, насколько эффективно трофический уровень использует свой ресурс пищи, то вводится критерий, характеризующий *эффективность использования энергии (эффективность эксплуатации ресурса, по Р. Риклефсу, 1979)*, определяемый как отношение энергии, поглощенной конкретным трофическим уровнем к продукции предыдущего трофического уровня, выраженное в процентах:

$$\text{Эффективность использования} = \frac{\text{Поглощенная энергия конкрет. троф. уровнем}}{\text{Энергия продукции предыд. троф. уровня}} \times 100.$$

Эффективность переноса ассимилированной энергии с одного трофического уровня на другой характеризуют критерием *эффективности ассимиляции*, определяемым как отношение энергии, ассимилированной на конкретном трофическом уровне, к ассимилированной энергии на предыдущем трофическом уровне, выраженной в процентах:

$$\text{Эффективность переноса продукции} = \frac{\text{Продукция конкр. троф. уровня}}{\text{Продукция предыд. троф. уровня}} \times 100.$$

Критерием, наиболее полно характеризующим эффективность переноса энергии с одного трофического уровня на другой, следует назвать *эффективность продукции трофического уровня*, показывающего как соотносится (в %) чистая продукция конкретного трофического уровня с чистой продукцией предыдущего трофического уровня:

$$\text{Эффективность переноса ассимиляции} = \frac{\text{Ассим. энергия конкр. троф. уровня}}{\text{Ассим. энергия предыд. троф. уровня}} \times 100.$$

После того как мы познакомились с показателями (критериями) эффективности использования и переноса энергии, рассмотрим, как изменяются параметры (величины) этих показателей на различных трофических уровнях пищевой цепи, в различных сообществах и какие основные факторы среды на них влияют.

**Энергетическая эффективность растений.** Поглощение света автотрофными организмами — это такое же «заглатывание» пищи, как заглатывание своей пищи животным. В умеренных широтах, где за год на 1 м<sup>2</sup> поступает около 6,3 · 10<sup>9</sup> Дж солнечной энергии, зелеными растениями поглощается в среднем около 1,68 · 10<sup>9</sup> Дж, т. е. эффективность эксплуатации у растений составляет в среднем 25 %. Однако большая часть поглощенной энергии света превращается в тепло и теряется в результате переизлучения, конвекции, транс-

пирации и лишь незначительная ее часть превращается в глюкозу. При наличии подходящих условий растение превращает в химическую энергию глюкозы около 1–2 % поглощенного света. Так, в умеренных широтах кукурузное поле ассимилирует лишь 1,6 % поглощенной энергии, а 98,4 % ее вновь переизлучается.

Растения не так расточительно, как животные, расходуют ассимилированную энергию на поддержание своего существования. Это объясняется тем, что они не передвигаются с места на место, им не приходится заботиться о поддержании температуры тела на постоянном уровне, и они непрерывно «питаются» в течение всего светлого времени суток. Поэтому эффективность роста тканей и продукции (эффективность чистой продукции) у растений варьирует от 30 до 85 % в зависимости от местообитания, вида и возраста растения. Эффективность чистой продукции быстрорастущей растительности (возрастно-молодой) в умеренной зоне достигает 75–85 %, тогда как для растительности тропиков характерна более низкая эффективность роста тканей и продукции — около 30 %. Причина низкой эффективности чистой продукции в тропиках заключается в том, что высокая температура ускоряет дыхание растений в большей степени, нежели фотосинтез.

Эффективность чистой продукции водных сообществ составляет всего лишь 40–50 %. Одной из главных причин невысокой эффективности чистой продукции фитопланктона является недостаток минеральных элементов в водной среде. В табл. 7 приводятся значения показателей энергетической эффективности, рассчитанные на основании данных потоков энергии, в гипотетическом степном сообществе (Никаноров, Хоружая, 1999).

**Энергетическая эффективность животных.** Эффективность ассимиляции у травоядных животных зависит от качества пищи и в первую очередь от содержания в ней целлюлозы, лигнина и других неперевариваемых материалов. Поэтому эффективность ассимиляции у травоядных животных при поедании ими семян достигает 80 %, молодой листвы — 60 %, старых листьев — 30–40 % и веток (древесины) — 10–20 %.



Таблица 7

**Эффективность использования и переноса энергии трофическими уровнями в гипотетическом степном сообществе**

Трофические уровни	Эффективность использования энергии, %			Эффективность переноса энергии, %	
	Эксплуатация (потребление)	Ассимиляция	Продукция	Ассимиляция	Продукция
<b>Система консументов:</b>					
Травоядные:					
позвоночные	25,0	50,0	2,0	5,2	0,25
беспозвоночные	4,0	40,0	40,0	0,67	0,64
Хищники:					
позвоночные	64,0	81,0	2,3	1,1	1,2
беспозвоночные	26,6	79,0	29,6	8,4	6,25
<b>Система редуцентов:</b>					
микроорганизмы					
редуценты	98,25	100,0	40,0	—	—
беспозвоночные					
детритофаги	10,9	20,0	40,0	—	—
Потребители					
микроорганизмов:					
беспозвоночные	20,0	30,0	40,0	2,4	2,4
Хищники:					
позвоночные	3,1	75,0	3,3	0,92	0,1
беспозвоночные	49,6	80,0	30,8	15,9	12,2

Эффективность ассимиляции у хищников, так же как и у травоядных, определяется качеством пищи. Так, у видов, питающихся насекомыми, у которых значительная часть массы тела приходится на неперевариваемый хитиновый покров, эффективность ассимиляции составляет около 60 %, тогда как у хищников, питающихся мясом и рыбой, она достигает 90 %.

Эффективность чистой продукции у всех животных находится в обратной зависимости от их активности, особенностей их организмов, условий абиотической среды. Чем активнее образ жизни животного, тем больше ассимилированной энергии затрачивается на дыхание и тем ниже эффективность чистой продукции. Поскольку выработка тепла у теплокровных животных

требует значительного расхода энергии, которая могла бы быть использована на построение биомассы (продукции), то чем сильнее отклонение температуры воздуха в любую сторону от оптимального значения, тем больше требуется затратить энергии на оптимизацию этого фактора, что снижает долю энергии в чистой продукции. У наземных теплокровных животных в состоянии активности эффективность чистой продукции невелика: у птиц она менее 1 %, а у мелких млекопитающих с высокой скоростью размножения доходит до 6 %. Человек поддерживает эффективность чистой продукции крупного рогатого скота около 11 %. У холоднокровных малоподвижных животных водных обитаний эффективность чистой продукции достигает 25 %.

*Экологическая эффективность роста* (эффективность общей продукции, по Р. Риклефсу, 1979) у животных колеблется в значительных пределах, что связано с зависимостью этого показателя от качества пищи животных, их активности и физиологических особенностей, а также условий абиотической среды. Так, у некоторых водных животных она превышает 30 %, а у большинства насекомых и теплокровных наземных животных она находится в пределах 5–15 %. И лишь у немногих крупных млекопитающих и птиц она не достигает и 1 %.

*Эффективность использования* (эффективность эксплуатации ресурса, по Р. Риклефсу, 1979). Поскольку на любом трофическом уровне находится несколько видов, то перенос энергии с одного трофического уровня на другой представляется как сумма потоков энергии, переносимых каждым видом. Наиболее эффективны в этом отношении отдельные виды плотоядных и водных растительноядных, потребляющих от 10 до 100 % доступных им ресурсов пищи. Наземные растительноядные потребляют лишь 1–10 % своих ресурсов пищи. Весьма неодинаков этот показатель и у хищников. Так, в провинции Альберта (Канада) летом краснохвостые канюки вылавливают 20–60 % популяции сусликов и всего лишь 1 % зайцев-беляков и 1–3 % воротничковых рябчиков, тогда как другие хищники (лисы, куницы, совы, змеи), охотящиеся на эти же самые виды, более эффективно эксплуатируют зайцев и рябчиков.

Как уже отмечалось, эффективность переноса энергии с одного трофического уровня на другой оценивается различными показателями. Так, экологическая эффективность, оцениваемая по *эффективности переноса чистой продукции*, для большинства сообществ (водных, наземных) колеблется в пределах от 5 до 20 %, т. е. в среднем с одного трофического уровня на другой переносится всего лишь десятая часть продукции предыдущего трофического уровня. Значительный интервал колебания этого показателя свидетельствует о многообразии факторов, влияющих на этот критерий. В наземных местообитаниях эффективность переноса чистой продукции из-за худшего качества продукции, большей активности наземных животных, большей изменчивости абиотических факторов обычно ниже, чем в водных сообществах. В табл. 8 приведены показатели экологической эффективности использования и переноса энергии в двух водных сообществах.

Таблица 8

**Экологическая эффективность использования и переноса энергии в водных сообществах**

Показатели	Озеро Седар-Бог-Лейк (шт. Миннесота, США)	Большой ручей Силвер-Спринг (шт. Флорида, США)
Поступающая солнечная энергия, ккал/м <sup>2</sup> · год	1 188 720	1 700 000
Валовая первичная продукция, ккал/м <sup>2</sup> · год	1113	20 810
Эффективность фотосинтеза (ассимиляция), %	0,10	1,22
Чистая первичная продукция, ккал/м <sup>2</sup> · год	880	8823
Эффективность чистой продукции, %:		
продуценты (автотрофы)	79	42,4
первичные консументы (фитофаги)	70,3	43,9
вторичные консументы (хищники)	41,9	18,6
Эффективность эксплуатации, %:		
первичные консументы	16,8	38,1
вторичные консументы	29,8	27,3
Экологическая эффективность, %:		
первичные консументы	11,8	16,7
вторичные консументы	12,5	4,9

Низкая эффективность переноса энергии в наземных сообществах, по сравнению с водными, является причиной того, что плотоядные (хищники) в наземных сообществах могут находиться не выше третьего трофического уровня, тогда как водные плотоядные могут добывать себе пищу и на более высоких трофических уровнях (четвертом, пятом и т. д.). Безусловно, это не означает, что число трофических уровней в пищевой цепи отдельных наземных сообществ не может быть более трех, а в водных — менее четырех-пяти.

Длину пищевой цепи в каком-либо сообществе можно грубо рассчитать по величине чистой продукции, средней экологической эффективности пищевой цепи и по среднему потоку энергии на трофическом уровне плотоядных. Ввиду того что количество энергии, доходящей до последнего трофического уровня, зависит от величины чистой первичной продукции и экологической эффективности промежуточных трофических уровней, то выражение, позволяющее определить среднее число трофических уровней, возможное в данном сообществе, имеет следующий вид:

$$n = 1 + \frac{I_g \text{ (энергия, погл. хищником/ чистая первичная продукция)}}{I_g \text{ (средняя экологическая эффективность в цепи)}}$$

Подставив в это выражение оценки указанных критериев, можно вычислить, что среднее число трофических уровней для морских сообществ равно 7, для прибрежных водных сообществ — 5, для степей — 4 и для влажных тропических лесов — 3 (табл. 9).

Длина пищевых цепей, на вершине которых находится человек, имеет для него особенно важное значение. При недостаточном производстве пищи, чтобы прокормить большее число людей, нужна более короткая пищевая цепь. Из приведенного ниже примера видно, что (при условии, что одному человеку в год необходимо  $4,2 \cdot 10^9$  Дж энергии, и средней эффективности переноса энергии, равной 10 % — правило Линдемана, иначе — правило 10 %) одним и тем же количеством

пищи можно прокормить разное число людей: 1. Картофель ( $840 \cdot 10^9$  Дж) → человек (200); 2. Картофель ( $840 \cdot 10^9$  Дж) → кролики ( $4 \cdot 10^9$  Дж) → человек (20); 3. Картофель ( $840 \cdot 10^9$  Дж) → кролики ( $84 \cdot 10^9$  Дж) → птица ( $8,4 \cdot 10^9$  Дж) → человек (2).

Если бы люди на Земле начали питаться только растительной пищей, то у человечества появилось бы дополнительное количество пищи, которым можно было бы прокормить дополнительно 2,5 – 3 млрд человек.

Таблица 9

Показатели эффективности использования энергии и среднее число трофических уровней в различных сообществах

Экосистема	Чистая первичная продукция; $10^6$ Дж/м <sup>2</sup> · год	Энергия, поглощенная хищниками, $10^6$ Дж/м <sup>2</sup> · год	Экологическая эффективность, %	Число трофических уровней
Открытый океан	2,1	0,42	25	7
Морское побережье	33,6	42	28	5
Степи умеренной зоны	8,4	4,2	10	4
Тропический лес	33,6	42	5	3

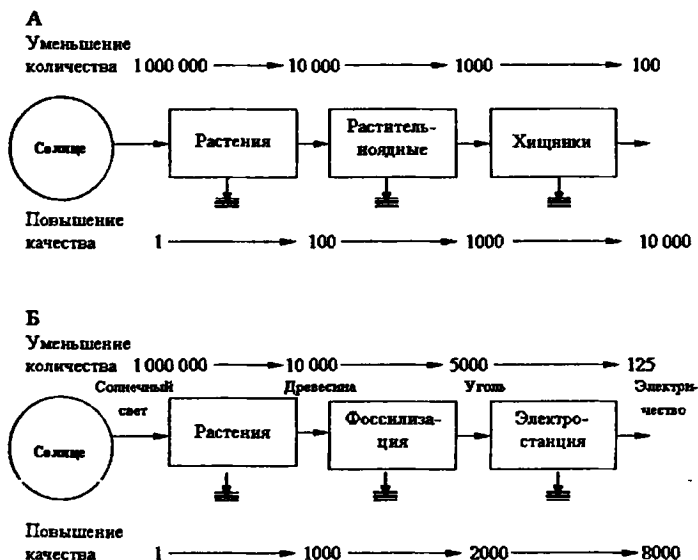
#### ■ 4.10. Качество энергии

Энергия характеризуется не только количественными, но и качественными параметрами. Суть качества энергии заключается в том, что высококонцентрированные формы энергии обладают более высоким рабочим потенциалом (способностью совершить работу) и соответственно более высоким качеством, чем менее концентрированные (разбавленные) формы. Например, качество энергии нефти (концентрированная) выше, чем энергия рассеянного солнечного света.

Показателем качества энергии служит количество энергии одной формы, необходимое для получения единицы энергии другой формы.

По мере продвижения энергии вдоль цепи ее последовательных превращений «солнце → древесина-

уголь → электричество» ее количество на каждом последующем уровне превращения уменьшается, а ее качество (т. е. способность совершать работу), напротив, возрастает. Потенциал (качество) ископаемого топлива (угля) в 2000, а электричества в 8000 раз выше, чем потенциал солнечного света (рис. 10).



А – пищевая цепь. Б – цепь использования электроэнергии

Рис. 10. Повышение качества и понижение количества энергии в двух цепях ее переноса, начинающихся с Солнца (Ю. Одум, 1979)

Следовательно, чтобы солнечный свет смог выполнять ту же работу, что и уголь, необходимо повысить его качество в 2000 раз, т. е. свет нужно сконцентрировать в мощный пучок. Но для этого потребуются дорогостоящие технологии, которых пока нет, а у тех, которые имеются, пока низка степень концентрации света.

Непосредственно же без повышения качества энергию солнечного света можно и нужно использовать для выполнения работ, не требующих высокого качества энергии: например, для обогрева жилых зданий.

Разумеется, для выполнения той или иной работы необходимо подбирать соответствующий источник энергии. Высококачественные источники энергии следует беречь и использовать их только для выполнения работ, требующих высокого качества энергии.

Так как ископаемое топливо является сейчас основным (около 90 %) источником энергетических цепей человечества, показатель качества энергии следует выражать в эквивалентах ископаемого топлива, а также солнечного света, как это показано в табл. 10.

Таблица 10

**Коэффициенты качества энергии  
(по Г. Одум, Ю. Одум, 1981)**

Тип (форма) энергии	Солнечный эквивалент, Дж	Эквивалент ископаемого топлива, Дж
Солнечный свет	1,0	0,0005
Валовая продукция растений	100	0,05
Чистая продукция растений в виде древесины	1000	0,5
Горючие ископаемые (подготовленные к использованию)	2000	1,0
Энергия поднятой воды	6000	3
Электричество	8000	4

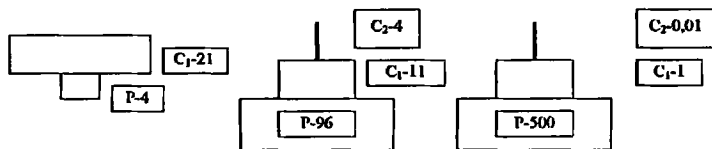
Понятие качества энергии в полном объеме применимо и при биологических превращениях энергии (при переходе энергии от одних организмов к другим). Из табл. 10 видно, что для образования 1 Дж биомассы хищника требуется 10 000 Дж солнечного света или 100 Дж биомассы травоядных. В соответствии с этим качество энергии единицы биомассы хищника в 100 раз выше такой же биомассы травоядных.

#### 4.11. Графическое выражение трофической структуры сообщества (экологические пирамиды)

Как уже отмечалось, общий поток энергии, поступающей в сообщество, эффективность его перемещения по пищевым цепям определяют трофическую структуру (организацию) сообщества экосистемы.

Трофическую структуру сообщества можно наглядно представить в виде так называемых экологических пирамид, отражающих ее отдельные компоненты (биомассу трофических уровней, их продуктивность, численность организмов на каждом уровне).

Если представить каждый трофический уровень какого-либо сообщества в виде прямоугольника определенной высоты, а ширина его будет соответствовать, скажем, биомассе каждого трофического уровня, а затем поставить эти прямоугольники друг на друга, начиная с продуцентов, то получится характерная пирамида (в данном случае пирамида биомассы) (рис. 11).



P — продуценты, C<sub>1</sub> — первичные консументы,  
C<sub>2</sub> — вторичные консументы

Рис. 11. Пирамиды биомасс (сухая масса, г/м<sup>2</sup>).

Структура пирамид (число прямоугольников, их ширина, взаимное расположение) будет варьироваться от сообщества к сообществу, в зависимости от экологических эффективностей составляющих ее трофических уровней. В сообществах, где организмы низших трофических уровней в среднем значительно мельче организмов высших уровней, общая масса последних может быть в любой конкретный момент больше массы продуцентов, и пирамиды биомасс в этих случаях получаются «перевернутыми», т. е. основание пирамиды уже, чем ее вершина. Перевернутые пирамиды биомасс характерны для сообществ морей и океанов. Это объясняется тем, что биомасса фитопланктона удерживается фитофагами (вследствие быстрого выедания) на низком уровне. Но интенсивный обмен и быстрый оборот фитопланктона (среднее время оборота около 10 суток) обеспечивает в итоге большую продукцию.

Наиболее полное представление о функциональной организации сообществ дают пирамиды энергии.



На форму этой пирамиды не влияют изменения размеров и интенсивность метаболизма организмов, и если учтены все источники энергии, то данная пирамида всегда будет иметь правильную форму, как это и диктуется вторым законом термодинамики.

Пирамиды численности (пирамиды Элтона) еще менее устойчивы, чем пирамиды биомассы, поскольку численность организмов на трофическом уровне еще больше зависит от размеров организмов, их метаболизма. Поэтому пирамиды численности не имеют существенного значения в смысле познания трофической структуры сообщества. Формы пирамид численности сильно различаются для разных сообществ в зависимости от того, малы или велики в них организмы на трофических уровнях.

Следовательно, экологические пирамиды как своеобразный вид диаграмм позволяют иллюстрировать количественные отношения между трофическими уровнями в пищевой цепи.

## 4.12. Время переноса и баланс энергии

Под временем переноса энергии понимается среднее время пребывания какой-либо порции энергии в экосистеме: от момента ее связывания в биомассе автотрофов до того момента, когда она покинет экосистему в результате дыхания консументов или детритофагов.

Среднее время пребывания энергии в живых организмах, входящих в состав данного сообщества, равно энергии, запасенной в этой системе в виде биомассы, деленной на скорость потока энергии через экосистему. На практике среднее время переноса энергии определяют отдельно для пастбищной и отдельно для детритной пищевой цепи. Для пастбищной цепи среднее время переноса энергии определяют путем деления биомассы автотрофов на величину чистой продукции:

$$\text{Время переноса (лет)} = \frac{\text{Биомасса, г/м}^2}{\text{Чистая продукция, г/м}^2 \cdot \text{год}} \times 100.$$

Время переноса энергии в детритной цепи определяют делением массы опада (подстилки) на величину его ежегодного поступления:

$$\text{Время переноса (лет)} = \frac{\text{Масса опада, г/м}^2}{\text{Масса ежегодного поступления опада, г/м}^2 \cdot \text{год}} \times 100.$$

В табл. 11 показано среднее время переноса энергии в живой растительной биомассе некоторых экосистем.

Значение продолжительности времени переноса энергии в той или иной экосистеме состоит в том, что чем больше время переноса, тем больше накапливается энергии в живой биомассе (или в детрите), а запасенная энергия в экосистеме имеет важное значение для ее стабильности.

Таблица 11

**Время переноса энергии в различных экосистемах**

Экосистемы	Чистая первичная продукция, г/м <sup>2</sup> · год	Биомасса, г/м <sup>2</sup>	Время переноса, лет
Тропический дождевой лес	2000	45 000	22,5
Листопадный лес умеренной зоны	1200	30 000	25,0
Степи умеренной зоны	500	1500	3,0
Болота	2500	15 000	6,0
Озера и реки	500	20	0,04 (15 дн.)
Открытый океан	125	3	0,024 (9 дн.)

Поток энергии через сообщество подобен прохождению денег через текущий счет в банке: для того чтобы счет оставался открытым, а сообщество — жизнеспособным, приход за длительное время должен быть равен расходу или превышать его. Баланс подвержен периодическим колебаниям (это считается нормаль-

ным) в соответствии с поступлениями денежных сумм или счетов, подлежащих оплате, подобно тому, как поступление и расходование энергии в сообществе подвержено регулярным суточным, сезонным, годовым колебаниям. Точно так же, как неожиданная катастрофа может истощить счет в банке, ураган или резкое похолодание могут резко нарушить стабильность сообщества. В таких случаях активный баланс и возможность быстро мобилизовать ресурсы столь же полезны, как запасенная биомасса и детрит, помогающие справиться с неблагоприятной ситуацией.

Приход и расход энергии в балансе сообщества можно представить следующим образом:

Приход	Расход
1. Ассимилированная световая энергия	1. Дыхание
2. Поступление в систему	2. Экспорт из системы

Вся энергия, ассимилированная сообществом или поступившая в него со стороны, либо рассеивается в процессе дыхания, либо выносится из системы (ветер, вода).

#### ■ 4.13. Особенности потоков энергии в агроэкосистемах

Агроэкосистемы, как и природные экосистемы, связывают в процессе фотосинтеза солнечную энергию и переводят ее в энергию химических связей биомассы автотрофов, являющихся источником энергии вещества для гетеротрофного сообщества (человека и домашних животных).

Однако поток энергии от ее источника (автотрофов) к ее потребителям в агроэкосистеме коренным образом отличается от такового в природных экосистемах. В наземных природных экосистемах вся первичная продукция (в дальнейшем просто продукция) оставалась в этой экосистеме, причем основная ее часть протекала по детритной пищевой цепи (лес — 90, луг, пастбище — 70–90 %) и, следовательно, «работала» на поддержание благоприятной среды в экосистеме, а

10—30 % энергии поступало в пастбищную цепь, поддерживая консументов — «регуляторов» равновесия между автотрофами и редуцентами, между созданием продукции и ее деструкцией в экосистеме.

Соответственно потоку энергии и вещества сложилась и биомасса гетеротрофных организмов в пищевых цепях. Небольшой поток энергии в пастбищной цепи (10—30 %) поддерживал соответствующую биомассу консументов. При этом следует отметить, что биомасса консументов на том или ином трофическом уровне в наземных природных экосистемах является результатом сложившихся за миллионы лет взаимоотношений между членами биотического сообщества экосистемы.

Создав агроэкосистемы (трансформировав природные), человек изменил их состав и структуру, в результате чего иными стали и потоки энергии в них. Самым главным изменением следует, видимо, считать увеличение биомассы консументов в пастбищной цепи агроэкосистем, для поддержания которой необходимо огромное количество первичной продукции (продовольствия).

Так, если в 1886 г. доля человека и домашнего скота составляла 5 % всей биомассы животных, то в настоящее время около 20 %.

Для поддержания такой биомассы консументов в пастбищной цепи агроэкосистем требуется большое количество первичной продукции (продовольствия, кормов). Согласно данным В.Г. Горшкова (1988), современное потребление людьми продукции биосферы (пища людей, скота, древесина) составляет 7 % чистой первичной продукции суши, тогда как в природных экосистемах этот показатель не превышает 1 %.

Независимый от состояния экосистемы рост биомассы консументов вызывает необходимость как увеличения производства первичной продукции на автотрофном уровне, так и перераспределение ее между пищевыми цепями, направляя ее большую часть в пастбищную цепь и меньшую — в детритную.

Однако, направляя в пастбищную цепь большую часть потока первичной продукции, человек существенно ущемляет функцию детритной пищевой цепи в эко-

системе. Чтобы понять всю пагубность уменьшения потока энергии, проходящего через детритную цепь наземных экосистем, следует помнить, что она необходима не только для детритофагов и редуцентов, играющих главную роль в мобилизации биогенов, но и для формирования и поддержания благоприятных условий среды.

Известно, что около 20 % энергии, протекающей через детритную цепь, отлагается в запас (консервируется в виде гумуса). Помимо того, что гумус является резервным источником энергии и вещества для редуцентов (в одном грамме гумуса связано 19,53 кДж энергии), велико его значение как средообразующего фактора в экосистеме (структура почвы, водопроницаемость, влагоемкость, емкость поглощения, противозерозивная устойчивость и т. д.).

В результате уменьшения потока энергии, проходящего через детритную пищевую цепь, редуценты вынуждены использовать законсервированные запасы энергии в экосистеме — гумус. Длительное использование энергии гумуса приводит к истощению его запасов, а следовательно, к ухудшению свойств почвы, ухудшению среды обитания не только детритофагов и редуцентов, но и автотрофов, а через них и главных консументов в агроэкосистемах — человека и животных.

Учитывая это, человек вынужден регулировать величину потока энергии, проходящего через детритную пищевую цепь, направляя в нее часть синтезируемой первичной продукции (нетоварная часть урожая, навоз, сидераты и т. д.).

Рост численности населения и связанный с этим постоянный дефицит продовольствия вынуждают человека субсидировать не только производство продукции, но и поддержание благоприятной среды обитания возделываемых растений (запасы влаги, рН, буферность, емкость поглощения и т. д.).

Другой причиной, сдерживающей рост производства продовольствия, является уменьшение (или отсутствие) роста продуктивности культур, несмотря на продолжающееся субсидирование данного направления.

Так, например, в Англии за последние 30 лет количество вносимых азотных удобрений увеличилось в 8 раз,

тогда как урожай возрос только на 50 %. В США за 1951 — 1966 гг. внесение удобрений возросло на 146 %, пестицидов — на 300 %, а урожай увеличился лишь на 34 %.

Отсутствие прибавок урожая от применения удобрений объясняется тем, что обеспеченность культур ими приближается к оптимальной (в развитых странах), а от применения пестицидов — появлением устойчивых к ним вредных организмов. Практически исчерпаны к настоящему времени и резервы повышения урожайности за счет селекции. Генетики всего мира признают, что у них сейчас нет в запасе супервысокоурожайных сортов, а успехи в генной инженерии, обещающей пересадить гены азотфиксации пшенице и кукурузе, позволят лишь снизить расходы на удобрения, но не повысить урожайность.

Но главной причиной, ограничивающей рост производства продовольствия на планете, являются увеличение энергетических затрат на его производство и экологические проблемы, вставшие в последнее время в один ряд с проблемой продовольствия.

Как уже отмечалось, человек добывается высокой продуктивности агроэкосистем благодаря тому, что поддерживает (субсидирует) агроэкосистемы удобрениями, гербицидами, фунгицидами, инсектицидами, применяет орошение, новые сорта и технику и т. д. Однако на производство этих средств субсидирования (как и на выполнение любой работы) затрачивается энергия. Так, для производства одной тонны (д. в.) азотных удобрений необходимо затратить 1,7 — 2,7 т, одной тонны ядохимикатов — 3,7 — 7,0 т, одной тонны металла для изготовления тракторов, комбайнов, сельскохозяйственной техники — 2,3 — 3,0 т условного топлива.

Таким образом, оказалось, что, применяя указанные средства повышения продуктивности агроэкосистем, человек субсидирует их энергией, но уже энергией техногенного происхождения (ископаемого топлива, гидроэнергией, ядерной и т. д.).

Доля энергии субсидий в энергетическом балансе сельскохозяйственных растений не превышает 0,05 %, однако роль ее в производстве первичной продукции огромна. Так, энергетическое субсидирование таких культур, как люцерна, кормовая свекла, кукуруза на

силос, в виде удобрений и орошения позволяет связать в урожай в 3—4 раза больше солнечной энергии, чем без удобрений и орошения. Следовательно, незначительные (по сравнению с общим притоком энергии в экосистему) вложения техногенной энергии в агроэкосистемы позволяют человеку управлять мощным потоком солнечной радиации.

Однако энергетическое субсидирование агроэкосистем помимо указанных положительных свойств имеет и ряд отрицательных сторон, среди которых в первую очередь следует отметить значительные затраты техногенной энергии. На долю агропромышленного комплекса в настоящее время затрачивается в среднем около 20 % энергии, производимой на планете (1990 г. — 352 ЭДж). Следует отметить, что в разных странах эта доля не одинакова — в бывшей ФРГ — 5 %, США — 17 %, Канаде — 28 %. В бывшем СССР только на топливо тракторов, комбайнов, автомашин и др. техники, т. е. непосредственные энергозатраты, расходовалось около 15 % энергобюджета страны, не считая затрат энергии на удобрения, средства защиты растений, орошение, производство необходимой техники и т. д.

Положение осложняется еще и тем, что рост затрат энергии в агропромышленном комплексе связан не только с увеличением объема производства продовольствия и другой продукции, но и с тем, что снижается эффективность энергетических субсидий (отношение энергии, связанной в урожай, к затраченной техногенной энергии). Так, если в условиях экстенсивного земледелия на единицу вложенной техногенной энергии получали 20—50 единиц энергии, связанной в продукции, то в настоящее время в среднем около 2 ед. С учетом же затрат энергии на транспортировку, хранение, переработку и реализацию продукции на одну затраченную единицу техногенной энергии получают в среднем около 0,2 ед. энергии, заключенной в пище.

Увеличение объема производимого продовольствия, снижение эффективности вложения энергии способствуют росту потребления энергии на планете. Так, например, для удвоения урожайности развитым капиталистическим странам пришлось увеличить вложение энергии в 10 раз. Именно эти причины обусловили

увеличение потребления энергии в мировом земледелии за последние 30 лет в 9,3 раза.

Значительные затраты техногенной энергии в АПК и тенденция их роста (удвоение каждые 10–15 лет) порождают множество проблем экологического, экономического и социального характера. С повышением антропогенной доли потребления первичной продукции до 7 % биосфера и окружающая среда утратили стационарность (устойчивость) и начали изменяться. Как утверждает В.Г. Горшков (1988), это будет продолжаться до тех пор, пока доля антропогенного потребления продукции биосферы будет превышать 1 %.

Повышение антропогенной доли потребления продукции биосферы стало возможным исключительно благодаря использованию невозобновимых ресурсов ископаемого топлива. Однако невозобновимые ресурсы энергии на порядок меньше современного энергопотребления и недостаточны для поддержания существующего уровня продукции биосферы.



**■ 5.1. Понятие и типы круговоротов**

---

Круговорот вещества в экосистемах — основа их функционирования. Человек, вмешиваясь своей деятельностью в функционирование той или иной экосистемы, воздействует по сути дела на круговорот вещества. Он может его ускорить, замедлить, а то и полностью разомкнуть. Каковы будут последствия этого вмешательства для экосистемы? Что необходимо знать, чтобы избежать негативных последствий того или иного вмешательства? Ответ на эти вопросы можно сформулировать так: следует знать закономерности круговорота того или иного вещества в экосистеме.

Круговорот веществ (элементов) на Земле существовал до того, как появились живые организмы (возникла жизнь). Так, продукты выветривания изверженных пород сносились потоками воды в океан и на понижения суши, где они образовывали отложения. Подсчитано, что ежегодно с суши в океан сносится (водой, ветром) около 49 млрд т вещества. В результате тектонической деятельности (опускание материков, поднятие морского дна) эти отложения возвращаются вновь на сушу, после чего процесс повторяется. Это так называемый большой геологический или геохимический, круговорот вещества, изучением которого занимается наука геохимия.

С появлением жизни на Земле возник так называемый биогеохимический круговорот вещества, суть

которого заключается в повторяющихся циклах связывания автотрофами в своей биомассе элементов питания (и других элементов), взятых из абиотической среды, и высвобождения их в абиотическую среду гетеротрофными организмами (фитофагами, хищниками, детритофагами, редуцентами). В отличие от большого круговорота малый круговорот происходит на уровне биогеоценоза (экосистемы), а источником энергии в них служит энергия химических связей биомассы.

Живые организмы изымают из большого круговорота около 40 из 90 известных элементов и удерживают их в биогеохимических циклах, что предотвращает отчуждение в большой круговорот на целые эпохи значительной части элементов. В малом круговороте биогенных макроэлементов циркулирует во много раз больше, чем в большом: азота — в 6–20 раз, фосфора — 3–30 раз, тогда как серы больше вращается в большом круговороте.

Основоположником учения о биогеохимическом круговороте веществ является В.И. Вернадский. В трудах Б.Б. Польниина (1952), А.П. Виноградова (1957), А.И. Перельмана (1966, 1977), В.В. Добровольского (1966), В.А. Ковды (1975) оно получило дальнейшее развитие.

Если иметь в виду биосферу в целом, то биогеохимические циклы (круговороты) можно подразделить на два основных типа: 1) круговороты (циклы) газообразных веществ; 2) осадочные циклы.

Разделение биогеохимических циклов на газообразные и осадочные основано на том, что нарушенный круговорот газообразных веществ (изменения концентрации, например,  $O_2$ ,  $CO_2$  и т. д.) в одном каком-то регионе довольно быстро восстанавливается благодаря крупным фондам (запасам) этих газов в атмосфере. Поэтому газообразные циклы можно считать хорошо «забуференными» в глобальном масштабе, поскольку их способность противостоять изменениям (в пределах возможного) очень велика.

Напротив, нарушения концентрации твердых веществ, возникших на том или ином участке поверхности суши, сами по себе устраниться не могут. Для их устранения требуется обязательно вмешательство извне, в том числе человека.

Человек уникален не только тем, что его организм нуждается в тех же 40 элементах, что растения и животные, но и тем, что в своей деятельности он использует все известные ему в природе элементы, а также ряд искусственно им созданных. Он превратился в мощную геохимическую силу, способную негативно изменять движение многих, если не всех веществ в природе. Например, вольно или невольно уменьшая численность популяций отдельных видов организмов, ответственных за круговорот того или иного элемента, человек способен не только замедлить его круговорот, но и полностью его разомкнуть.

## ■ 5.2. Критерии оценки круговорота вещества

Любое продолжительное воздействие на экосистему будет сказываться на круговороте вещества в ней. Поэтому о степени влияния на экосистему того или иного вида хозяйственной деятельности можно судить по изменению в ней круговорота вещества, для чего необходимо иметь набор определенных показателей (критериев).

Для характеристики круговорота вещества в экосистемах используются следующие показатели:

- масса вещества в компонентах экосистемы;
- скорость переноса вещества;
- баланс вещества в компонентах экосистемы;
- коэффициент возврата вещества в повторный цикл (коэффициент рециркуляции вещества);
- пути возврата вещества в повторный цикл.

**1. Масса вещества в компоненте.** Экосистемы, как и все живые организмы, имеют запас вещества. Запас — это гарантия устойчивого функционирования экосистемы в случаях, когда уменьшается или на какой-то период прекращается поступление вещества в тот или иной компонент экосистемы, и чем больше этот запас, тем лучше. Однако следует отметить, что запас вещества в том или ином компоненте климаксных экосистем — относительно постоянная и вместе с тем строго определенная величина. Как уменьшение, так и увеличение запаса вещества в компоненте негативно

сказывается на функционировании экосистемы. Например, если увеличение запаса  $\text{CO}_2$  в атмосфере чревато глобальным потеплением климата на Земле, то уменьшение содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере, наоборот, грозит понижением температуры.

В биогеохимических циклах всегда различают быстро обновляющиеся и малоподвижные (инертные) фонды. Например, в глобальном круговороте воды небольшие запасы воды в атмосфере и реках — это подвижные (оборотные) фонды, а подземные воды и воды океанов — малоподвижные. Значимость запасов вещества в компонентах экосистемы обусловлена выполнением ими и других, косвенных функций. В частности, запасы гумуса в черноземах — это не только резервный источник биогенных элементов для автотрофов и энергии для редуцентов, но и средство поддержания благоприятных условий для эффективного использования биогенных элементов, находящихся в круговороте.

**2. Масса переносимого (находящегося в обороте) вещества.** Значение этого критерия, характеризующего интенсивность круговорота, можно продемонстрировать на примере агроэкосистемы. При урожайности зерновых, равной 15 ц/га, из почвы в биомассу продуцентов будет поступать 76 кг/га азота, фосфора и калия (NPK). Если же урожайность будет равна 30 ц/га, то в обороте между почвой и растениями будет участвовать вдвое больше NPK — 152 кг/га.

Массу переносимого вещества в экосистеме можно сравнить с суммой денег, находящихся в обороте. Владельцу денег, безусловно, выгоднее, чтобы денег в обороте (выданные кредиты) было как можно больше, поскольку каждый рубль, находящийся в обороте, приносит ему прибыль, тогда как деньги в кассе банка (для выдачи по требованию вкладчиков), прибыли не приносят.

**3. Скорость переноса вещества.** Скорость переноса — это та часть вещества в экосистеме, которая высвобождается из какого-либо компонента или поступает в него за определенное время. Например, если в компоненте содержится 1000 ед. вещества, а в 1 час поступает (или убывает) 10 ед., то скорость переноса будет равна  $10 : 1000 = 0,01$  (или 1 %) в час.

Знание скорости переноса между компонентами экосистемы — важнейший критерий, характеризующий эффективность круговорота вещества в экосистеме.

*Пример:* до сих пор об обеспеченности растений теми или иными элементами в большинстве случаев судят по их концентрации (запасам) в почве: много элемента в почве — растение обеспечено, мало — не обеспечено. Вместе с тем известно, что в силу ряда причин (несоответствие рН, антагонизм ионов, отсутствие влаги и т. д.) элемент может не поступать (или медленно поступать) в растение, которое будет отставать в росте и развитии.

Сравнив фактическую скорость переноса того или иного элемента в ту или иную фазу развития растения с ее оптимальной величиной, можно судить об обеспеченности продуцентов элементами питания.

**4. Баланс вещества в компонентах экосистемы.** Для любой экосистемы круговорот того или иного элемента (вещества) представляется как его поступление (приход) в компонент и отток (расход) из него. Если поступление вещества в компонент обозначить знаком (+), а его отток — знаком (—), то баланс вещества — это алгебраическая сумма прихода и расхода вещества за какой-то промежуток времени.

Значимость знака баланса вещества в компоненте состоит в том, что как при положительном, так и при отрицательном его значении система не может функционировать длительное время, поскольку это ведет к разрушению компонента и всей экосистемы. Однако безусловно и то, что на определенном отрезке времени может быть (а то просто и необходим) положительный или же отрицательный баланс вещества. И только лишь при уравновешенном балансе вещества в компонентах экосистема может устойчиво функционировать довольно долго. Например: положительный баланс углерода в атмосфере ведет к глобальному потеплению на Земле, а отрицательный будет грозить оледенением.

**5. Коэффициент возврата вещества в круговорот (коэффициент рециркуляции).** Этот показатель характеризует степень самодостаточности функционирования экосистемы.

При круговороте вещества в экосистеме какая-то его часть неминуемо покидает экосистему, поскольку нет природных экосистем, из которых вещество не уходило бы за ее пределы. Несмотря на то что отток вещества из экосистемы компенсируется его поступлением со стороны, в повторный цикл прежнего вещества вовлекается меньше, чем было его до этого на входе в экосистему. Коэффициент возврата (рециркуляции) вещества ( $K_{\text{вв}}$ ) можно рассчитать по следующему соотношению:

$$K_{\text{вв}} = \frac{M_{\text{пх}}}{M_{\text{вх}}} \times 100,$$

где  $M_{\text{пх}}$  — масса вещества, вовлекаемая в повторный цикл;  $M_{\text{вх}}$  — масса вещества на входе в экосистему.

Чем меньше вещества возвращается в повторный цикл, тем в большей степени функционирование экосистемы зависит от поступления вещества извне (от импорта) и, наоборот, высокий коэффициент возврата вещества является показателем самодостаточности функционирования экосистемы.

Если природные экосистемы отличаются высокой степенью замкнутости круговорота вещества, то в сельскохозяйственных экосистемах, из которых безвозвратно отчуждается 60–70 % биогенных элементов, коэффициент возврата составляет 30–40 %, т. е. 60–70 % биогенных элементов мы вынуждены вводить в круговорот искусственным путем для поддержания бездефицитного баланса.

**6. Пути возврата вещества в повторный цикл.** В процессе круговорота тот или иной элемент может находиться в различных соединениях и формах. Например, азот в процессе круговорота из молекулярной формы ( $N_2$ ) переходит в оксид ( $NO$ ), диоксид ( $NO_2$ ), нитрат ( $NO_3$ ), аммиак ( $NH_3$ ). Вода в процессе круговорота может переходить в разные состояния: газообразное, жидкое, твердое.

Всякое изменение прежнего состояния в природе требует затрат энергии. Человек, вмешиваясь в круговорот того или иного вещества, также затрачивает

энергию. Так, внесение органических удобрений (возврат вещества в экосистему), рыхление почвы (активизация разложения детрита и высвобождения биогенных элементов), переработка макулатуры в картон или бумагу — все это направлено на вовлечение вещества в повторный цикл и требует затрат энергии. Таким образом, возврат вещества в повторный цикл — это не «безвозмездная», а платная услуга, поскольку на нее всегда затрачивается энергия: то ли непосредственно солнечная энергия, то ли энергия химических связей или же энергия техногенного происхождения.

Учитывая, что пути возвращения элементов в повторный цикл в различных экосистемах неодинаковы, а также то, что они могут изменяться со временем в одной и той же экосистеме, представляется важным оценивать круговорот вещества в экосистемах по этому критерию, имея в виду прежде всего, сколько затрачивается техногенной энергии на возврат вещества. Это тем более важно, что возврат различных веществ в круговорот должен стать одной из главных задач, которые придется решать человечеству в недалеком будущем.

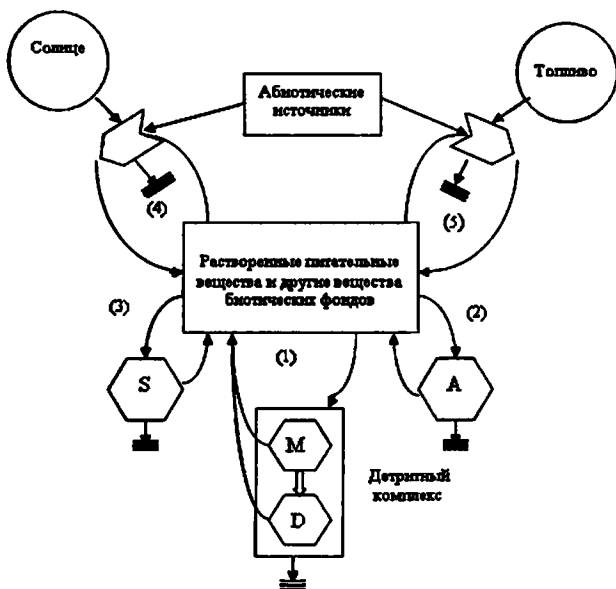
Основные пути возврата веществ в круговорот показаны на рис. 12. Согласно классическим представлениям, основной путь возврата элементов питания в круговорот — их высвобождение редуцентами в процессе разложения органического вещества с использованием энергии химических связей (путь 1).

В экосистемах, где мелкие растения, например трава или фитопланктон, активно выедаются животными, важную роль играет путь возврата элементов через экскременты животных (путь 2). В фитопланктонных экосистемах этот путь возврата является основным. На высвобождение элементов затрачивается энергия химических связей.

Непосредственный возврат элементов в круговорот симбиотическими организмами с использованием метаболической энергии обозначен на рисунке как путь 3.

Вода возвращается в круговорот в результате прямого воздействия солнечной энергии. Солнечная энергия затрачивается и в случаях, когда элементы осадочных пород выносятся из абиотических фондов и попа-

дают в биотические циклы в результате процессов выветривания и эрозии (путь 4).



A – животные; M – свободноживущие микроорганизмы; S – симбиотические микроорганизмы; D – детритоядные. Энергия для путей 1–3 поступает из органического вещества, а для путей 4–5 – от солнца или топлива

Рис. 12. Пять основных путей возврата веществ в круговорот (1–5)

Человек вмешивается в круговорот вещества, когда он вносит, например, удобрения, мелиорирующие вещества, получает из отходов продукцию и т. д. Однако на возврат этих веществ человек затрачивает энергию ископаемого топлива, ядерную, падающей воды (гидроэнергия) и т. д.

Наконец, следует отметить, что элементы питания могут высвободиться из остатков растений и животных, фекальных комочков без участия редуцентов. Этот способ возврата вещества в круговорот называется автолизом (саморастворение). В водных экосистемах, где отмирающие организмы малы (большое отношение



поверхности к объему), еще до начала разложения редуцентами может высвободиться от 25 до 75 % элементов. Таким образом, автолиз можно считать шестым путем возврата элементов из органических соединений в абиотическую среду, не требующим затрат метаболической энергии.

### ■ 5.3. Особенности круговорота веществ в современных условиях

*Глобальный круговорот воды* объединяет все водные ресурсы планеты в единую систему — гидросферу и обеспечивает существование жизни на Земле.

В процессе своего круговорота вода растворяет и переносит колоссальные массы химических элементов, разрушает и перераспределяет горные породы, образует формы рельефа, переносит тепло. Покрывая в твердом состоянии постоянно или временно часть суши и водоемов, она изменяет условия их взаимодействия с атмосферой. Вода участвует в ряде метеорологических (осадки, туман, облака) и гидрологических процессов, является средой обитания водных организмов.

В современных условиях деятельность человека стала сказываться и на глобальном круговороте воды. В круговороте воды на суше для человека особое значение имеют запасы (фонды) пресной воды: поверхностные (озера, болота, реки, ледники) и подземные запасы, которые подразделяются на возобновляемые (грунтовые воды, залегающие не глубже 120 м) и невозобновляемые, образовавшиеся в предыдущие эпохи. Важность запасов пресной воды для человека обусловлена их ограниченностью (запасы пресной воды не превышают 2,5 % общей массы воды). Однако это не умаляет значения для человека огромных запасов соленой воды в морях и океанах, которые также подвержены антропогенному воздействию (загрязнению).

Большая часть (около 90 %) общего количества воды, участвующей в круговороте, циркулирует между океаном и атмосферой (испарение с поверхности океана → осадки в океане); суши и атмосферой (испарение и транспирация с суши → осадки над сушей). Однако в

функционировании биосферы и жизни человека не меньшее значение имеют этапы круговорота, в которых переносятся не столь большие массы воды, а именно:

- перенос влаги с океана на сушу (через атмосферу);
- сток (речной и грунтовый) воды с суши в океан;
- фильтрация (пополнение) запасов возобновляемых грунтовых вод;
- использование человеком невозобновляемых запасов грунтовых вод.

Негативные последствия нерациональной хозяйственной деятельности находят свое выражение в изменении массы переносимой влаги на том или ином этапе ее круговорота, а также в изменении ее запасов в тех или иных компонентах биосферы.

Так, например, использование невозобновляемых грунтовых вод во всевозрастающих количествах ведет, с одной стороны, к их исчерпанию, а с другой — к увеличению массы воды в обороте. Но если последствия исчерпания запасов невозобновляемых ресурсов воды представить нетрудно, то экологические последствия увеличения массы воды в обороте пока еще трудно даже предположить.

К существенным нарушениям в круговороте воды в биосфере следует отнести и увеличение речного и поверхностного стока (перенос с суши в океан), поскольку это ведет к уменьшению запаса возобновляемых грунтовых вод, что существенно может лимитировать хозяйственную деятельность во многих регионах. Основными причинами увеличения поверхностного и речного стока являются сведение (вырубка) лесов, снижение площади фильтрации осадков (строительство, покрытие поверхности почвы асфальтом, бетоном), уплотнение пахотных земель и др. С другой стороны, уменьшение поверхностного и речного стока, в результате строительства водохранилищ и забора воды из них для орошения, негативно сказывается на запасах воды в морях (особенно замкнутых), куда впадают реки. Ярким примером в этом плане может служить трагедия Аральского моря.

Современная деятельность оказалась настолько мощной, что она уже в состоянии влиять и на процесс

переноса влаги с океана на сушу. Известно, что над сушей осадков выпадает больше, чем ее поступает в атмосферу с суши в результате испарения и транспирации. Источником избытка осадков на суше является влага, переносимая с океана в результате атмосферной циркуляции. Поскольку ожидаемое потепление планеты вследствие увеличения концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере чревато нарушением широтной циркуляции атмосферы, то это может стать причиной изменения переноса влаги с океана на сушу, что способно в корне изменить хозяйственную и в первую очередь сельскохозяйственную деятельность.

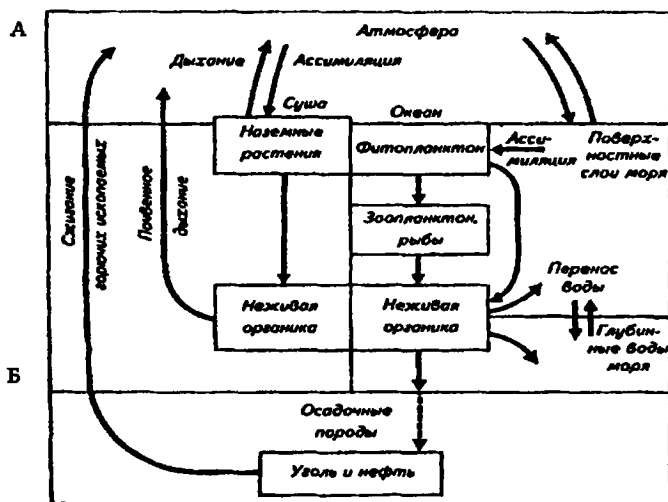
**Круговорот углерода.** Углерод можно считать главным химическим элементом в биосфере, поскольку способность этого элемента образовывать прочные химические связи между своими атомами (углеродные связи) лежит в основе структуры всех органических соединений, известных на Земле. Все живые существа имеют в своем составе углерод.

Основная масса углерода в биологическом круговороте циркулирует между биотой суши и атмосферным углеродом, с одной стороны, а с другой — между биотой океана и водной средой (рис. 13).

На суше автотрофы усваивают углерод атмосферы ( $\text{CO}_2$ ) в процессе фотосинтеза с образованием глюкозы. Однако почти половину углерода глюкозы автотрофы окисляют для высвобождения энергии, необходимой для построения своей биомассы, в результате чего половина углерода возвращается в атмосферу в виде углекислого газа.

Консументы, потребляя биомассу автотрофов, большую часть углерода пищи окисляют для поддержания своей жизнедеятельности с высвобождением двуокиси углерода в атмосферу. Оставшийся углерод пищи закрепляется в биомассе консументов, которая рано или поздно отмирает. Отмершая биомасса автотрофов и гетеротрофов, а также их отходы содержат углерод в органической форме (углерод детрита). Большая доля (около 70 %) углерода детрита используется консументами детритной пищевой цепи (детритофагами и редуцентами) для самоподдержания, в результате чего углерод в виде  $\text{CO}_2$  возвращается в атмосферу. Следует

здесь отметить, что часть углерода детрита возвращается в атмосферу в результате сжигания послеуборочных остатков, древесины и т. д. Другая часть детрита (около 25 %) консервируется в виде гумуса, который, в конечном итоге, также используется редуцентами как источник энергии (минерализация гумуса), и углерод гумуса возвращается в атмосферу в виде  $\text{CO}_2$ . Определенная часть углерода детрита и гумуса выносится речным стоком в океан, а часть минерального углерода из детрита и гумуса поступает в почвенный раствор, откуда он может мигрировать в карбонатные отложения суши и океана.



А – в биосфере (Ю.Одум, 1986). Цифры в скобках обозначают млрд тонн  $\text{CO}_2$ ; Б – на суше и в океане (Бопин, 1972)

Рис. 13. Круговорот углерода

В океане основная масса углерода, находящаяся в круговороте, циркулирует между растворенным в воде углекислым газом (неорганический углерод) и органическим углеродом живой биомассы (рис. 13 Б). В процессе фотосинтеза происходит связывание углекислого газа воды фитопланктоном. Однако большая его часть возвращается обратно в результате дыхания фитопланктона, тогда как меньшая его доля связывается в био-

массе (органический углерод). Консументы пастбищной цепи, потребляя биомассу фитопланктона, большую часть углерода пищи возвращают в виде  $\text{CO}_2$  в процессе своего дыхания, а часть закрепляют в собственной биомассе. После отмирания биомассы консументов, а также фитопланктона содержащийся в ней углерод возвращается в воду в виде  $\text{CO}_2$  редуцентами в процессе их дыхания. Следует отметить, что в океане основная масса углерода биомассы фитопланктона возвращается в процессе дыхания в пастбищной цепи, а не в детритной, как это происходит в наземных экосистемах.

Часть неорганического углерода, содержащегося в придонных слоях воды, поступает в донные отложения и выключается из активного круговорота на длительное время.

Таким образом, в океане идет обмен между фондами органического углерода и его неорганическим фондом, между которыми существует равновесие. В свою очередь, океан обменивается частью углерода с атмосферой. Сезонные понижения температуры, повышения атмосферного давления приводят к повышению растворимости атмосферного  $\text{CO}_2$ , и часть его «входит» в океан (океан делает «вдох»). Сезонные повышения температуры, понижения атмосферного давления, напротив, приводят к тому, что часть растворенного в океане углекислого газа выходит из воды (океан делает «выдох»).

Считается, что выбросы углерода из нарушенных континентальных экосистем (минерализация гумуса, сжигание древесины, послеуборочных остатков), а также поступление  $\text{CO}_2$  в атмосферу в результате сжигания ископаемого топлива почти полностью поглощаются биотой океана, что существенно уменьшает (тормозит) накопление  $\text{CO}_2$  в атмосфере.

**Круговорот азота.** Азот является элементом, который играет важную роль в жизнедеятельности организмов, а следовательно, в функционировании экосистем. Он входит в состав многих органических соединений и прежде всего белка. В молекуле белка он образует прочные амидные связи с углеродом или с водородом, присутствуя в виде аминных и амидных групп.

Основная масса азота в биосфере циркулирует между автотрофным сообществом суши и океана и минеральным азотом почвы и воды.

Растения усваивают только минеральные соединения азота —  $\text{NO}_3$  и  $\text{NH}_4$ . Ежегодно биотическое сообщество биосферы связывает около 10 млрд т азота. Однако следует иметь в виду, что определенную часть этого количества азота усваивают (фиксируют) микроорганизмы. Причем микроорганизмы усваивают молекулярный азот. До недавнего времени считалось, что фиксировать молекулярный азот атмосферы или воды океана способны лишь немногие, но широко распространенные в природе роды микроорганизмов: свободноживущие бактерии (*Azotobacter chr.*) и *Clostridium past.*; симбиотические клубеньковые бактерии бобовых растений (*Rhizobium*); цианобактерии (*Anabaena*, *Nostok* и другие из порядка *Nostokales*). Цианобактерии могут фиксировать молекулярный азот как самостоятельно, так и в симбиозе с грибами (лишайники). Так, у водного папоротника (*Azolla*) имеются микроскопические поры, которые наполнены симбиотическими цианобактериями (сине-зелеными водорослями *Anabaena*). Способностью усваивать молекулярный азот обладают и почвенные бактерии *Pseudomonas*, а также пурпурные бактерии *Phodospirillum* и другие представители фотосинтезирующих бактерий. Позже было установлено, что примитивные грибы (актиномицеты), находящиеся в клубеньках на корнях ольхи, также обладают способностью к фиксации молекулярного азота. К настоящему времени клубеньки, вызываемые актиномицетами на корнях, обнаружены у 160 видов двудольных растений. Следует отметить, что симбиотические бактерии более эффективно фиксируют молекулярный азот, чем свободноживущие.

Организмы, способные к фиксации молекулярного азота, имеют фермент нитрогеназу, которая катализирует расщепление молекулы  $\text{N}_2$ . Фиксация азота микроорганизмами требует больших затрат энергии, необходимой для разрыва тройной связи в молекуле азота, а также для синтеза (соединения) атомов азота и водорода. Клубеньковые бактерии бобовых растений для фиксации 1 г азота атмосферы расходуют 10 г

глюкозы ( $1,67 \cdot 10^5$  Дж), которую поставляет им растение-хозяин. Поэтому эффективность симбиотической фиксации выше фиксации свободноживущими микроорганизмами. По разным оценкам биологическая фиксация оценивается примерно в 145 млн т азота в год.

После отмирания растений, животных, микроорганизмов большая часть азота биомассы (детрита) переходит в минеральные формы азота. Процесс минерализации азота детрита осуществляется рядом микроорганизмов, каждый из которых отвечает за определенный этап трансформации. Основными этапами минерализации органических азотсодержащих соединений (белка) являются аммонификация и нитрификация. На первом этапе аммонифицирующие бактерии разрушают белок с образованием аммиака. Часть образующегося аммиака поступает в атмосферу, другая его часть, растворяясь в воде, переходит в ион  $\text{NH}_4$ , и может потребляться растениями, а некоторая часть растворенного аммиака может поступать в грунтовые воды, реки, моря. Та часть аммиака, которая осталась в почве, подвергается процессу нитрификации, который протекает в два этапа. На первом этапе нитрификации аммиак окисляется до нитритов. Этот процесс осуществляется бактериями *Nitrosomonas*. На втором этапе нитратные бактерии (*Nitrobacter*) окисляют нитриты до нитратов. Большая часть образовавшихся нитратов потребляется растениями, т. е. вовлекается в повторный цикл, а какая-то часть их может вымываться, т. к. они не закрепляются в ППК. Определенная часть нитратов подвергается процессу денитрификации. Денитрификация — это процесс восстановления нитратной формы азота в газообразные  $\text{N}_2$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ . Процесс денитрификации протекает повсеместно в почве и воде. Одним из факторов, определяющих интенсивность процесса денитрификации, является дефицит кислорода. При дефиците кислорода денитрифицирующие бактерии используют кислород нитратов для своего дыхания. Таким образом, благодаря деятельности денитрифицирующих бактерий азот, взятый из воздуха, вновь возвращается туда.

Другая часть (15–25 %) азота отмершей биомассы растений, животных, микроорганизмов консервирует-

ся в почве в форме специфического органического вещества — гумуса, который весьма устойчив к микробному разложению. На азот гумуса приходится почти 90 % запасов почвенного азота, тогда как доля минерального азота не превышает 10 %. Вместе с тем азот гумуса, так же как и азот детрита, подвергается медленной минерализации — аммонификации и нитрификации. В зависимости от складывающихся условий скорость минерализации гумуса почвы может колебаться от 0,5 до 2,5 % и более в год от его запасов в почве. Образующиеся в результате разложения гумуса минеральные формы азота включаются в фонд минерального азота почвы.

Таким образом, основная часть органического азота после его минерализации поступает в почву и вовлекается растениями в новый цикл. Другая часть (меньшая) азота поступает в атмосферу, откуда он снова фиксируется микроорганизмами. Небольшая часть азота в результате вымывания поступает в реки, озера, моря, океан, где она может быть связана автотрофным сообществом или же попасть в глубинные отложения и выпасть из круговорота на длительное время. Некоторая часть азота морей, океана возвращается на сушу с выловленной рыбой и птицами.

Поток азота через атмосферу складывается из его поступления с суши и океана в результате денитрификации аммиака, сжигания органического вещества, ископаемого топлива (автотранспорт, тепловые станции и т. д.), а также в результате вулканической деятельности. Отток азота из атмосферы происходит в результате его фиксации микроорганизмами, индустриальной фиксации (синтез аммиака), с осадками (кислотные осадки).

**Сравнительная характеристика круговорота биогенных элементов в природных и сельскохозяйственных экосистемах.** Для того чтобы выявить тенденции в изменении круговорота биогенных элементов в агроэкосистемах, необходимо сравнить количественные значения соответствующих критериев круговорота с аналогичными показателями в природных экосистемах. Круговороту биогенных элементов в природных экосистемах присущ ряд особенностей,



среди которых следует отметить в первую очередь наличие больших запасов (фондов) основных элементов питания (N, P, K, Ca, Mg и т. д.) в почве (гумусе, детрите), а также в биомассе «на корню» (живая надземная и подземная биомасса). Наличие больших запасов при «умеренной» (не максимальной) массе переноса биогенных элементов обуславливает медленную скорость переноса и высокое значение времени их «пребывания» в данных компонентах. Круговорот биогенных элементов в природных экосистемах отличается высокой его замкнутостью. Но главной отличительной способностью круговорота в природных экосистемах следует считать относительное постоянство его критериев во времени: запаса вещества в компонентах экосистемы, массы переносимого вещества, скорости и времени переноса вещества и т. д., что благоприятно сказывается на устойчивости функционирования природных экосистем.

Изменения в круговороте биогенных элементов в агроэкосистемах predeterminedены (детерминированы) тем или иным видом сельскохозяйственной деятельности. Среди большого разнообразия агротехнических приемов, оказывающих наибольшее воздействие на круговорот биогенных элементов, следует отметить следующие: отчуждение биогенных элементов из экосистемы с биомассой урожая; импорт биогенных элементов с органическими и минеральными удобрениями; обработку почвы; орошение; применение пестицидов.

Кратко рассмотрим влияние отдельных видов сельскохозяйственной деятельности на круговорот биогенных элементов.

*Отчуждение биогенных элементов с урожаем и эрозией.* Если в природных экосистемах почти вся создаваемая продукция остается в экосистеме, то в сельскохозяйственных экосистемах, наоборот, большая часть продукции отчуждается с урожаем практически безвозвратно. Главным негативным последствием отчуждения вещества из экосистемы является уменьшение запаса элементов в почве, наиболее важном для функционирования экосистемы компоненте. Уменьшение запаса биогенных элементов в почве приводит со временем и к уменьшению его в обороте, а следова-

тельно, и к снижению продуктивности. С другой стороны, уменьшение массы вещества в почве влечет за собой ухудшение физических, физико-химических и других свойств почвы, вследствие чего ухудшаются условия среды, необходимые для эффективного использования биогенных элементов, что также ведет к снижению продуктивности экосистем.

*Импорт биогенных элементов в сельско-хозяйственные экосистемы.* Поступление биогенных элементов в сельскохозяйственные экосистемы с минеральными и органическими удобрениями увеличивает их содержание в компонентах экосистемы, а следовательно, увеличивает их перенос в растения, что означает повышение продуктивности экосистем.

Вместе с тем в случаях, когда масса вносимых биогенных элементов превышает потребности растений, наблюдается их избыточное поступление в оборот и накопление в растениях (например азота), что резко ухудшает качество продукции, а с другой стороны увеличиваются их потери за пределы экосистемы в результате эрозии, вымывания осадками, с оросительной водой.

Импорт такого биогенного элемента, как азот минеральных удобрений, оказывает влияние буквально на все этапы его переноса в экосистеме: подавляется жизнедеятельность свободноживущих азотфиксирующих бактерий, снижается эффективность симбиотических бактерий (*Rizobium*), тем самым изменяется масса азота в естественном потоке «атмосфера — почва».

Внесение концентрированных жидких удобрений (аммиака и др.) в почву подавляет активность не только редуцентов, но и детритофагов, что также негативно сказывается на естественном потоке биогенных элементов. Для поддержания уравновешенного баланса вещества в сельско-хозяйственных экосистемах его импорт в экосистему должен покрывать массу вещества, отчуждаемого с урожаем, эрозией и т. д.

К сожалению, в земледелии ЦЧЗ импорт биогенных элементов не компенсировал их отчуждение из агроэкосистем, что явилось причиной снижения обеспеченности почв основными биогенными элементами, ухудшения физических, физико-химических свойств и снижения продуктивности черноземов.

*Обработка почвы.* Обработка является мощным средством регулирования круговорота биогенных элементов в сельскохозяйственных экосистемах. Так, рыхление почвы, усиливая поступление в нее кислорода, активизирует деятельность детритофагов и редуцентов по высвобождению биогенных элементов, в т. ч. углерода из растительных остатков и гумуса. Именно обработка почвы в условиях недостаточного применения удобрений привела к столь значительному уменьшению запасов гумуса (углерода) в обрабатываемых почвах. Так, по данным Г.Я. Чесняка, за прошедшие 100 лет (после экспедиции В.В. Докучаева) черноземы центральной России потеряли около одной трети исходных запасов гумуса. Именно с обработкой почвы связывается увеличение потока углерода из обрабатываемых почв в атмосферу, о чем упоминалось ранее. Обработка почвы, если она проводится вдоль склона, является причиной увеличения потока вещества, уходящего за пределы экосистем в результате эрозии. Обработка почвы усиливает потери биогенных элементов за счет их вымывания. Именно по причине интенсивного рыхления все обрабатываемые почвы содержат больше подвижных форм питательных веществ по сравнению со своими целинными аналогами.

Влияние рыхления почв на мобилизацию биогенных элементов почвы особенно заметно при замене отвальной обработки безотвальной. Азотная недостаточность проявляется на почвах, обработанных плоскорезом.

*Применение пестицидов.* Влияние гербицидов, фунгицидов, инсектицидов и других химических биологически активных веществ, используемых в сельскохозяйственном производстве, проявляется в их воздействии на живые организмы: растения, детритофагов, редуцентов. Так, гербициды, уничтожая сорную растительность, уменьшают массу биогенных элементов в непроемчивом (вредном) потоке «почва → сорные растения» и тем самым увеличивают его в полезном потоке из «почвы в культурные растения».

Воздействие пестицидов на детритофагов и редуцентов специфично. В большинстве случаев пестициды угнетают деятельность детритофагов и редуцентов, хотя отмечаются случаи, когда пестициды стимулиро-

вали деятельность отдельных штаммов бактерий. Угнетение активности микроорганизмов при внесении пестицидов в почву замедляет высвобождение биогенных элементов из растительных остатков, процесс связывания молекулярного азота атмосферы и т. д.

Свойство химических веществ подавлять деятельность некоторых микроорганизмов используется для ингибирования процесса нитрификации (на стадии образования нитритов) в черных парах, поскольку при паровании количество нитратов часто превосходит потребность в них растений.

Высокое содержание нитратного азота в черных парах является причиной их потерь в осенний и ранневесенний периоды.

*Орошение.* В условиях дефицита влаги в период вегетации сельскохозяйственных растений орошение, как правило, увеличивает массу и скорость переноса биогенных элементов из почвы в растение, которые лимитировались до этого недостатком влаги. По этой же причине соответственно уменьшается и время переноса биогенных элементов в почве, что требует незамедлительного пополнения запаса биогенных элементов в почве искусственным путем. Вот почему при орошении сельскохозяйственных культур обязательно внесение удобрений (минеральных, органических).

Кроме того, орошение усиливает поток биогенных элементов за пределы экосистемы в результате ирригационной эрозии.

Орошение резко изменяет условия жизнедеятельности редуцентов, что адекватно сказывается на высвобождении биогенных элементов из детрита.

Таким образом, общие тенденции в изменении круговорота биогенных элементов в агроэкосистемах можно сформулировать так:

1. В сельскохозяйственных экосистемах, как и в природных, основным этапом в циркуляции биогенных элементов является их перенос из почвы в растения. Обратное же из растений в почву их возвращается не более 30 — 50 %. Остальная часть биогенных элементов поступает из других источников или с импортом. Так, в хорошо удобряемых сельскохозяйственных экосистемах отчуждение элементов за

их пределы компенсируется за счет импорта с органическими и минеральными удобрениями. В слабо или вовсе неудобряемых сельско-хозяйственных экосистемах, где отчуждение биогенных элементов превышает их поступление, очередная потребность растений в элементах питания удовлетворяется за счет их мобилизации из почвенных запасов. В большинстве сельско-хозяйственных экосистем Черноземья России поступление биогенных элементов в почву не компенсирует их отчуждения.

2. В результате превышения отчуждения биогенных элементов над поступлением их запас в почвах неуклонно снижается (понижается класс обеспеченности).
3. Масса переносимых биогенных элементов в круговороте сельско-хозяйственных экосистем благодаря деятельности человека по сравнению с природными экосистемами не уменьшилась, а, напротив, возросла.
4. Вследствие увеличения массы биогенных элементов в круговороте сельско-хозяйственных экосистем и одновременного уменьшения запаса биогенных элементов в почве уменьшились скорость и время переноса, что чревато утратой плодородия почв.
5. Современные сельско-хозяйственные экосистемы отличаются низким коэффициентом рециркуляции вещества. В каждый повторный цикл вовлекаются биогенные элементы или из почвенного фонда, или же из внесенных удобрений.
6. Возврат биогенных элементов в повторный цикл в сельско-хозяйственных экосистемах связан со значительными затратами техногенной энергии, которые имеют тенденцию к росту.

**■ 6.1. Условия существования организмов**

---

Различают такие понятия, как среда и условия существования организмов.

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

Условия жизни или существования — это совокупность необходимых для организма элементов среды, с которыми он находится в неразрывном единстве и без которых существовать не может. Организм постоянно «строит» себя из элементов среды, приспосабливается к ее изменениям.

Приспособления организмов к среде носят название адаптаций. Способность к адаптациям — одно из основных свойств жизни вообще, обеспечивающая возмож-

ность организмов выживать и размножаться. Адаптации проявляются на разных уровнях — от биохимии клеток и поведения отдельных организмов до строения и функционирования сообществ и экологических систем.

Условия среды, на которые живое реагирует приспособительными реакциями, называются экологическими факторами. За пределами приспособительных способностей лежат летальные, т. е. смертельные факторы.

В экологии физиологические показатели служат критериями реакции организма на внешние условия, а физиологические процессы рассматриваются прежде всего как механизм, обеспечивающий бесперебойное осуществление фундаментальных физиологических функций в сложной и динамичной среде.

## 6.2. Классификация экологических факторов

Элементы, или факторы среды, так или иначе воздействующие на организм растений и животных, принято делить на 2 группы: биотические и абиотические (табл. 12).

Таблица 12

### Экологические факторы среды

Абиотические	Биотические
1. Климатические: солнечная радиация, свет и световой режим, температура, влажность, атмосферные осадки, ветер, давление и др.	1. Фитогенные (влияние растений)
2. Эдафические: механический и химический состав почвы, влагоемкость, водный, воздушный и тепловой режим почвы, структура почвы, уровень грунтовых вод и др.	2. Зоогенные (влияние животных)
3. Орографические: рельеф, экспозиция, высота над уровнем моря	3. Антропогенные — прямые (антропические) и опосредованные влияния на окружающую среду, связанные с деятельностью человека
4. Гидрографические: факторы водной среды	
5. Химические: газовый состав атмосферы, солевой состав воды	

Абиотические факторы — это комплекс условий неорганической среды, влияющих на организм, различные физико-химические воздействия: температура, воздух, свет, ветер, влага, соленость воды и т. п.

Биотические факторы — влияние элементов живой природы: растений, животных, бактерий, вирусов. По своему разнообразию и воздействию они еще более сложны, чем абиотические.

В отдельных случаях антропоические факторы выделяют в самостоятельную группу факторов наряду с абиотическими и биотическими, подчеркивая тем самым чрезвычайное действие антропоического фактора. Антропоические факторы часто неправильно называют антропогенными. Антропогенные факторы управляют процессами формирования человека и не имеют никакого отношения к воздействию на другие организмы и к изменению, а тем более загрязнению окружающей среды.

По времени воздействия: эволюционные, исторические и современные (рецентные) пространственно-географические. По силе воздействия: лимитирующие, экстремальные (крайние, предельные), сублетальные и летальные (приводящие к гибели). По форме воздействия: мутагенные, тератогенные, канцерогенные.

Из экологических факторов следует отличать «-генные» факторы, например, биогенные, связанные как с прямым, так и с опосредованным влиянием чего-то или кого-то; «-ологические» факторы, например, биологические — непосредственного воздействия и «-ические» (греч. икнис/ичнис/ — след) — факторы опосредованного воздействия.

Фактор эволюционный (палеофактор) — любой экологический фактор (среды), характер современного воздействия которого был определен в прежние геологические эпохи в результате жизнедеятельности организмов (например, биогенные горные породы и т. п.).

Фактор исторический — любой экологический фактор (среды), характер современного воздействия которого был определен в ходе исторического развития человечества, его взаимодействия с природной средой (например, истребление животных в ходе охоты и т. п.).

Современные пространственно-географические — сумма экологических факторов, источником или регу-



лятором степени интенсивности которых служит географически пространственное положение рассматриваемого объекта, нахождение его в определенной географической зоне, под влиянием существующей здесь хозяйственной деятельности и т. д.

Фактор информационный — любой экологический фактор (среды), выступающий как код жизненно важного сообщения и потому воздействующий неадекватно (многократно сильнее) переносимому потоку вещества и энергии. Например, вид самки для самца, хищника для жертвы, и наоборот.

Фактор беспокойства — один из экологических факторов среды, приводящих к нарушению нормальной жизни животных (например, частое спугивание).

### 6.3. Лимитирующие факторы и приспособления к ним

Понятие о лимитирующих факторах было введено в 1840 г. химиком Ю. Либихом. Он сформулировал закон по отношению к сельскохозяйственным культурам: вещество, которое находится в минимуме, управляет урожаем и определяет величину и устойчивость последнего. Имеется в виду лимитирующее воздействие жизненно важных веществ, которые присутствуют в почве в небольшом и неустойчивом количестве. В дальнейшем это обобщение стало трактоваться значительно шире с учетом факторов среды (температуры, света, влажности и др.).

Однако закон минимума Ю. Либиха никак не отражает всего существа требований организма к среде, сводя сложное биологическое явление, зависящее от многих причин, к действию лишь одной из них, хотя, может быть, и важнейшей. В 1909 г. Э. Митчерлих в противовес закону Ю. Либиха выдвинул закон совокупного действия факторов. Согласно ему урожай зависит не от одного, а от всех действующих в данном случае факторов (хотя о взаимодействии факторов тогда конкретно знали еще мало).

А в 1913 г. известный американский эколог В. Шелфорд, развивая и дополняя закон минимума Ю. Либиха, утверждает, что лимитирующим фактором процве-

тания организма (вида) может быть как минимум, так и максимум экологического фактора, диапазон между которыми определяет величину выносливости толерантности организма к данному фактору.

Основная ошибка Либиха заключается в том, что организм не рассматривается как единое целое со средой, а противопоставляется ей; не учитывается избирательная способность, приспособляемость организмов, а также изменение среды самими организмами.

Высказанная закономерность представляет интерес лишь для первой ориентировки, когда необходимо выявить ведущие факторы среды. Так, оказались безуспешными попытки акклиматизации южноамериканских лам, обитающих в горных условиях Анд, к условиям Памира. Хотя условия климата обеих местностей идентичны, но температурный фактор оказывается неоптимальным для стадии развития молодняка. То есть реальность акклиматизации определяет в данном случае температурный фактор в наиболее уязвимый период развития.

Поэтому необходимо помнить о многопричинности и взаимообусловленности биологических явлений. Кроме того, количественные показатели факторов среды влияют друг на друга определенным образом.

Так, относительная влажность воздуха зависит от температуры: при понижении температуры воздуха его относительная влажность увеличивается. Известно, что ветер усиливает действие низких температур. Так, мороз при ветре более ощутим, солнечная радиация связана тесно с температурой, характер почвы во многом определяется ее температурой и влажностью. Животные, живущие в песках, лучше переносят более высокую температуру, чем обитающие в травянистых пространствах или лесах.

Фактор, уровень которого в качественном или количественном отношении (недостаток или избыток) оказывается близким к пределам выносливости данного организма, называется ограничивающим.

Так, например, ограничивающим фактором распространения бука в Европе является низкая температура января. Поэтому северные границы его ареала соответствуют январской изотерме  $-2^{\circ}\text{C}$ .

В живых организмах заложена огромная возможность к размножению. Скорость увеличения численности особей популяции при отсутствии лимитирующих факторов обозначается как условный показатель — биотический потенциал. Он устанавливается теоретически как возможная средняя величина рождаемости или скорость, с которой при непрерывном размножении (возможном только теоретически) особи определенного вида могут покрыть земной шар равномерным слоем. Для слонов эта скорость составляет 0,3 м/с, а для некоторых микроорганизмов — сотни метров в секунду. Подсчитано, что бактерии делятся каждые 20 минут. При таком темпе одна клетка за 36 часов дает потомство, которое может покрыть сплошным слоем всю нашу планету. Один одуванчик менее чем за 10 лет способен заселить своими потомками земной шар, если семена прорастут. В действительности же такая громадная плодовитость организмов никогда не реализуется. Истинная плодовитость значительно ниже потенциальной. Это наглядно прослеживается на примере канустной белянки. В результате гибели яиц, гусениц и куколок по разным причинам (болезни, паразиты, хищники и др.) на свет появляется лишь 0,32 % взрослых бабочек от числа отложенных яиц.

В природе закономерности, лежащие в основе правила минимума, определяют многие важные моменты географического распространения, морфологии, экологии и физиологии животных и растений. Именно лимитирующие экологические факторы в ряде случаев ограничивают проникновение вида в те или иные места обитаний. Во многих случаях «экологические барьеры» формировали в истории видов их современные ареалы.

Все компоненты неживой природы (температура, влажность, свет, физические и химические свойства почвы, воды и др.) прямо или косвенно определяют климатическую зональность типов растительности, ландшафтов, видовое разнообразие животных. Температура оказывает, пожалуй, наиболее существенное воздействие из всех климатических условий существования. Крайние резкие ее колебания нередко приводят к гибели и животных и растений. От ее нежела-

тельных значений труднее всего уклониться. Температурный фактор в значительной степени определяет границы расселения и выживания животных в различных климатических условиях. Если от палящих лучей солнца или нагретой поверхности почвы животные могут иногда уйти в тень, спрятаться в траву, пещеру, то избежать горячего или слишком холодного воздуха значительно труднее. Растения сами могут влиять на тепловой режим своей среды. Если они растут в одиночку, это влияние невелико, но если растительный покров сомкнутый, то влияние существенно. Прежде всего происходит затенение одних растений другими, затенение ими почвы. Под пологом растений амплитуда колебаний температуры уменьшается. Верхние границы жизни высших растений невысоки, обычно не более 50 °С. Даже при сравнительно небольшом нагревании солнцем наблюдаются ожоги растений (местное отмирание тканей). Нередко погибают от этого всходы растений.

С влажностью воздуха тесно связана терморегуляция. Влажный воздух затрудняет испарение, и при высокой температуре может произойти перегревание тела. С другой стороны, влажный воздух, обладая высокой теплопроводностью, при низкой температуре может вызвать переохлаждение тела. Высокая влажность воздуха вообще усиливает действие на животных крайних отклонений температуры. С влажностью окружающей среды связано существование растительности — основной кормовой базы животных. Многие животные выдерживают значительно больший диапазон колебаний влажности, нежели колебаний температуры (то есть являются эвригибрионтами). Например, заяц обыкновенный одинаково хорошо живет при колебаниях относительной влажности в пределах от 37 до 100 %.

Лучистая энергия солнца оказывает огромное и весьма многостороннее влияние на жизнь животных и растений. Видимый свет определяет активность, поведение и течение многих жизненных процессов у животных. В отличие от температуры и влажности свет не так быстро воздействует на жизненные процессы. Многие животные могут в течение длительного времени находиться в условиях полной темноты (растения

более чувствительны к свету). Однако у животных, лишенных света в течение многих месяцев, нарушается деятельность желез внутренней секреции, витаминный обмен, процесс размножения, при длительном воздействии нарушается и зрение, изменяется сетчатка глаза, пигментация покровов. Свет — один из наиболее изменчивых факторов во времени. Некоторые растения получают максимальное освещение в конце вегетационного сезона; например, сорняки — после уборки сельскохозяйственных культур, травянистые виды в лесах — осенью, после листопада.

Структура почвы имеет значение для почвенных организмов, у которых выработались разнообразные морфологические особенности для существования в мягких, мелкозернистых или каменистых субстратах. Для копытных, страусов необходим твердый грунт, от которого животные отталкиваются при беге. Для животных, живущих в норах, такая структура почвы неблагоприятна, т. к. затрудняет рытье. Ящерицы, обитающие на легких песчаных почвах, имеют увеличивающие опорную поверхность пальцев окаймления, помогающие при передвижении по песку. Песок же служит удобным субстратом для откладки яиц этих пресмыкающихся. Минеральный состав почвы (например, засоление) может лимитировать набор видов, формирующих растительные сообщества. Ежегодно из-за засоления на планете выпадает из оборота более 300 тыс. га орошаемых земель. Неблагоприятное влияние засоления почвы на развитие сельскохозяйственных культур связано не только с повышенным осмотическим давлением почвенного раствора, ухудшением водно-физических свойств почв и неблагоприятным солевым составом, но и с повышенной концентрацией соединений бора, которая может достигать токсичного для растений уровня — 0,3–1,0 мг/л. Наиболее чувствительны к бору почти все плодовые культуры.

Значение воды и влажности для живых организмов чрезвычайно велико. Важно как ее количество, так и состояние и в почве и в атмосфере. А для водных организмов — среда их жизни. Потребность в воде различна в различные периоды жизни, она разная у разных видов организмов, меняется в зависимости от

климата и почвы. Чем климат суше, тем больше воды требуется организму. Соленость воды определяет видовой состав обитателей тех или иных водоемов; у морских животных водный баланс уравновешен, изотоничен. Организмы, живущие в пресной воде, в морской воде теряют воду, т. е. являются гипотоничными. От процесса регулирования концентраций веществ в жидкостях тела, отработанного эволюцией, зависит распространение и численность гидробионтов в водоемах с различной соленостью. Среди населения совершенно отсутствуют иглокожие, головоногие моллюски, встречаются единичные представители губок и кишечнорастворимых. У водных животных повышенная кислотность нарушает работу ферментов или газообмен, кроме того, повышается концентрация тяжелых металлов, ухудшается кормовая база.

В целом абиотические факторы можно разделить на постоянные и периодические. Каждый фактор имеет свои пространственные и временные характеристики, которые в комплексе и являются условиями существования организмов.

Как приспособление к лимитирующим факторам в эволюции животных сформировались некоторые специфические формы поведения — такие, как водопойные миграции, перемещения, связанные с избеганием неблагоприятного воздействия факторов среды и др. Характер активности нередко «программируется» действием лимитирующих факторов: зимняя и летняя спячка (оцепенение), перерыв суточной активности в жаркие часы суток и т. п.

На базе приспособления к наиболее постоянно действующим лимитирующим факторам в эволюции ряда таксонов возникли экологические конвергенции и параллелизмы, когда в разных, в том числе и неродственных группах возникают однотипные морфологические или физиологические особенности. Так, приспособление к регулярному дефициту влаги в почве создало в эволюции группу растений-суккулентов, включающую представителей разных таксонов (таксон-любая систематическая категория — подвид, вид, род и т. д.); все они обладают разной морфологией и физиологией. Физиологические адаптации к дефициту кислорода вызвали к

жизни сходные адаптации в разных, далеко не родственных группах животных — например, однонаправленные изменения свойств гемоглобина в потребности к кислороду у ряда видов рыб, с одной стороны, и у высокогорных млекопитающих — с другой.

Подобного рода параллелизмы легко объяснимы задачей приспособления к одним и тем же лимитирующим факторам среды, определяющим саму возможность существования в данных условиях. Адаптивные механизмы полностью запрограммированы физико-химической природой данного фактора.

В эволюции крупных таксонов адаптация к лимитирующим факторам определяла наиболее фундаментальные перестройки морфологии и физиологии. Так, выход позвоночных на сушу был невозможен без преодоления двух принципиальных лимитирующих факторов: малой плотности среды и низкой ее влажности. В водной среде, плотность которой сопоставима с плотностью тела животных, организмы оказались «парящими» в воде, и локомоторная система функционировала лишь для придания телу поступательного движения. В воздушной среде такой принцип локомоции оказался непригодным: благодаря малой плотности воздуха наземные животные прижаты к субстрату массой собственного тела. Эволюционно эта задача решалась путем формирования конечностей рычажного типа, способных одновременно обеспечить функцию опоры на субстрат и функцию поступательного движения. «Четвероногие», т. е. наземные позвоночные, таким образом, возникли как результат приспособления к малой плотности среды.

Низкая влажность воздушной среды лимитировала функционирование водного типа дыхательной системы, поскольку создавала постоянную угрозу высыхания поверхности дыхательного эпителия. Приспособление к дыханию в новой среде — появление легких; у легочно-дышащих животных дыхательная поверхность не соприкасается с воздушной средой, связана с ней узкими воздухоносными путями и снабжена системой желез, увлажняющих как поверхность дыхательного эпителия, так и подводимый к нему воздух. Одновременно шли эволюционные перестройки строе-

ния покровов, направленные на снижение потерь влаги через поверхность тела.

Характерно, что аналогичные по принципу, хотя и основанные на иных морфологических особенностях, приспособления формировались и у ряда таксонов беспозвоночных животных при освоении воздушной среды обитания. Особенно это выражено у членистоногих.

Ценность концепции лимитирующих факторов состоит в том, что она дает экологу отправную точку при исследовании сложных ситуаций. Изучая конкретную ситуацию, эколог может выделить слабые звенья и сфокусировать внимание на тех условиях среды, которые с большей вероятностью могут оказаться критическими или лимитирующими. Например, содержание кислорода в наземных местообитаниях настолько велико и он столь доступен для наземных организмов, что редко служит лимитирующим фактором, за исключением паразитов, обитателей почв или больших высот. В воде кислорода сравнительно мало, его содержание там нередко значительно варьирует, и вследствие этого для водных организмов, в первую очередь животных, он часто служит важным лимитирующим фактором.

#### ■ 6.4. Экологическая пластичность организмов

Каждый экологический фактор характеризуется определенными количественными показателями, например силой и диапазоном действия.

Интенсивность экологического фактора, наиболее благоприятная для жизнедеятельности организма, называется оптимумом, а дающая наихудший эффект — пессимумом, т. е. условия, при которых жизнедеятельность организма максимально угнетается, но он еще может существовать. Способность организмов выносить отклонения экологических факторов от оптимальных для себя называют диапазоном устойчивости (выносливости), или толерантностью. Максимальная и минимальная точки, пригодные для жизни, — это предел устойчивости.



В рамках диапазона устойчивости располагаются зоны угнетения, или стресс зоны (рис. 14). По мере удаления от оптимума вниз и вверх по шкале не только усиливается стресс, но в конечном итоге по достижении пределов устойчивости организма происходит его гибель.

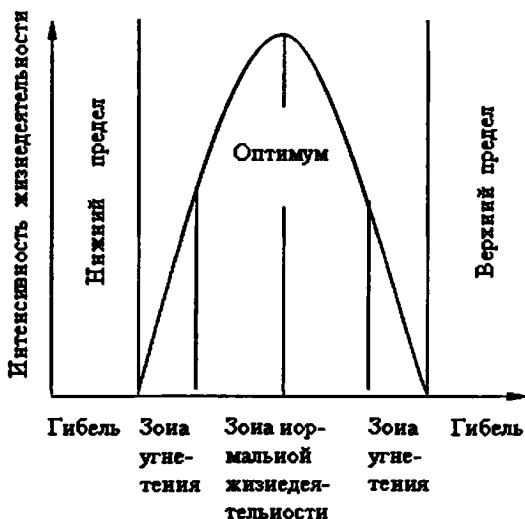


Рис. 14. Пределы выносливости

Свойство видов адаптироваться к тому или иному диапазону факторов среды обозначается понятием «экологическая пластичность» (экологическая валентность) вида.

Чем шире диапазоны колебаний экологического фактора, в пределах которого данный вид может существовать, тем больше его экологическая пластичность.

Виды, способные существовать при небольших отклонениях фактора от оптимальной величины, называются узкоспециализированными, а выдерживающие значительные изменения фактора — широкоприспособленными.

Отношение организмов к колебаниям того или иного определенного фактора выражается прибавлением приставки эври- или стено- к названию фактора.

Экологически выносливые виды называются эврибионтными (eutos — широкий), маловыносливые — стенобионтными (stenos — узкий). Эврибионтность, как правило, способствует широкому распространению видов. Например, многие простейшие грибы являются космополитами и распространены повсеместно. Стенобионтность обычно ограничивает ареалы. Например, по отношению к температуре различают эври- и стено-термные организмы, к концентрации солей — эври-, стеногалинные, к свету — эври- и стенофотные и др. По отношению ко всем факторам среды эврибионтные организмы встречаются редко. Чаще всего эври- или стенобионтность проявляется по отношению к одному фактору.

Виды, длительное время развивающиеся в относительно стабильных условиях, утрачивают экологическую пластичность и вырабатывают черты стенобионтности, тогда как виды, существовавшие при значительных колебаниях факторов среды, приобретают повышенную экологическую пластичность и становятся эврибионтными (рис. 15).



Рис. 15. Экологическая пластичность видов

## 6.5. Совместное действие экологических факторов

Все факторы в природе воздействуют на организм одновременно. Причем не в виде простой суммы, а как сложное взаимодействующее соотношение. Такая совокупность факторов называется их констелляцией. По-

этому оптимум и границы выносливости организма по отношению к какому-то одному фактору зависят от других воздействий. Например, при оптимальной температуре возрастает выносливость к неблагоприятной влажности, недостатку питания. С другой стороны, обилие пищи увеличивает устойчивость организма к изменениям нескольких климатических факторов. При комплексном воздействии среды можно видеть часто «эффект замещения», который проявляется в сходстве результатов воздействия разных факторов. Так, свет не может быть заменен избытком тепла или обилием углекислого газа, но, действуя изменениями температуры, можно приостановить фотосинтез растений или активность животных и тем самым создать эффект паузы, как при коротком дне, а удлив активный период, создать эффект длинного дня. И в то же время это не замещение одного фактора другим, а появление количественных показателей экологических факторов. Это явление широко используется в практике растениеводства и зоотехнии. Однако так называемая «компенсация» факторов ограничена, и ни один из них не может быть полностью заменен другим. Вот почему при изменении того или иного условия жизнедеятельность организма лимитируется тем фактором, который сильнее отклоняется от оптимальной величины. Если в количественном выражении хотя бы один из факторов выходит за пределы выносливости вида, то существование последнего становится невозможным, как бы ни были благоприятны остальные условия.

В комплексном действии среды факторы по своему воздействию неравноценны для организмов. Их можно подразделить на ведущие (главные) и фоновые (сопутствующие, второстепенные). В роли ведущего фактора на разных этапах жизни организмов могут выступать то одни, то другие элементы среды. Например, в жизни культурных растений, таких как злаки, в период прорастания ведущим фактором является температура, в период колошения и цветения — почвенная влага, в период созревания — количество питательных веществ и влажность воздуха.

Если внешние условия в течение достаточно длительного времени сохраняются более или менее посто-

янными (сохраняют определенный режим колебаний вокруг какого-то среднего уровня), то в организме функции (жизнедеятельность) стабилизируются на уровне, адаптивном по отношению к этому среднему (типичному) состоянию среды. Именно такая стабилизация «настройки» организма отражается в положении зоны оптимума на шкале количественных изменений факторов. Так, различия в климате определяют географические отличия в «настройке» функциональных систем организмов, т. е. разный уровень стабилизации адаптивных систем. Закономерная смена средних условий во времени или пространстве влечет за собой переход на другой уровень стабилизации (сезонные температурные адаптации, смена типов осморегуляции при миграциях рыб и т. п.).

Но полной идентичности условий, их абсолютной повторяемости в природе не бывает. В этом случае отклонениям конкретных условий от среднего статистического уровня будут соответствовать функциональные адаптации, лабильно отвечающие на эти отклонения и направленные на обеспечение максимальной эффективности функционирования организма в пределах данного стабильного состояния. Способность к функциональным адаптациям тем выше, чем более лабилен данный фактор в естественных условиях обитания вида. Это обстоятельство отражается на величине свойственного виду диапазона переносимых изменений фактора, т. е. на его экологической валентности.

Устойчивость организменной системы, ее относительная самостоятельность («индивидуальность») зависят от того, насколько структура и физиологические свойства организма сохраняют свои главные особенности на фоне меняющихся внешних условий. Именно в этом заключается принцип гомеостаза на уровне организма. Поэтому правильно считать, что гомеостаз — это состояние динамического равновесия организма со средой, при котором организм сохраняет свои свойства и способность к осуществлению жизненных функций на фоне меняющихся внешних условий. Это состояние достигается в результате функционирования двух генеральных адаптивных систем, действующих на основе различных принципов.

По принципиальному экологическому значению адаптивные механизмы можно разделить на 2 группы:

1. Механизмы, обеспечивающие адаптивный характер общего уровня стабилизации отдельных функциональных систем и организма в целом по отношению к наиболее генерализованным и устойчивым параметрам среды обитания.
2. Лабильные реакции, поддерживающие относительное постоянство общего уровня стабилизации путем включения адаптивных функциональных реакций при отклонении конкретных условий среды от средних характеристик.

Эти две системы, два уровня адаптации действуют совместно, и их взаимодействие обеспечивает точную «подгонку» функций организма к конкретному состоянию средовых факторов, а в конечном итоге — устойчивое его существование в условиях сложной и динамичной среды.

Два вида с идентичными экологическими потребностями бывают разобщены в пространстве и/или во времени (живут в разных биотопах, ярусах леса, одни ведут ночной или сумеречный образ жизни); при жесткой ограниченности возможностей пространственно-временного разобщения один из видов вырабатывает новую экологическую нишу или исчезает. На основании этого в 1926 г. В. Вольтером был сформулирован и в 1931 — 1935 гг. экспериментально доказан советским ученым Г.Ф. Гаузе принцип конкурентного исключения — два вида не могут существовать в одной и той же местности, если их экологические потребности идентичны.

## **6.6. Взаимоотношения организмов со средой**

Взаимоотношения организма и среды — влияние окружающей организм абиотической и биотической сред, в том числе особей того же вида, на организм и обратное воздействие организма на среду его обитания. В контактах с другими организмами и их сообществами различают пассивные косвенные взаимоотношения через изменение среды (например, аллелопатия — влияние совместно проживающих видов друг на друга посредством

выделения продуктов жизнедеятельности) и активные прямые взаимовлияния (хищничество, паразитизм и др.).

В связи с тем что виды и слагающие их популяции избирательно относятся к факторам среды, они заселяют строго определенные станции с соответствующими экологическими условиями. Под станцией понимают участок территории, занятый популяцией вида и характеризующийся определенными экологическими условиями.

Свойство видов избирательно заселять те или иные станции обозначается как принцип стациальной верности.

О сложности взаимоотношений организмов со средой свидетельствуют правила смены местообитаний и ярусов.

Принцип стациальной верности применим лишь в условиях ограниченного пространства и времени. Закономерное изменение видами своих местообитаний в широком диапазоне пространства и времени является правилом смены местообитаний. Это правило было установлено и сформулировано Г.Я. Бей-Биенко (1966).

В свою очередь М.С. Гиляров вывел правило смены ярусов, показав, что в разных зонах одни и те же виды занимают неодинаковые ярусы. Это характерно для трансзональных видов, т. е. для видов, широко распространенных и встречающихся во многих природных зонах.

В пространстве правило смены местообитаний выражается в зональной и вертикальной смене ярусов, а во времени — сезонной и годичной смене станций.

Зональная смена станций — это закономерно направленное изменение местообитаний при переходе вида из одной природной зоны в другую. Обычно при продвижении на север виды избирают сухие, хорошо прогреваемые солнцем открытые станции с разреженным растительным покровом. Распространяясь к югу, эти же виды заселяют более увлажненные и тенистые места с густой растительностью. На влажных лугах муравьи-лазии (*Lasius niger*, *L. flavus*) проявляют себя как гигрофобы и поселяются на кочках. В более сухих ареалах, в степи, эти же муравьи выступают как гигрофилы и выбирают более увлажненные станции.

Вертикальная смена станций аналогична зональной, но она характерна для горных условий. Например,

серый кузнечик (*Dectikus vegucivogus*) в лесах Кавказа гигрофитный (с условиями избыточной влажности) и мезофитный с условиями более или менее достаточного, но не избыточного увлажнения), а в альпийском поясе становится ксерофилом (организмы, приспособленные к жизни в условиях дефицита влажности).

Зональная смена ярусов заключается в том, что многие виды при продвижении на север перемещаются из более высокого растительного яруса в более низкий, а некоторые в сравнительно сухих зонах из наземных становятся почвенными обитателями. Так, личинки жука-олени (*Lukanus cervus*) в лесной зоне развиваются в гниющих стволах и пнях, а в степной — в гнилых корнях на глубине 100 см.

Сезонная смена стадий происходит при колебаниях микроклимата в течение одного сезона. Наиболее четко это выражено в сухом и жарком климате и проявляется в переселении степных и пустынных видов в период засухи на посевы культурных растений, на луга, под полог леса, где сохраняются сравнительно высокая влажность и зеленый растительный покров. Такие миграции характерны для многих насекомых и грызунов.

Годичная смена стадий наблюдается при отклонениях погодных условий от средней годовой нормы. Например, перелетная саранча в Южном Казахстане в сухие годы концентрируется на западинах с более влажной почвой и густым травяным покровом, а во влажные заселяет возвышенные места.

Между крайними показателями избирательности вида к местообитаниям существует много переходов. Азиатская саранча (*Locusta migratoria*), например, живет только на болотистых стадиях, а итальянская саранча (*Caliptamus italicus*) более пластична и занимает целинные степные участки, залежные земли, пастбища.

Смена местообитаний позволяет видам сохранять свой экологический стандарт в постоянно меняющихся условиях.

Принцип стадияльной верности и его противоположности — правила смены местообитаний и ярусов — свидетельствуют о сложности взаимоотношений организмов со средой.

**■ 7.1. Понятие о популяциях и их место в иерархии биологических систем**

---

Термин «популяция» был впервые введен в 1903 г. датским ученым Йогансенем для обозначения «естественной смеси особей одного и того же вида, неоднородной в генетическом отношении». В дальнейшем этот термин приобрел экологическое значение и им стали обозначать группу особей одного вида, занимающую определенную территорию и способную обмениваться между собой генетической информацией.

Популяция как биологическая единица имеет черты принципиального сходства с организмом — обладает определенной структурой и функцией. Структура популяции характеризуется составляющими ее особями и их распределением в пространстве. Функции популяции тождественны функциям других биологических систем. Популяциям свойственен рост, развитие, способность поддерживать существование в постоянно меняющихся условиях. Они обладают конкретными генетическими и экологическими характеристиками. Однако по сравнению с организмом популяция отличается меньшей интегрированностью ее элементов — особей и их группировок, а в связи с этим высокой динамичностью: широким диапазоном изменений внутренней структуры и внешних форм связи с сезонными сменами условий существования в течение популяци-



онных циклов. В отличие от организма популяции не имеют линейных границ.

Широкое распространение в экологии получила концепция иерархии популяций в зависимости от размеров занимаемой ими территории. Различают элементарную, экологическую и географическую популяции.

*Элементарная* (локальная) популяция — это совокупность особей вида, занимающих какой-то небольшой участок однородной площади. Количество элементарных популяций, на которые распадется вид, зависит от разнообразия условий в экосистеме: чем они однообразнее, тем меньше элементарных популяций, и наоборот.

Нередко смешение особей элементарных популяций, происходящее в природе, стирает границы между ними.

*Экологическая* популяция формируется как совокупность элементарных популяций. В основном это внутривидовые группировки, приуроченные к конкретным экосистемам. Например, белка (*Sciurus vulgaris*) заселяет различные типы леса. Поэтому могут быть четко выделены «сосновые», «елово-пихтовые» и другие ее экологические популяции. Они слабо изолированы друг от друга, и обмен генетической информацией между ними происходит довольно часто, но реже, чем между элементарными популяциями.

*Географические* популяции слагаются из экологических и охватывают группу особей, заселяющих территорию с географически однородными условиями существования. Географические популяции довольно основательно разграничены и относительно изолированы. Они различаются плодовитостью, размерами особей, рядом экологических, физиологических, поведенческих и других особенностей. Примером могут служить степная и тундровая популяции узкочерепной полевки (*Mikrotus gregalis*).

Иерархическое соподчинение популяций не исключает их известной самостоятельности. Она возрастает в популяциях более высоких рангов.

«Двойственная» природа популяционных систем заключается в биологической противоречивости их функций. Популяции состоят из организмов, макси-

мально сходных по своим биологическим свойствам и требованиям к среде. В результате этого возникают острые конкурентные отношения между особями в популяции. Адаптации к снижению уровня конкуренции действуют в направлении дифференциации, разобщения особей в составе популяции. Но как целостная система популяция может эффективно функционировать только в условиях устойчивых контактов и взаимодействия особей, что связано с задачей их сближения, интегрированности в составе популяции. Разрешение этих противоречий — основа структурированности популяционных систем, поскольку поддержание оптимального соотношения между внутрипопуляционными процессами дифференциации и интеграции идет на основе пространственной и функциональной неоднородности распределения и взаимосвязей особей в составе целостной популяции.

На основе пространственной и функциональной структурированности в популяциях развиваются такие формы индивидуальных и групповых взаимоотношений особей, которые имеют адаптивный характер при изменении внешних и внутренних условий. Эти специфические формы взаимоотношений выступают в качестве механизма авторегуляции на популяционном уровне и определяют собой устойчивость популяции как системы.

Целостность популяции и ее изолированность обеспечивается биологической структурой, возникающей в ходе взаимодействия разнородных особей. Эта разнородность обусловлена наследственными и приобретенными индивидуальными различиями и выражается в образовании разных группировок.

Таким образом, основными чертами, свойственными популяции, как любой биологической системы, являются: структурированность, интегрированность составных частей (целостность), авторегуляция и способность к адаптивным реакциям.

Физиология отдельных особей в составе популяции как бы решает двойную задачу: с одной стороны, физиологические процессы обеспечивают жизнь и проявление различных форм деятельности самой особи, а с другой — поддержание функционирования всей популяции.

Важная роль в определении популяции принадлежит критерию времени. Длительность изолированного существования больше у групп особей, занимающих значительные пространства, и невелика у мелких группировок во временно-природных местах обитания. По этому признаку можно различать устойчивые и неустойчивые, временные и постоянные популяции. Подобное разнообразие имеет адаптивный характер и служит приспособлением к использованию разнородных биотопов при разных состояниях численности.

## 7.2. Взаимоотношения в популяциях, межпопуляционные связи

Многообразное население популяции постоянно взаимодействует между собой. Удовлетворение потребностей в питании, распределение кормовых угодий, выбор места для постройки гнезда, спаривание, выращивание потомства, охрана занимаемой территории, расселение и т. д. осуществляются при постоянном взаимодействии особей, входящих в каждую популяцию, которая и обеспечивает ее существование. Эти связи складывались по мере образования и развития вида как целостной системы. Поэтому все особи, входящие в популяцию, обладают общностью происхождения и многочисленными специфическими особенностями к совместной жизни. Эти приспособления были названы С.А. Северцовым (1951) конгруэнциями.

Данные приспособления могут носить характер индивидуальных и групповых контактов. Они по-разному осуществляются на разных стадиях развития организмов и могут меняться в течение жизни особи, в разные сезоны года, а также в связи с изменениями условий жизни.

Взаимодействие особей, входящих в популяцию, может осуществляться при помощи следующих форм связей:

1. **Внутривидовая конкуренция** — любые антагонистические отношения между особями одного вида, определяемые стремлением лучше и скорее достигнуть какой-то цели. Конкуренция возникает за простран-

ство, пищу, свет, убежище, самку и т. д., является одним из проявлений борьбы за существование. Внутривидовая конкуренция увеличивается с ростом как плотности популяции, так и степени специализации вида. Конкурентную борьбу между животными одного вида удобно представить либо как схватку (непосредственная физическая борьба), либо как соревнование (проявление лучшей приспособляемости к внешним условиям, использование более универсальных источников питания и т. д.).

**2. Внутривидовой паразитизм.** Он может быть в виде эктопаразитизма и эндопаразитизма. Наружный паразитизм особенно четко выражен у глубоководной рыбы-удильщика. В качестве приспособления для обеспечения оплодотворения икры самка постоянно носит на себе самца. Карликовый самец (размер 1,5—2 см, самки — 9—10 см) еще в стадии молодки прикрепляется к самке, у одних видов — к особому отростку на жаберной крышке, у других — к брюшку или ко лбу.

Внутривидовой внутренний паразитизм наблюдается, например, у бонеллии, самец которой является внутренним паразитом самки, поселяясь у нее на каналах нефридиев, по которым проходят выводимые наружу яйца. Еще на стадии личинок самец попадает в рот, а затем в пищевод и позднее через ткани достигает нефридиев, где и остается жить.

Тот и другой случаи внутривидового паразитизма возникли в условиях бедности кормов, при низкой плотности популяции как приспособление к восстановлению потомства, где встреча самцов и самок происходит довольно редко.

**3. Агрессия** — это форма связей, характеризующаяся истреблением особей своего вида. В одних случаях агрессия при истреблении одних особей другими способствует поддержанию численности популяции и обеспечивает высокую жизненность сохранившихся особей. В других случаях агрессия представлена каннибализмом, или пожиранием особей своего вида.

**4. Территориальные связи.** Первая ступень развития территориальности — индивидуальное пространство, окружающее особь. Оно хорошо выражено у ласочек, усевшихся на телефонный провод, или у сквор-

цов в летящей стае. Особь защищает пространство от вторжения и открывает для другой особи только после церемоний ухаживания перед спариванием. Вторая ступень — обороняемое место для жизни, отдыха или сна в середине необороняемой зоны активности (у многих хищников охотничьего участка). Третья ступень — участки, из которых другие особи изгоняются.

Межпопуляционные связи — одна из важнейших причин, затрудняющих четкое пространственное разграничение популяций. Популяции любых рангов, за немногим исключением, связаны более или менее широкими переходными полосами, создающими непрерывность поселений. Нередко наблюдаемые разрывы представляют собой временные явления, либо легко преодолеваются при расселении.

Межпопуляционные связи, сопровождающиеся обменом веществ, энергией и информацией, одновременно обеспечивают и интегрированность адаптивных приобретений отдельных популяций, служа механизмом их «соревнования», ведущего к существенной перестройке организации, могущей завершиться видообразованием — становлением новой жизненной формы с ее иной экологической нишей.

В основе межпопуляционного взаимодействия, нарушающего изолирующие популяцию механизмы, лежит единственный процесс — обмен особями. Потенциально он может происходить непрерывно. Ежегодно он может происходить на время так называемого расселения (дисперсии) молодняка: разнос спор, семян и цист у растений, кочевки молодняка на разных фазах развития. Межпопуляционная изоляция нарушается во время сезонных миграций, широко распространенных среди водных и наземных животных.

Перемешиванию популяций даже при тесном их соседстве препятствует известный «инстинкт дома» и сохраняющаяся замкнутость внутрипопуляционных группировок, препятствующая проникновению чужаков, отличающаяся стереотипом поведения и особенностями сигнализации («популяционными диалектами»). Это ограничивает, но не исключает межпопуляционную гибридизацию.

Межпопуляционный обмен закономерно увеличивается с ухудшением условий существования, поэтому он относительно велик у обитателей высоких широт и пустынь. В частности, размеры участков обитания особей, как правило, выше в популяциях на периферии ареала по сравнению с занимающими центральное положение.

Если поддержание сложной системы внутривидовых группировок на популяционном уровне и управление их динамикой обеспечиваются с помощью комплексной системы связей, осуществляемой по оптическому, акустическому, химическому и электрическому (электромагнитному) каналам, то межвидовые взаимоотношения могут быть безразличными, вредными или полезными для партнеров. При *нейтрализме* оба вида живут на одной территории, не вступая в отношения друг с другом, например дятлы неподалеку от дроздов в буковом лесу. Может существовать конкуренция за одинаковую пищу или жизненное пространство, например между двумя видами воробьиных — славкой и соловьем.

*Мутуализм* приносит выгоду обоим партнерам — при симбиозе (совместная жизнь, сожительство) жизненно важную, при *протокооперации* (взаимодействие популяций, полезное обоим объединяющимся видам, но не обязательное для них) — не очень значительную. Так, жвачные и микроорганизмы их рубца не могут существовать друг без друга, а гидра, напротив, может жить без водоросли хлореллы, как и та без нее.

Нередко польза и вред бывают односторонними. Для льва безразлично, поедает ли грифы и шакалы остатки его пищи (*комменсализм*). Комменсализм возникает при таких отношениях между видами, когда один (хозяин) положительно воздействует на второй (комменсал), хотя последний никак не влияет на «хозяина».

При *аменсализме* происходит подавление одной популяции другой, не испытывающей обратного влияния подавляемой.

Любое взаимно отрицательное отношение между видами порождает явление *конкуренции*. Конкуренция — это взаимодействие двух организмов, стремящихся получить один и тот же ресурс. Она может

проявляться в различной форме: соперничество за тот или иной ресурс, ингибирование (антагонизм) и непосредственная борьба (агрессия).

В естественных условиях интенсивность межвидовой конкуренции определяется степенью перекрытия экологических ниш конкурирующих организмов. Понятие «ниша» определяется либо как основная функция данного вида в трофической цепи сообщества, либо как часть среды обитания данного вида. Фундаментальная ниша — это совокупность оптимальных условий среды, при которых данный вид может существовать и воспроизводить себе подобных без конкуренции со стороны других видов. Это гипотетическая, воображаемая ниша. Реализованная ниша (которая всегда меньше фундаментальной) — это фактический диапазон условий существования организма, в котором учтены различные ограничивающие факторы, в том числе и конкуренция.

В естественных условиях конкурентное исключение наблюдается редко, кроме тех случаев, когда новые виды попадают в данную среду обитания.

В большинстве сообществ характер взаимодействия путем конкурентного соревнования складывается в течение всего эволюционного периода, и в результате виды с экологически близкими нишами, как правило, занимают удаленные друг от друга области. Когда же такие виды располагаются территориально близко, то пищевые ресурсы распределяются среди них таким образом, что конкуренция сводится к минимуму.

При хищничестве одни животные питаются другими (с поимкой их и умерщвлением). Взаимодействие хищник — жертва происходит по следующему принципу: в среде, не имеющей укрытий для размножения, хищник рано или поздно уничтожает популяцию жертвы и после этого вымирает сам. В естественных условиях возникает следующая временная и причинно-следственная цепь: размножение жертвы → размножение хищника → резкое сокращение численности жертвы → падение численности хищника → размножение жертвы и т. д.

Принято считать, что хищники регулируют численность популяции жертв, а число жертв, в свою очередь,

лимитирует популяцию хищников. Фактически же в естественных условиях этого не наблюдается, поскольку другие факторы, такие как конкуренция, болезни и климатические условия, влияют на численность популяции жертв. Детальное изучение классического взаимодействия хищник — жертва (колебания численности популяций белоногого зайца и рыси) показало, что хищник не может существенно влиять на численность популяции жертвы.

Двумя важными факторами, определяющими характеристики взаимодействия хищник — жертва, являются численная и функциональная реакции популяции хищника. Численная реакция — это изменение плотности хищников путем воспроизводства или иммиграции, а функциональная — зависимость скорости уничтожения жертв от плотности популяции.

Численная и функциональная реакции в совокупности определяют способность хищника реагировать на увеличение плотности популяции жертв. Если плодовитость и время размножения хищника и жертвы существенно различны, как у беспозвоночных с г-отбором и позвоночных хищников с К-отбором, то хищничество не может оказывать значительного влияния на плотность популяции жертвы.

В. Вольтерра (1931), изучая отношения хищник — жертва, вывел следующие законы:

1. Закон периодического цикла — процесс уничтожения жертвы хищником нередко приводит к периодическим колебаниям численности популяции обоих видов, зависящим только от скорости роста популяций хищника и жертвы и от исходного соотношения их численности. Каковы бы ни были причины, обуславливающие наблюдаемую зависимость, очевидно, что численность жертвы контролирует численность хищников, а не наоборот. Вместе с тем хищники, значительно меньшие по размерам, чем их жертвы (ученые называют таких хищников паразитами), способны регулировать численность жертвы.

2. Закон сохранения средних величин — средняя численность популяции для каждого вида постоянна, независимо от начального уровня, при условии, что специфические скорости увеличения численности



популяций, а также эффективность хищничества постоянны.

3. Закон нарушения средних величин — при сокращении популяций обоих видов пропорционально их численности средняя численность популяции жертвы растет, а популяция хищников падает.

Защита от врагов может быть активной, например, укусы, уколы, удары, включая электрические (у скатов и других рыб), выбрызгивание секретов и т. д., использование укрытий, а гораздо чаще пассивной, к которой относятся маскирующая (миметическая) внешность, предостерегающая внешность.

При *паразитизме* одни организмы живут за счет тканей и соков других, т. е. хозяев. Паразитизм представляет собой форму антагонистических межвидовых отношений.

Г.Ф. Гаузе сформулировал принцип исключения, согласно которому межвидовая конкуренция наблюдается между родственными видами, обитающими в сходных средах, что при ограниченных ресурсах питания и при отсутствии возможности эмиграции обычно приводит к полному вымиранию одного из видов. В связи с этим принципом любые два вида с идентичными экологическими потребностями бывают разобщены в пространстве или во времени (живут в разных биотопах, ярусах леса; одни ведут ночной или сумеречный, другие — дневной образ жизни). При жесткой ограниченности возможностей пространственно-временного разобщения один из видов вырабатывает новую экологическую нишу или исчезает (теорема Гаузе). Однако тут чаще действует принцип сукцессионного замещения, согласно которому биотические сообщества формируют закономерный ряд экосистем (биогеоценозов), ведущий к наиболее устойчивой в данных условиях природной системе.

### 7.3. Регуляция численности и плотности популяции

Численность популяции — это общее количество особей на данной территории или в данном объеме.

Плотность популяции определяется количеством особей или биомассой на единицу площади либо объ-

ема. Различают среднюю плотность, т. е. численность или биомассу на единицу всего пространства, и удельную, или экологическую плотность — численность или биомассу на единицу обитаемого пространства, доступной площади и объема, которые фактически могут быть заняты популяцией. Плотность популяции отличается изменчивостью и зависит от ее численности. При возрастании численности не наблюдается увеличения плотности лишь в том случае, когда возможно расширение ее ареала. Особи, составляющие популяции, имеют различные типы пространственного распределения, выражающие их реакции на абиотические и биотические факторы.

Популяция постоянно изменяется во времени и в пространстве. Ее плотность зависит от скоростей эмиграции и иммиграции, а также от уровня рождаемости и смертности.

Численность никогда не бывает постоянной и зависит от соотношения интенсивности размножения (плодовитости) и смертности. В процессе размножения происходит рост популяции, смертность же приводит к сокращению ее численности.

Средняя величина плодовитости каждого вида определилась исторически как приспособление, обеспечивающее пополнение убыли популяций. Поэтому у менее приспособленных к неблагоприятным условиям видов высокая смертность в молодом возрасте компенсируется значительной плодовитостью. Например, среди насекомых самая высокая плодовитость у растительноядных форм, а наиболее низкая — у паразитов и хищников.

Рождаемость — это способность популяции к увеличению численности. Характеризует частоту появления новых особей в популяции. Различают рождаемость абсолютную и удельную. Абсолютная (общая) рождаемость — число новых особей, появившихся за единицу времени. Удельная рождаемость выражается в числе особей на особь в единицу времени.

Смертность популяции — это количество особей, погибших за определенный период. Она, как и плодовитость, изменяется в зависимости от условий среды, возраста и состояния популяции и выражается в про-

центах к начальной или чаще средней ее величине. Различают три типа смертности. К первому относится смертность, одинаковая во всех возрастах. Она выражается экспоненциальной кривой (убывающей геометрической прогрессией). Такая смертность встречается очень редко и только у популяций, постоянно находящихся в оптимальных условиях.

Второй тип смертности отличается повышенной гибелью особей на ранних стадиях развития и свойствен большинству растений и животных. Максимальная гибель многих растений происходит в стадии прорастания семян и всходов, а животных — в личиночной фазе или в молодом возрасте. У многих рыб до взрослой фазы доживает 1 — 2 % от числа выметанной икры, у насекомых — 0,3 — 0,5 % от отложенных яиц.

Третий тип смертности характеризуется повышенной гибелью взрослых, главным образом старых особей. Наблюдается он у насекомых, личинки которых обитают в почве, воде, древесине или других местах с благоприятными условиями, а также у проходных рыб, которые нерестуют один раз в жизни.

При сбалансированной интенсивности рождаемости и смертности формируется стабильная популяция. В такой популяции смертность компенсируется приростом и численность ее, а также ареал удерживаются на одном уровне.

Превышение рождаемости над смертностью приводит к росту численности популяции вплоть до такой степени, что может наступить вспышка массового размножения. Это особенно характерно для мелких животных. Подобные популяции будут растущими. Увеличение численности популяции характерно для колорадского жука, быстро расселившегося из Франции до Украины, Белоруссии и даже до Смоленской и Псковской областей. Растущие популяции известны и для растений. Таковы аистник (*Erodium*) и горчица (*Brassica*), завезенные в Калифорнию, а также элодея, появившаяся в 1836 г. в Ирландии и уже в 1885 г. прораставшая в бассейн Оки.

Однако при чрезмерном развитии популяции ухудшаются условия ее существования, что связано с переуплотнением. Это приводит к резкому возрастанию

смертности, и в результате численность популяции начинает сокращаться. Когда смертность превышает рождаемость, популяция становится сокращающейся.

Если отвлечься от лимитирующего влияния комплекса факторов внешней среды, рост численности популяции можно представить как постоянно идущий процесс, масштабы которого зависят от свойственной данному виду скорости размножения. Последняя определяется как удельный прирост численности на единицу времени

$$r = \frac{dN}{Ndt},$$

где  $r$  — «мгновенная» (за короткий промежуток времени) удельная скорость роста популяции;  $d$  — удельная смертность (выражается отношением абсолютной смертности к численности популяции);  $N$  — ее численность;  $t$  — временной промежуток, в течение которого учитывалось изменение численности.

При таких условиях неограниченного роста изменение численности популяции во времени выражается экспоненциальной кривой (рис. 16).

Эта кривая описывается уравнением

$$N_t = N_0 e^{rt},$$

где  $N_t$  — численность популяции в момент времени  $t$ ;  $N_0$  — численность популяции в начальный момент  $t_0$ ;  $e$  — основание натуральных логарифмов (2,7182);  $r$  — показатель темпов размножения.

Математические формулы экспоненциального роста приведены А. Лоткой в 1920-х гг., но были известны задолго до этого. Способность популяции расти по экспоненциальной кривой явилась одной из основных предпосылок естественного отбора. В настоящее время уравнения, описывающие экспоненциальный рост, используются в экологии прежде всего для выяснения потенциальных возможностей популяций к росту.

Естественный рост популяции никогда не реализуется в форме экспоненциальной модели; в крайнем случае следует ей в течение относительно короткого отрезка времени. Объясняется это тем, что не только в природных, но и в оптимальных экстремальных усло-

виях рост численности ограничен комплексом факторов внешней среды и реально складывается как результат соотношения меняющихся значений рождаемости и смертности. В таких условиях коэффициент  $r$  не остается постоянным, а изменяется в зависимости от численности популяции (плотности населения).

Экспоненциальный рост характерен для природных популяций, занимающих новые местообитания, где они не имеют конкурентов. Однако такой рост не может длиться бесконечно, иначе вся Земля с течением времени была бы заселена особями одного этого вида. Таким образом, экспоненциальным называется рост численности популяции в условиях, при которых смертность организмов до достижения ими половозрелого состояния незначительна.

О том, что рост популяции по экспоненциальному закону продолжается очень короткое время и по мере увеличения численности скорость роста ее снижается, понял Мальтус на рубеже XVIII и XIX вв. По мнению Мальтуса, численность популяции растет до тех пор, пока не будут исчерпаны все имеющиеся ресурсы, затем рост ограничивается катастрофами, такими как голод, массовые болезни. Кривая роста, соответствующая этому периоду, резко идет вниз и переходит в серию флуктуаций (колебаний). Изменения численности популяций, отвечающие этой модели, характеризуются спонтанным резким подъемом и последующим спадом. Такой тип роста популяции, для которого характерны резкие изменения численности, называется взрывным, или мальтузианским (рис. 17).

Мальтузианская модель имеет место в тех случаях, когда стремительный рост популяции прерывается голодом, эпидемиями, катастрофами.

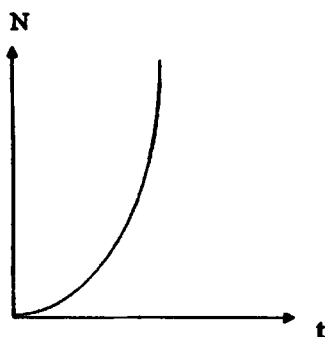


Рис. 16. Экспоненциальная кривая изменения численности популяции во времени при неограниченном росте

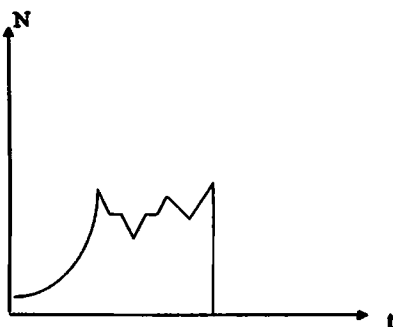


Рис. 17. Мальтузианская кривая роста популяции

Однако не все популяции следуют мальтузианской модели роста; часто размеры популяции увеличиваются сначала экспоненциально, а затем следует период стабилизации численности на уровне, соответствующем поддерживающей емкости среды. Такой тип роста, типичный для организмов с простым жизненным циклом, называется логистическим (рис. 18).

Эта кривая описывается уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = r_{\max} N \frac{K-N}{K}.$$

Здесь  $r_{\max}$  также означает удельную скорость роста, но в условиях исходной максимальной численности; по мере ее увеличения значение  $r$  падает.  $N$  означает численность, а  $K$  — ее предельную в данных условиях величину, характеризующую экологическую «емкость угодий». В соответствии с логистической моделью

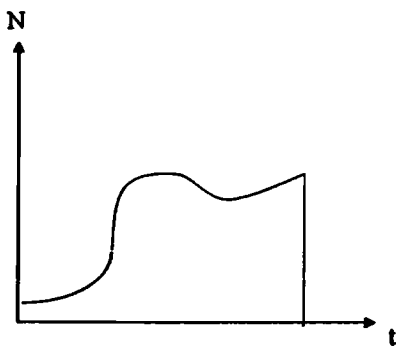


Рис. 18. Рост численности организмов с простым жизненным циклом

рост популяции некоторое время идет замедленно, затем кривая численно круто возрастает и, наконец, выходит на плато, определяемое емкостью угодий. Этот конечный уровень отражает уравновешенность процессов рождаемости и смертности в соответствии с наличными пищевыми ресурсами.

Рост численности организмов с более сложным жизненным

циклом невозможно описать ни одной теоретической кривой роста; лишь отдельные участки кривых соответствуют определенным периодам жизни популяции.

Под поддерживающей емкостью среды понимается максимальный размер популяции, которая может существовать в данной экосистеме, удовлетворяя все свои потребности неопределенно долго (рис. 19).

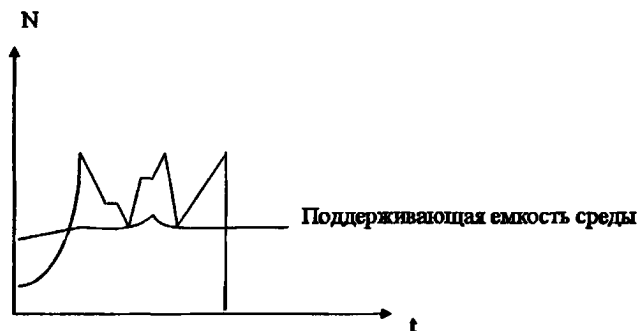


Рис. 19. Рост численности организмов со сложным жизненным циклом

Колебания численности популяции обычно носят правильный, регулярный характер и четко отражают реакцию популяции на конкретные условия среды. Вспышки массового размножения, как правило, сменяются резким сокращением численности.

#### ■ 7.4. Особенности возрастной, половой и этологической структуры популяции

Возрастная структура определяется соотношением различных возрастных групп (когорт) организмов в составе популяции. Возраст отражает, с одной стороны, время существования данной когорты в популяции, и в этом аспекте имеет значение абсолютный (календарный) возраст организмов. С другой стороны, возраст есть отражение онтогенеза; в этом аспекте большое значение имеет не календарный, а биологический возраст, определяющий стадийное состояние организмов, а вместе с тем их роль в популяционных процессах (продукция биомассы, участие в размножении и т. д.).

Каждой популяции свойственны группы разновозрастных особей. А среди них имеются особи различных полов. Возрастной и половой состав популяции находится в тесной взаимозависимости. При этом продолжительность жизни особей и время наступления половой зрелости неодинаковы у разных видов, что обуславливает более или менее сложную возрастную структуру. Чем сложнее эта структура, тем выше приспособительные возможности популяции. Возраст и условия, при которых наступает половая зрелость самцов и самок, влияют на функционирование популяции в составе биогеоценоза и обеспечивают сохранение ее на определенном уровне.

При благоприятных условиях в популяциях присутствуют все возрастные группы и поддерживается более или менее стабильный уровень численности.

В сокращающихся популяциях преобладают старые особи, уже не способные интенсивно размножаться. Такая возрастная структура свидетельствует о неблагоприятных условиях. В быстро растущих популяциях доминируют интенсивно размножающиеся молодые особи. В стабильных популяциях это соотношение обычно составляет 1:1.

Кроме общей продолжительности жизни и периода достижения половой зрелости на возрастной состав популяции влияют длительность периода размножения, число генераций в сезон, плодовитость и смертность разных возрастных групп.

Во многих случаях регистрируются достаточно ощутимые возрастные отличия в питании. С одной стороны, они расширяют круг трофических связей вида в целом, с другой — снижают уровень внутривидовой (внутрипопуляционной) конкуренции, что существенно для определения возможной численности популяции в составе определенного биогеоценоза.

В составе ценопопуляций растений возрастная структура выражена несколькими периодами, включающими ряд определенных возрастных состояний организмов (табл. 13).

Каждая возрастная группа специфична по морфологии и функции в общей жизни популяции. Семена в течение длительного времени не участвуют в обмене



веществ; их запас определяет потенцию развития популяционных локусов и целостных популяций. Проростки характеризуются смешанным питанием — за счет веществ семени и фотосинтеза первых листьев. Ювенильные и виргильные растения уже вполне автотрофны, особенности их строения отражают разные стадии формирования генеративной системы на базе ассимиляционной функции. Генеративные возрастные стадии осуществляют ведущую функцию популяции как формы существования вида, обеспечивая ее самоподдержание. Сенильные растения — это часть популяции, закончившая цикл активной жизнедеятельности и характеризующаяся постепенным отмиранием вегетативной массы.

Таблица 13

**Возрастные периоды и состояния у семенных растений**

Период	Возрастное состояние
I. Латентный	1. Семена
II. Прегенеративный	2. Проросток (всход) 3. Ювенильное 4. Имматурное 5. Виргильное
III. Генеративный	6. Молодое 7. Зрелое 8. Старое
IV. Постгенеративный	9. Субсенильное 10. Сенильное 11. Отмирающее

Набор возрастных состояний в популяции определяет интенсивность репродукции, захвата пространства, процессов самоизреживания и т. п.

Ценопопуляции, включающие все возрастные группы, определяются как нормальные, они способны к полному самоподдержанию, не зависят от внешнего поступления зачатков (хотя и оно может иметь место) и осуществляют устойчивое освоение пространства и полноценное участие в составе биогеоценоза.

Длительное самостоятельное существование может привести к утрате генеративного комплекса возрастных состояний; такая популяция теряет возможность самоподдержания, становится зависимой от внешних источников семян и квалифицируется как регрессивная.

Возрастная структура популяции у растений имеет сложный характер. К примеру, дубы (*Quercus*) дают семенную продукцию в течение столетий. И как результат популяции у них формируются из огромного количества возрастных групп.

По отношению к популяции животных можно выделить три экологических возраста: пререпродуктивный, или ювенильный период; репродуктивный; пострепродуктивный, или период стерильности.

В пререпродуктивный период рассматриваемый вид неспособен иметь потомства. Во второй период все виды животных имеют потомство. В пострепродуктивный период, или период старости, вид вновь становится неспособным к воспроизводству.

У многих животных, так же, как и у растений, более длительным является пререпродуктивный период. Численное соотношение возрастных когорт у них меняется по сезонам. Этот процесс представляет собой смену генетически отличающихся сезонных генераций, осложненную тем, что в течение лета новые генерации смешиваются с предшествующими. Степень генетической сложности сезонных возрастных когорт зависит от масштабов включения в размножение разных возрастов.

Таким образом, следствием правила максимальной рождаемости (плодовитости, воспроизводства) популяции служит правило стабильности ее возрастной структуры: любая естественная популяция стремится к стабильной возрастной структуре, четкому количественному распределению особей по возрастам. Это правило сформулировано А. Лоткой в 1925 г.

У сельскохозяйственных животных средняя продолжительность жизни не позволяет им достичь пострепродуктивного периода в связи с преобразованиями в организме под воздействием антропогенных факторов. Преобразование организма животных зависит от целенаправленного искусственного отбора. Например, одну из наиболее характерных интерьерных особенностей мясного скота составляет изменение внутренней структуры мышечных пучков и волокон. У мясного скота в отличие от немясного типа жировая ткань пронизывает толщу мышц, что высоко ценится на рынке, однако основная функция мускулатуры — сокращение несовер-

иенна (наблюдается жировая дистрофия). Чрезмерная эксплуатация, например лактация, приводит к преждевременному изнашиванию организма: кости утрачивают минеральные вещества; печень и мышцы — белки, сахара, витамины. Экстерьерные и интерьерные признаки культурных пород передаются по наследству. Поэтому некоторые популяции животных несут определенный запас мутаций. «Вредные» гены продолжают накапливаться и размножаться в популяциях.

Правило стабильности возрастной структуры популяций следует дополнить правилом стабильности соотношения полов, если существует дифференциация по полу, что бывает не всегда. В совокупности два правила составляют правило стабильности половозрастной структуры популяции.

Этологическая структура выражается в образовании различного рода группировок, возникающих на основе общения особей сигнализации. В основе образования группировок лежит приобретение особями того или иного статуса в популяции, в результате чего особь занимает определенное положение, которое может измениться под воздействием внутренних и внешних стимулов. Изучение этологической структуры и функций внутрипопуляционных группировок имеет особое значение при решении проблем управления популяциями экономически важных видов.

Морфофизиологические и этологические различия самцов и самок (специфика их поведения и особенности питания) расчленяют популяцию на экологически, а иногда и пространственно разобщенные группировки, расширяя возможности использования среды популяций в целом. Раздельно зимуют самцы и самки с молодыми у многих птиц. То же характерно для копытных, ластоногих и китов. Самки котиков в Северном полушарии откочевывают зимой к югу, а самцы остаются недалеко от летних лежбищ.

Такое расчленение на половые субпопуляции имеет адаптивное преимущество, сокращая внутривидовую конкуренцию, но одновременно увеличивает внутри- и межпопуляционный обмен особями.

Сложившаяся в процессе формирования группы иерархическая соподчиненность определяет различия

в их поведении. Особи-доминанты обладают наибольшей «свободой». Они свободно перемещаются по всей территории, беспрепятственно подходят к корму, используют любое убежище и т. д.

Подчиненные особи, напротив, ограничены в своих перемещениях присутствием доминанта. Ограничение перемещений низкоранговых особей происходит на основе активного избегания прямых контактов с доминантами. Подавлена и смещается активность наиболее низкоранговых особей, которые, уступая другим, используют необходимые для существования условия окружающей среды, например, питаться, когда снижается активность доминирующих особей.

У некоторых доминантов более интенсивна маркировочная деятельность. Индивидуальный запах доминанта играет немаловажную роль для отличия от подчиненных ему особей (доминантные самцы домовых мышей); в других случаях самцы метят не только территорию, но и входящих в состав группы животных (сумчатые летяги) — тогда индивидуальный запах доминанта приобретает значение для распознавания животными представителей своей группы. Именно доминанты проявляют наиболее выраженную и устойчивую агрессию к «чужакам». Остальные члены группы, если и вовлекаются в борьбу, то обычно в меньшей степени. Дифференцированное отношение к особям «своей» и «чужой» групп определяется целым комплексом сигналов-раздражителей, среди которых важную роль играют определенные формы поведения (ритуальные позы, звуки и движения в сложившейся группе, ориентировочная реакция «чужого» животного и т. п.). Об угнетающем влиянии доминантов на других членов свидетельствует более высокий уровень обмена у рессивных особей при удалении доминанта из группы.

## ■ 7.5. Поддержание пространственной структуры

Пространственная структура популяций выражается в закономерном размещении особей и их группировок по отношению к определенным элементам ландшафта и друг к другу и отражает свойственный виду тип использования территории. Закономерное разме-

иение особей в пространстве имеет большое биологическое значение, являясь по существу основой всех форм нормальной жизнедеятельности популяции. Прежде всего оно определяет наиболее эффективное использование ресурсов среды — кормовых, защитных, микроклиматических и др. Хаотическое, неупорядоченное распределение особей по территории связано с высокой вероятностью возникновения недостатка пищи и других необходимых условий жизни в одних участках даже однородной среды при явном неиспользовании этих ресурсов в других участках. Такое положение ограничивает возможности роста популяции и накопления биомассы вида в данном районе и ведет к снижению общего уровня его биологической активности. Напротив, упорядоченное, закономерное распределение особей популяции в среде всегда связано с повышением коэффициента использования ее ресурсов, а соответственно — и с поддержанием максимально возможного в данных условиях уровня биомассы и биологической активности вида. При этом «укрепляются позиции» данной видовой популяции в ее взаимоотношениях с другими видами биоценоза и повышается вероятность ее устойчивого существования.

Второй аспект биологической роли пространственного структурирования заключается в том, что она служит основой устойчивого поддержания необходимого уровня внутривидовых контактов между особями. Осуществление функций популяции — как видовых (размножение, расселение и др.), так и биоценологических (участие в круговороте, создание биологической продукции, воздействие на популяции других видов) — возможно только на основе устойчивых, закономерных взаимодействий между отдельными особями и их группами. Поддержание таких взаимодействий в структурированной системе обеспечено намного надежнее, нежели это возможно при хаотическом, случайном распределении элементов популяции в пространстве.

Обычно недолговечные мелкие животные (например многие грызуны) обладают более сложной пространственной структурой видовой популяции — большим числом соподчиненности. У крупных долговечных

животных с относительно устойчивой численностью (например, копытных) популяционно-видовые структуры обычно проще.

Затруднения при изучении пространственной структуры популяции разных видов организмов неодинаковы. Для обитателей почв (микроорганизмов, низших растений и мелких животных) пространственная структура видového населения определяется горизонтальной и вертикальной мозаикой почвенного покрова. При неполном размножении даже мелкие группировки могут приобретать устойчивые различия. Такая мелкая мозаика пространственных группировок дополняется образованием крупных пространственных объединений разного ранга соответственно ландшафтными подразделениям биосферы.

В популяциях растений выделяются группы, существенно отличающиеся по размеру. Отличия в размерах группировок и плотности расположения растений в них определяются отчасти неоднородностью условий существования, а отчасти особенностями экологии: дальностью разноса семян и этапом формирования группировки.

Пространственная дифференцировка видového населения у высших растений обычно представлена мелкими группировками особей, тесно связанными с биогеоценотическими комплексами. Однако при ландшафтной изоляции, имеющей относительное значение, у анемофильных растений прибавляется возможность переноса пыльцы ветром, а у зоофильных растений животными.

Своеобразные условия популяционно-видовой организации создаются у паразитов, местом обитания микропопуляций которых служит организм одного или нескольких хозяев. Изучение природно-очаговых инфекций (чумы, туляремии, энцефалитов и др.) показало устойчивое существование популяций паразитов лишь в определенных поселениях их хозяев — в «элементарных очагах» инфекции. При подъеме численности и расселении хозяев происходит массовое размножение паразитов, широко распространяющихся по территории («кочующие эпизоотии»).

Своеобразна популяционная организация пресноводных и морских планктонных организмов. образо-

вание покоящихся фаз и их пассивное перемещение ветрами или течением на большие расстояния приводит к широкому обмену особями между очень отдаленными группами, стирая границы между популяционными группировками.

Различают следующие принципиальные типы пространственного распределения особей в популяциях: равномерный (регулярный), диффузный (случайный) и агрегированный (групповой, мозаичный).

Равномерный тип распределения характеризуется равным удалением каждой особи от соседних вследствие конкуренции; величина расстояния между особями соответствует порогу, за которым начнется взаимное угнетение. Этот тип распределения в наибольшей степени соответствует задаче полного использования ресурсов при минимальной степени конкуренции.

Диффузный тип распределения особей встречается в природе значительно чаще, при нем особи распределены в пространстве неравномерно, случайно. Такой тип распределения широко представлен среди растений и многих таксонов животных, не конкурирующих между собой.

Агрегированный тип распределения выражается в образовании группировок особей, между которыми остаются большие незаселенные территории. Биологически это связано с резкой неоднородностью среды. Этот тип распределения широко распространен в популяциях высших растений. Группированность в цепопопуляциях растений может быть связана с эндогенными факторами (характер распространения семян, особенности роста побегов), а также определяется внешними воздействиями (влияние животных, других растений, антропогенные факторы).

Расселение или объединение животных представлены следующими формами:

1. **Одиночный образ жизни.** Полностью одиночное существование организмов в природе не встречается. Причиной этого является невозможность осуществления их основной функции — размножения. Однако для некоторых видов характерны очень слабые контакты между совместно живущими особями. Так, у видов с внутренним оплодотворением встречи самцов и самок

могут быть очень кратковременными, для осуществления копуляции. В остальное время животные живут независимо друг от друга, например хищные жуки-жужелицы, божьи коровки и многие другие насекомые.

2. Семейный образ жизни. Простейшим типом такой связи является забота одного из родителей о потомстве. В зависимости от того, кто из родителей берет на себя уход за потомством, различают семьи отцовского, материнского и семейного типов.

В. Олли сформулировал в 1931 г. принцип агрегации (скопления): скопление (агрегация) особей, как правило, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, но приводит к повышенной способности группы в целом к выживанию. Следовательно, как «перенаселенность» (повышенная агрегация особей), так и «недоселенность» (отсутствие агрегации) могут служить лимитирующими экологическими факторами. Принцип агрегации особей диктует необходимость оптимальной густоты посевов, особенно в условиях полей, засоренных сорняками.

3. Колонии. Они представляют собой групповые поселения отдельных животных, которые могут существовать длительное время или создаваться на период размножения, как, например, у птиц (гуси, грачи, чайки и др.). Колонии отличаются разнообразием форм — от простых территориальных скоплений одиночных форм до объединений, где отдельные члены, как органы в целостном организме, выполняют различные функции видовой жизни. Общими функциями колонии чаще становится защита от врагов и предупредительная сигнализация.

4. Стаи. Представлены временными объединениями животных, которые проявляют биологически полезную организованность действий. Стаи облегчают выполнение каких-либо функций в жизни вида: добычи пищи, защиты от врагов, миграции. Стайность широко распространена среди рыб и птиц, млекопитающих — у многих собачьих.

5. Эффект группы. Многие животные нормально развиваются только тогда, когда объединяются в довольно большие группы. Например, для выживания африканских слонов в стаде должно быть по меньшей



мере 25 особей, северных оленей — 300 — 400 особей. Жизнь животных группами облегчает им поиск и добычу корма, защиту от врагов.

Для животных как подвижных организмов ведущее значение в определении пространственной структуры популяции имеет степень привязанности к территории.

Видам, для которых характерен оседлый образ жизни, как правило, свойствен интенсивный тип использования территории, при котором отдельные особи или их группировки (главным образом семейные) в течение длительного времени эксплуатируют ресурсы на относительно ограниченном пространстве. Для видов, отличающихся кочевым образом жизни, характерен экстенсивный тип использования территории, при котором кормовые ресурсы используются обычно группами особей, постоянно перемещающимися в пределах обширной территории.

Если топография расположения особей — это «морфологический» аспект пространственной структуры популяции, то система взаимоотношений («этологическая структура») — это функциональный ее аспект. Сочетание этих двух аспектов составляет биологическую сущность понятия пространственно-этологической структуры популяций животных.

Таким образом, пространственная структурированность популяции представляет собой «морфологическую» основу популяционного гомеостаза, определяя снижение уровня конкуренции и поддержание устойчивых внутривидовых контактов как функциональных, так и информационных.

## 7.6. Общие принципы поддержания популяционного гомеостаза, экологические стратегии

Каждая популяция как единая биологическая система обитает в сложных условиях внешней по отношению к ней среды. Устойчивость популяции, ее относительная самостоятельность, или «индивидуальность», зависят от того, насколько «сбалансированы» ее взаимоотношения со средой, насколько структура и внутреннее свойства популяции сохраняют свои приспособ-

собительные черты на фоне изменчивых условий ее существования. Именно в поддержании динамического равновесия со средой и заключается принцип гомеостаза популяции как системы.

Под гомеостазом понимают состояние динамического равновесия организма со средой, при котором организм сохраняет свои свойства и способность нормально осуществлять различные функции на фоне меняющихся условий. Это состояние достигается в результате функционирования сложных адаптивных систем, действующих по принципу обратных связей. Колебание численности популяций в пределах какой-то средней величины называется их динамическим равновесием.

Адаптивные механизмы по своему биологическому значению разделяются на 2 группы:

- обеспечивающие приспособительный характер отдельных субсистем и системы в целом к наиболее устойчивым параметрам среды обитания;
- поддерживающие относительное постоянство общего уровня путем включения компенсаторных (функциональных) адаптивных реакций при отклонениях условий среды от средних значений.

Взаимодействие этих двух способов адаптации в конечном счете обеспечивает устойчивое существование системы в условиях сложной и динамичной среды.

Если внешние условия в течение достаточно длительного времени сохраняются более или менее постоянными, изменяясь лишь в пределах определенного диапазона вокруг какого-то среднего уровня, то в системе должно возникнуть состояние стабилизации функций (жизнедеятельности) на уровне, соответствующем среднему (типичному) состоянию среды и адаптивных по отношению к этому ее состоянию. В этом случае имеющимся отклонениям конкретных условий от среднего уровня будут соответствовать изменения отдельных частных адаптивных реакций.

Специфика популяции как биологической системы заключается в том, что составляющие ее элементы — организмы (особи) способны к автономному существованию и не образуют в составе популяции дифференцированных функциональных систем, подобных

таковым в организме. Поэтому все взаимодействия со средой и осуществление общепопуляционных функций опосредуются через физиологические системы отдельных особей. Это возможно лишь при паличии определенных форм интеграции деятельности особей и стимуляции протекания в их организмах физиологических процессов, адаптивный смысл которых реализуется лишь на общепопуляционном уровне. Именно этот процесс и лежит в основе сложных форм внутривидовых отношений, в результате которых общий тип и конкретный характер пространственной структуры, уровень и динамика плотности населения и другие свойства популяций приводятся в соответствие с условиями их существования.

Цепь реакций, определяющих адаптивный ответ популяции на изменение внутривидовых воздействий и внутривидовой ситуации, представлена на рис. 20.

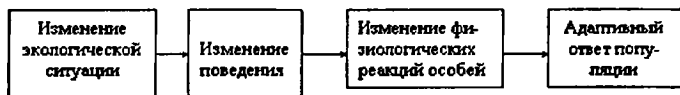


Рис. 20. Формирование адаптивного ответа популяции на изменение внешних или (и) внутривидовых условий

Как видно из схемы, основой возможности согласованности действий особей в популяции служит непрерывный поток информации о состоянии внешней среды и самой популяции. Каждая особь в популяции одновременно является источником и реципиентом информации, на основе которой регистрируются как изменения экологической ситуации, так и степень соответствия адаптивного ответа популяции изменившимся условиям.

Механизмы, определяющие реакцию особей на информацию, могут быть заложены в самой природе информационного сигнала (например, влияние концентрации метаболитов на размножение, темпы роста, смертность и т. п.).

Важнейшим условием формирования адаптивной реакции на уровне популяции является разнокаче-

ственность составляющих ее особей по основным эколого-физиологическим свойствам. Благодаря этому различные особи и их группы служат источником разной информации, их реакции на одни и те же условия оказываются различными, а общий ответ популяции не представляет собой простой суммы ответов отдельных особей. Пространственная («морфологическая») структура популяций обеспечивает оптимальное протекание этих процессов, но не является их непосредственным «носителем». Поэтому в отличие от организма, который представляет собой морфологически структурированную систему, популяция может рассматриваться как система информационно-структурная.

Наиболее общие и наиболее устойчивые свойства популяций отражают их приспособление к средним, длительно сохраняющимся или периодически повторяющимся условиям среды. Генетическая самостоятельность каждой популяции служит основой для закрепления морфофизиологических адаптаций особей как общего свойства популяции в данных условиях.

Сезонная смена отношения к территории у ряда видов — пример устойчивого приспособления к регулярной, повторяющейся смене условий жизни популяции.

Длительно, на протяжении многих поколений повторяющиеся условия приводят к тому, что основные свойства популяции как биологической системы стабилизируются на каком-то определенном уровне, наиболее адаптивном по отношению к средней характеристике этих условий.

В связи с тем что любая популяция обладает строго определенной генетической, фенотипической, половозрастной и другой структурой, она не может состоять из меньшего числа индивидов, чем необходимо для обеспечения стабильной реакции этой структуры и устойчивости популяции к факторам внешней среды. В этом и состоит принцип минимального размера популяций.

Популяции эволюционируют так, что регуляция их плотности осуществляется на значительно более низкой по сравнению с верхней асимптотой емкости местообитания, достигаемой лишь в том случае, если полностью используются ресурсы энергии и пространства.

К. Фридерикс (1927) разработал теорию биоценогической регуляции численности популяции, согласно которой регуляция численности популяции есть результат комплекса воздействия абиотической и биотической среды местообитания вида.

Совокупность всех факторов, способствующих увеличению численности популяции, называется биотическим потенциалом.

Как правило, один или несколько абиотических (неоптимальная температура, кислотность, солесность, влажность) и биотических (присутствие хищников, паразитов, болезнетворных организмов, нехватка пищи) факторов становятся лимитирующими. Сочетание лимитирующих (ограничивающих) факторов называют сопротивлением среды.

Биологическое регулирование (динамическое равновесие, гомеостаз) популяции, или ее автоматическое саморегулирование, абиотические факторы, независимые от плотности популяции, вызывать не могут, если они действуют изолированно от биотических. Только зависимые от плотности популяции факторы в состоянии регулировать численность и обеспечивать ее равновесие.

Саморегулирование популяции осуществляется действующими в природе двумя взаимно уравновешивающими буферными силами. Это, с одной стороны, свойственная организмам способность к размножению, с другой — силы, зависящие от плотности реакции, ограничивающие воспроизводство.

Саморегуляция — необходимое приспособление организмов для поддержания жизни в постоянно меняющихся условиях.

Принцип изменения популяций можно сформулировать следующим образом: изменение численности популяции какого-либо вида — это результат нарушения равновесия между ее биологическим потенциалом и сопротивлением окружающей среды.

Фактором, индуцирующим саморегуляцию, может стать стресс, вызванный перепаселенностью. Чрезмерная плотность популяции, как правило, усиливает стресс, поскольку повышается частота агрессивных контактов между организмами. Вступающие факторы

саморегуляции могут принимать разные формы: в зависимости от плотности популяции родители усиливают или ослабляют заботу о потомстве; кроме того, в периоды наивысшей плотности популяции могут начаться массовые эмиграции организмов из их местобитания, появляться вспышки массовых заболеваний растений, животных, человека (эпифитотии, эпизоотии, эпидемии).

Приспособления организмов в конечном итоге направлены на повышение вероятности выжить и оставить потомство. Среди множества приспособлений выделяется комплекс признаков, которые называются экологической стратегией. Это общая характеристика роста и размножения данного вида (темп роста особи, время достижения половой зрелости, плодовитость, периодичность размножения и т. д.).

Экологическая стратегия зависит также и от особенностей вида, и от условий среды. Особенно большое влияние на стратегию роста и размножения оказывают факторы, которые вызывают смертность. Если смертность вызывается резкими, непредсказуемыми изменениями абиотических факторов, обычно осуществляется неизбирательное уничтожение особей. При этом гибель той или иной особи не зависит от ее особенностей. Такое влияние оказывают некоторые хищники, от которых трудно защититься. Например, кукушка — фактор неизбирательного уничтожения по отношению к опушенным гусеницам.

Среди экологических стратегий можно выделить два типа, которые называются *r*-стратегией и *K*-стратегией: *r*-стратегия — это отбор на повышение скорости роста популяции в периоды ее низкой плотности; *K*-стратегия возникает под действием отбора на повышение выживаемости при высокой плотности популяции, приближающейся к предельной (табл. 14).

Для *r*-стратегов характерны быстрое достижение половозрелости, высокая численность мелких потомков, небольшие размеры особей, незначительная продолжительность жизни и тенденция к расселению (пример — стадная фаза у саранчи).

*K*-стратеги медленно развиваются, характеризуются крупными размерами особей, обладающих значи-



тельной продолжительностью жизни, производят не-  
 (ольшое количество крупных потомков (одиночная фаза  
 у саранчи).

В основном r-стратегия распространена среди  
 организмов, которые обитают в среде с резкими и не-  
 предсказуемыми изменениями условий среды. В ста-  
 бильных условиях среды нецелесообразно затрачивать  
 много ресурсов на продукцию большого количества  
 потомков, но конкурентоспособных. Поэтому для  
 K-стратегов характерны забота о потомстве, рождение  
 небольшого количества крупных потомков или получе-  
 ние крупных семян.

Таблица 14

**Характерные особенности r- и K-отбора  
 (по T.R.E. Soutwood, 1977)**

r-стратег	K-стратег
Малое время репродукции Малые размеры тела Высокий уровень дисперсности Высокая плотность популяции, не зависящая от смертности Высокая плодовитость при низкой степени родительской опеки (один репродукционный акт)	Большое время репродукции Большие размеры тела Низкий уровень дисперсности Высокая скорость выживания (особенно на стадии репродукции) Низкая плодовитость при высокой степени родительской опеки (несколько репродукционных актов), часто наблюдается
Паниктичность Схватковый характер внутривидовой конкуренции Плохая оборонительная способность Время является важным фактором для существования популяции	вскармливание нескольких детенышей одновременно Территориальность Соревновательный характер внутривидовой конкуренции Хорошая оборонительная способность
Популяция часто перенаселена Большая изменчивость плотности популяции Непостоянное местообитание (лишь несколько поколений обитают в одном месте)	Наличие пищи и жизненного пространства являются важными факторами для существования популяции Популяция редко перенаселена Постоянная плотность популяции от поколения к поколению Постоянное местообитание (в одном месте обитают многие поколения)

**■ 8.1. Динамика экологических систем**

---

Экологические системы непрерывно подвергаются воздействию внешних факторов и изменяются. Нескончаемый поток энергии и питательных веществ постоянно влияет на их состояние. Одни виды, постепенно отмирая, уступают место другим. Порой такие изменения трудно заметить — настолько растянуты во времени динамические процессы. Внутри экосистем постоянно протекают процессы деструкции и восстановления. Старые деревья отмирают, падают и перегнивают, а рядом покоящиеся до поры до времени в почве семена начинают прорастать, и начинается новый цикл развития. Такие постепенные процессы изменения экосистем могут носить иной характер в случае катастрофических воздействий на них. Если биоценоз разрушается, например при воздействии урагана, пожара или рубки леса, то его восстановление происходит медленно.

Развитие (изменение) экосистемы под воздействием сил извне и внутренних противоречий ее развития в экологии носит название *динамики экологической системы*.

Масштабы времени, в которых выражается динамика экосистем, различны. Они могут иметь суточную или сезонную ритмику, длиться на протяжении ряда лет или же охватывать целые геологические эпохи, отражая развитие биосферы в целом.



Изменение облика биоценоза связано прежде всего с сезонными ритмами в жизни растений. Такие изменения могут быть суточными, сезонными, многолетними и возрастными.

Характерной чертой такого типа динамики является сохранение принципиальных свойств данной экосистемы, поддержание ее целостности и функциональной устойчивости.

Суточная изменчивость связана с закономерными ритмичными изменениями в масштабах суток, не приводящих к перестройке видового состава и основных форм взаимоотношений в биоценозе. Такие изменения называют аспектами биоценоза, и они определяются характером активности тех видов, которые имеют отчетливую суточную ритмику жизнедеятельности. Так, в лесах умеренной зоны в дневном аспекте господствуют насекомые, птицы; и цветковые растения раскрывают цветки, определяя красочность дневного аспекта. В ночное же время на первое место выходят ночные бабочки, млекопитающие и ряд птиц (совы, козодои и др.), а также растения, опыляемые ночными животными.

Суточная активность в ряде климатических зон связана с резкими температурными колебаниями, что приводит к изменению суточных аспектов даже у животных, активных обычно днем. Особенно резко это проявляется в пустынях.

Суточные аспекты отражают и «нишевую структуру» экосистем, т. е. разделение периодов активности во времени снижает уровень прямой конкуренции и открывает возможность существования видов со сходными биологическими требованиями.

Сезонные изменения затрагивают более фундаментальные характеристики экосистем. Они проявляются в течение года и обусловлены изменением условий существования растений от сезона к сезону (температура, влажность, освещенность и др.). Примером может служить отмирание надземной массы травянистых растений, листопад у древесных пород, миграции многих видов птиц и т. д. Такие изменения выражены в тех районах, где условия жизни на протяжении года резко меняются. Там, где их нет, такая изменчивость отсутствует (дождевые тропические леса). Однако се-

зонные изменения не носят принципиального характера, а являются только количественными.

Разногодичная изменчивость (флуктуации) — изменения фитоценоза от года к году. Это связано с неодинаковостью условий существования по годам (в одни годы осадков выпадает много, в другие — мало). Так, на заливных лугах в годы с продолжительным паводком сильно разрастаются более влаголюбивые растения, в годы с кратковременным — менее, хотя общий видовой состав остается неизменным. Происходят как бы колебания около определенного «среднего» уровня, не приводящие к смене биоценоза другим, принципиально отличным от предыдущего.

Возрастная изменчивость наблюдается только в лесных фитоценозах, причем таких, где деревья более или менее сходны по возрасту, и носит выраженный циклический характер. Достигнув определенного возраста, древесный ярус распадается и отмирает. Образуется открытое пространство, на котором вновь формируется лесной фитоценоз, проходящий все возрастные стадии, характерные для него. Параллельно с древесным ярусом изменяются и другие ярусы, формирующие фитоценоз, а совместно с ними и сообщество животных.

Как говорилось выше, все эти изменения связаны в основном с колебанием численности видов, но не затрагивают принципиальных параметров данного биоценоза. Поэтому можно говорить о количественных изменениях, не имеющих качественного характера. Но в ряде случаев динамика биоценозов может иметь иной характер, когда под влиянием комплекса факторов меняются фундаментальные свойства экосистемы, и динамика их выражена серией сменяющих друг друга сообществ.

## ■ 8.2. Экологические сукцессии

Развитие биоценозов, при котором имеет место замещение во времени одного сообщества другим, называется экологической сукцессией (от лат. *successio* — преемственность). В большинстве случаев такие изме-

нения занимают временные промежутки, измеряемые годами и десятилетиями, в отдельных случаях скорость их может увеличиваться (например, во временных водоемах) или растягиваться на столетия.

*Общие понятия о сукцессиях.* Начало разработки проблемы сукцессионного развития экосистем связано с ботаническими исследованиями и до настоящего времени основана прежде всего на изучении изменений фитоценозов, т. к. роль фитоценоза в любой экосистеме главенствующая. Именно зеленые растения выделяют кислород, необходимый для дыхания всех живых организмов. Гетеротрофная часть биоценозов формируется на базе автотрофной и лишь вторично влияет на его состав и свойства.

Термин «сукцессия» впервые употребил французский ботаник Де Люк в 1806 г. для обозначения смен растительности. Но динамику сообществ первым описал, по-видимому, Варминг только в 1896 г. Наиболее существенный вклад в разработку концепции сукцессий сделал американский ботаник Каулс (1899) по сукцессиям растительности песчаных дюн побережья озера Мичиган (США). Классическая теория сукцессий была разработана в начале XX в. также американским ботаником Ф. Клементсом (1904, 1916), который показал, что изменения экологических сообществ во времени — их естественное свойство. Первопричину сукцессий он видел в изменениях отдельных климатических факторов или их комплекса, а реакция экосистем в виде смены последовательного ряда сообществ представляет адаптивный ответ на экосистемном уровне. Сукцессия завершается формированием сообщества, наиболее адаптированного по отношению к комплексу климатических условий. Такое сообщество Клементс назвал «климакс-формацией», или климаксом.

Смены растительности, начинающиеся от разных сообществ и заканчивающиеся климаксом, называют сукцессионными сериями. В зависимости от условий влажности они делятся на гидросерии (исходное сообщество влажных мест обитания) и ксеросерии (начало — сухие места обитания). Промежуточные серии — это мезосерии.

Клементс предполагал, что все сукцессионные серии носят только прогрессивный характер, и в одной биоклиматической зоне возможен лишь один вариант климаксового сообщества — моноклимакс. Исключительную движущую силу сукцессий он видел в изменении климатических условий.

Современная концепция экологической сукцессии основана на том, что климакс как завершающая формация тоже есть лишь временное состояние, длительность которого зависит от «крупномасштабных» изменений экосистем, связанных с вековыми изменениями климата и других свойств среды. В определенных условиях сукцессия может быть регрессивной, направленной на обеднение и упрощение сообществ. Особенно часто регрессии возникают в результате антропогенного воздействия на биоценозы. Отвергнута и исключительность влияния климата на сукцессионное развитие. Смены сообществ могут происходить и под влиянием таких факторов, как рельеф, почва, гидрологический режим и т. п. Важное значение в современной концепции придается биоценотическим факторам, особенно видовому составу растений, которые, участвуя в сукцессионных сообществах, изменяют условия обитания для других видов, тем самым «подготавливая почву» для последующих этапов сукцессии.

При определении экологической сукцессии учитывают 3 основных момента:

1. Сукцессия происходит под действием сообщества, т. е. биотического компонента экосистемы. Сообщество, в свою очередь, вызывает изменения во внешней физической среде, которая определяет характер сукцессии, ее скорость и устанавливает пределы, до которых может дойти развитие.
2. Сукцессия — это упорядоченное развитие экосистемы, связанное с изменением видовой структуры и протекающих в сообществе процессов. Сукцессия определенным образом направлена и, следовательно, предсказуема.
3. Кульминацией сукцессии является возникновение стабилизированной экосистемы (климаксного сообщества), в которой на единицу потока энергии приходится максимальная биомасса и максимальное количество межвидовых взаимодействий.

Таким образом, сукцессия — это последовательная смена биоценозов, преемственно возникающих на одной и той же территории (биотопе) под влиянием природных факторов (в том числе внутренних противоречий развития самих биоценозов) или воздействия человека. Конечный результат — медленно развивающиеся климаксовые или узловые сообщества. Сукцессионная смена представляет собой постепенные необратимые (реже обратимые — на ранних стадиях сукцессионного развития) направленные изменения биоценозов. Сукцессию можно определить так же, как несозошную, направленную и непрерывную последовательность появления и исчезновения популяций разных видов в определенном местообитании (Маврицsev, 2000).

Начальный этап сукцессий В.Н. Сукачев назвал этапом сингенеза, или «процессом первоначального формирования растительного покрова, связанным с вселением (миграцией) растений на данную территорию, их отбором в процессе приспособления к ее условиям и конкуренцией между ними из-за средств жизни» (1939). Сингенетическая сукцессия приводит к формированию фитоценоза и направляется исключительно абиотическими свойствами местности, после чего она приобретает характер эндозоогенеза и приводит к формированию устойчивого сообщества, соответствующего понятию климакса.

В наиболее общем виде, по Клементсу, сукцессии проходят фазы: 1) обнажения (появления незаселенного пространства), 2) миграции (заселения этих пространств пионерными, первыми формами жизни), 3) приспособления к конкретным условиям среды — эцезиса, 4) соревнования (конкуренции с вытеснением некоторых первичных вселенцев), 5) реакции (обратного воздействия биоценоза на биотоп и условия существования), 6) стабилизации (формирования климаксового биоценоза).

В процессе сукцессионного развития в экосистемах происходят значительные изменения биопродуктивности сообщества, круговоротов минеральных веществ и др. Как следует из табл. 15, пока  $P$  больше  $R$ , в системе будут накапливаться органическое вещество и биомасса, в результате чего отношение  $P/V$  будет

снижаться, а отношения  $V/P$ ,  $V/R$  или  $V/E$  (где  $E = P + R$ ) соответственно увеличиваться. Иными словами, биомасса, поддерживаемая доступным потоком энергии, достигает максимума в зрелых экосистемах (признак 3 табл. 15). Как следствие этого, чистая продукция сообщества — урожай за годовой цикл — велика на ранних стадиях развития экосистемы и мала или равна нулю в зрелом сообществе (признак 4).

Таблица 15

Изменение признаков экосистемы в процессе сукцессии  
(по Бродскому, 1996)

Признаки	Развивающаяся стадия	Зрелая стадия
1. Отношение валовой продукции (P) к дыханию (R)	$> 1 <$	$\approx 1$
2. Отношение валовой продукции (P) к биомассе (B)	Высокое	Низкое
3. Биомасса (B) на единицу потока энергии (P+R)	Низкая	Высокая
4. Урожай (чистая продукция сообщества)	Высокий	Низкий
5. Пищевые цепи	Линейные, преимущественно пастбищные	Ветвящиеся, преимущественно детритные
6. Круговороты минеральных веществ	Открытые	Замкнутые
7. Скорость обмена веществ между организмами и средой	Высокая	Низкая
8. Сохранение веществ	С потерями	Полное
9. Число видов	Мало	Велико
10. Выравненность	Мала	Велика
11. Гетеротипические реакции	Не развиты	Развиты
12. Стратификация	Слабо организована	Хорошо организована
13. Специализация по нишам	Широкая	Узкая
14. Размеры особей	Небольшие	Крупные
15. Жизненные циклы	Короткие и простые	Длинные и сложные
16. Характер роста популяций	Экспоненциальный	Логистический
17. Стабильность	Низкая	Высокая
18. Энтропия	Высокая	Низкая
19. Информация	Мало	Много

По мере развития экосистемы следует ожидать тонких изменений в структуре пищевых цепей (признак 5 табл. 15). При ненарушаемом течении сукцессии имеется достаточно времени для развития более тесных связей и взаимных адаптаций между животными и растениями, что ведет к появлению множества механизмов, уменьшающих выедание растений.

Важной тенденцией в развитии экосистемы является стремление к замыканию биогeoхимических круговоротов основных элементов, таких, как азот, фосфор, калий и кальций. Зрелые системы по сравнению с развивающимися обладают большей способностью захватывать вещества и сохранять их в обменном фонде (признаки 6 – 8).

В развивающихся системах небольшое число видов и мала их выравненность, не выражена гетеротипическая реакция, а в зрелых, наоборот (признаки 9 – 11). Особенно выражено это в увеличении тесных связей между неродственными видами (например между кораллами и одноклеточными жгутиковыми). Как следствие усиления гетеротипических реакций происходит специализация по нишам и усиление стратификации (признаки 12 и 13).

На начальных стадиях сукцессии организмы обычно мелкие, для них характерны простые жизненные циклы и высокие скорости размножения. Изменение размеров особей происходит вследствие перемещения биогенных элементов из неорганической в органическую фазу. Небольшие размеры дают преимущество, особенно автотрофам, в среде, богатой минеральными веществами, поскольку возрастает отношение площади поверхности тела к объему. Однако по мере развития системы неорганические биогенные вещества становятся все более связанными в биомассе, так что преимущество переходит к более крупным особям данного вида, либо видам с более крупными особями, обладающими большими возможностями для накопления веществ и более сложными жизненными циклами (признаки 14 и 15).

Характер роста популяции меняется от экспоненциального к логистическому, т. к. возрастает сопротивление среды. Решающее значение имеет отрицательная

обратная связь. Во многих случаях биотическая регуляция выедания растительности (признак 5), плотности популяции (признак 16) и круговорот веществ (признак 6) служит основным механизмом действия такой связи. В результате расширения поля деятельности для отрицательной обратной связи увеличивается стабильность экосистемы (признак 17), снижается энтропия (признак 18) и в конечном итоге повышается количество содержащейся в ней информации (признак 19).

Основной результат деятельности сообщества состоит в усилении гетеротипических реакций, сохранении минеральных веществ, повышении стабильности и увеличении информации. Этот результат называется всеобщим гомеостазом. Стратегия экологической сукцессии направлена на достижение такой обширной и разнообразной органической структуры, какая только возможна в границах, установленных доступным потоком энергии и физическими условиями существования.

Современная классификация механизмов сукцессии предусматривает три категории отношений между организмами в сукцессионных сериях. Модель облегчения, или стимуляции, соответствует фазе эндозоогенетической сукцессии и связана с тем, что ранние поселенцы своей деятельностью изменяют среду, делая ее доступной для следующих колонистов. Модель толерантности проявляется в виде конкурентных отношений, в результате которых происходит отбор более конкурентоспособных и толерантных видов. По модели ингибирования все виды сообщества способны одновременно колонизировать открывшиеся местообитания, устойчивы к вторжению конкурентов, но более поздние вселенцы способны закрепиться и увеличить численность только после выпадения кого-либо из предшественников, т. е. изменение среды предшественниками делает ее менее пригодной для последующих вселенцев.

Виды растений, входящие в состав первичных и последующих сообществ сукцессионной серии, отличаются, в частности, большей скоростью фотосинтеза. По данным F. Bazzaz (1979), незимующие однолетники потребляют в расчете на 1 кв. дм 38 — 18 мл  $\text{CO}_2$  в час, озимые однолетники — 22 — 20, раннесукцессионные



деревья — 26 — 11 и позднесукцессионные деревья — 18 — 6 мл  $\text{CO}_2/\text{дм}^2$  в час.

Сукцессия может проходить как на базе К-стратегии (отбор на признаки, способствующие закреплению в сукцессионном ряду), так и по линии г-стратегии (эффективные механизмы избегания сукцессионного пресса, поиски и захват новых мест, где сукцессия только началась). Так, растения, обнаруживаемые на ранних и поздних стадиях сукцессии, характеризуются различными стратегиями роста и размножения. Растения, относящиеся к ранним стадиям сукцессии, благодаря высокой способности к расселению, быстро занимают вновь образовавшиеся или нарушенные местообитания. Позднесукцессионные виды распространяются и растут медленнее, но теневыносливость их подростов и большие размеры зрелых растений дают им преимущества в конкуренции с видами, образующими ранние стадии сукцессии. Растения терминальных сообществ приспособлены к росту и процветанию в той среде, которую создают они сами, тогда как виды, появляющиеся на ранних сериях сукцессий, обладают способностью к колонизации еще не используемых сред.

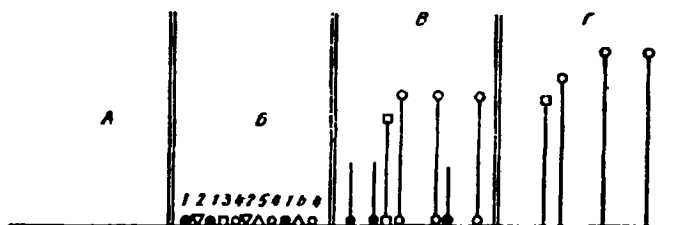
### ■ 8.3. Типы сукцессий

Различают два основных типа сукцессий: первичные и вторичные. Первые начинаются с формирования фитоценозов на безжизненных субстратах, там, где растительность раньше не существовала. Вторые возникают в местах с уничтоженной или сильно нарушенной в силу тех или иных причин ранее существовавшей здесь растительностью.

Первичная сукцессия начинается с того, что на обнаженную поверхность грунта попадают зачатки различных растений. Как правило, это накипные лишайники. Позже формируется комплекс из микроскопических водорослей, простейших, нематод, некоторых насекомых и клещей, которые способствуют созданию первичной почвы. Позднее здесь поселяются специализированные виды мхов, еще позднее — сосудистые

растения. Параллельно обогащается и животное население. Это пример формирования первичной ксерической сукцессии.

Видовой состав первых поселенцев бывает разнообразным и не имеет какой-либо закономерности. Прорастают те семена и споры, которые случайно попали на данную территорию. С течением времени часть молодых растений погибает из-за непригодности окружающих и прежде всего почвенных условий. Постепенно растительный покров сохранившихся видов становится более густым, растения начинают контактировать друг с другом и вступает в силу конкуренция (рис. 21). Одни виды оказываются более слабыми и погибают, другие выживают и формируют в конце концов фитоценоз со всеми его характерными особенностями. В различных климатических и почвенных условиях первичные сукцессии идут неодинаково, в результате чего формируются совершенно разные заключительные фитоценозы.



А — свободная от растений площадь, Б — занос зачатков шести видов растений (1-6), В — прорастание зачатков и развитие из них растений, Г — закрепление на площади двух видов растений (3,4), они проходят полный цикл развития и образуют семена

Рис. 21. Начальные стадии заселения растениями свободной площади

Сукцессии характерны как для сухопутных, так и для водных местообитаний. Это гидрические сукцессии, которые начинаются в открытых водах мелких озер, верховых болот, маршей. Постепенное зарастание водными растениями, идущее с окраин открытого водоема, ведет к накоплению на дне детрита, образованию торфа и в конце концов к обмелению водоема, который превращается в болото. Накопление расти-

тельной массы способствует образованию почвы, здесь поселяются кустарники и древесные породы, идет процесс усыхания болота и развития лесной растительности. Изменение состава фитоценоза вызывает изменения и состава фауны: водные виды замещаются околотовными, а позднее — болотными и лесными.

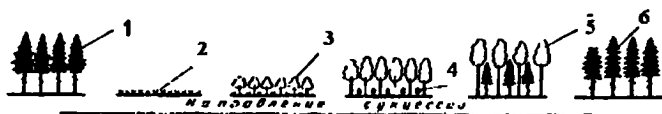
Обычно на процессы в водных местообитаниях указывают изменения в составе прибрежной растительности и обилие водных животных, главным образом рыбы. Часто при строительстве водохранилищ приходится затапливать водой большие площади суши с более или менее плодородными почвами. Обилие биогенных элементов на этой стадии приводит к вспышке численности рыбы, количество которой затем снижается по мере расходования запасов пищи. В дальнейшем происходит стабилизация рыбного населения, поддерживаемая определенным уровнем содержания питательных веществ.

Рассматривая сукцессии растительности при создании водоемов, можно установить некоторые общие закономерности. Так, во всех случаях формируются сообщества сначала свободноплавающих, затем прикрепленных растений и в завершение прибрежно-водные группировки из рогозов, манника, ежеголовника, тростника и т. п. Такая стадийность зарастания водных местообитаний характерна для большинства экосистем, но в ряде случаев некоторые стадии могут выпадать в зависимости от конкретных природных условий.

Вторичные сукцессии развиваются на субстрате, первоначально измененном деятельностью комплекса живых организмов. Такие сукцессии имеют восстановительный (демутационный) характер. Примером таких сукцессий может служить восстановление климаксового лесного биоценоза после пожара или вырубки.

Так, на месте вырубленного ельника на открытом пространстве, хорошо освещенном и прогреваемом, создаются благоприятные условия для формирования одноярусного сообщества светлюбивых трав. Затем начинается стадия лесовозобновления со светлюбивых лиственных пород (осина, береза и др.) и кустарников. Эта стадия длится от 2 до 3 лет. Постепенно подростные деревья вытесняют кустарники и светлюбивые травя-

нистые растения — это стадия лиственного жердняка, когда кроны лиственных пород постепенно смыкаются, образуется лиственный лес (через 10—15 лет от начала сукцессии). Под пологом такого леса, в условиях затенения и повышенной влажности начинается интенсивное прорастание семян ели, молодняк которой окончательно заглушает луговую травянистую растительность; ее сменяют мхи и лесное разнотравье. Улучшение условий для роста ели ингибирует восстановление мелколиственных лесных пород. Ель выходит в первый ярус, смыкает свои кроны и окончательно вытесняет лиственные деревья из древостоя. Восстанавливается исходный тип лесного сообщества (рис. 22).



1 — ель, 2 — луговая травянистая растительность, 3 — подрост лиственных пород, 4 — подрост ели под покровом лиственных пород, 5 — ель постепенно догоняет лиственные породы, 6 — восстановление исходного типа елового леса

Рис. 22. Вторичная сукцессия после сплошной вырубki ельника

Изменения касаются и животного компонента биоценоза. На первых стадиях поселяются майские хрущи, березовая пяденица, затем появляются многочисленные птицы: зяблик, щегол, пеночка. Поселяются мелкие млекопитающие — землеройки, крот, еж. В сформировавшемся смешанном елово-березовом лесу поселяются зайцы, лесные полевки, мыши, белки. Заметны сукцессионные процессы и среди птичьего населения, что связано в первую очередь с изменением количественного и качественного состава вредителей. Так, из крупных птиц ведущее место отводится иволге, которая питается различными гусеницами.

Вторичные сукцессии происходят и в степных фитоценозах. Так, заброшенная пашня в степной зоне заселяется однолетними сорняками (продолжительность стадии 2—5 лет), затем появляются короткоживущие злаки (продолжительность 3—10 лет) и завершается формирование фитоценозом из многолетних злаков (через 10—20 лет).

Каждая стадия сукцессии характеризуется изменениями не только в структуре растительности и животного компонента биоценоза. Ни один вид растений и птиц не может процветать на протяжении всей сукцессии. По мере роста древостоя животное население в значительной степени меняет свой состав, появляющиеся хищники и паразиты контролируют видовую структуру биоценоза.

Но вторичные сукцессии, в отличие от первичных, не всегда заканчиваются формированием коренного, климаксового сообщества, а могут остановиться на поздних сериях развития сукцессии, которые могут существовать неопределенно длительное время. Так, в примере с ельником вторичная сукцессия может остановиться на стадии лиственного леса в том случае, если нет поступления достаточного количества семян ели или нарушения регулярно повторяются.

Изменение экосистем может происходить под воздействием различных причин. В зависимости от вектора действующих сил различают аллогенные и автогенные изменения. Первые обусловлены влиянием геохимических сил, действующих на экосистему извне, вторые — воздействием процессов, протекающих внутри системы, т. е. самим сообществом.

*Автогенные*, или эндоэкогенетические, сукцессии связаны с изменением биотических процессов, происходящих внутри самой системы. Эти тенденции, которые можно ожидать в развитии экосистемы, связаны с изменением энергетики сообщества (нарушение пищевых цепей, изменение количества первичной валовой продукции и др.), его структуры (изменение ярусности, видового разнообразия и др.), жизненных циклов (размеров организма), круговорота биогенных элементов, отбора, общего гомеостаза (нарушение внутреннего симбиоза, энтропия, сохранение биогенных элементов). Под влиянием организмов изменяются не только эдафические условия (химические и физические свойства почвы), но и фитоклимат, в том числе световой и тепловой режимы, что особенно четко выражено в лесах. Каждый биологический вид участвует в изменении среды, и биоценоз можно рассматривать как коллективный средообразователь. Тем не менее основная роль в

изменении среды принадлежит только некоторым видам, причем не всегда доминантам господствующего яруса. Примером может служить смена еловых лесов на Аляске сфагновым болотом, начинающаяся с образования в ельниках мощного покрова зеленых мхов, снижающего прогревание почвы, что способствует приближению к поверхности почвы уровня вечной мерзлоты и, как следствие этого, снижению активности почвенных микроорганизмов, обеспечивающих растения элементами минерального питания. В результате ухудшения обеспечения растений элементами минерального питания, в том числе азотом, зеленые мхи сменяются сфагновыми, рост ели резко снижается, уменьшается содержание в ее хвое азота и фосфора — ельники превращаются в сфагновые болота.

Эндозоогенез происходит как при первичных, так и при вторичных сукцессиях и всегда сочетается с воздействием внешних факторов, при этом воздействие последних варьирует в зависимости от климатических, гидрологических и геоморфогенных условий. Как наиболее резко выраженное проявление эндозоогенетических сукцессий можно рассматривать процесс зарастания растениями водоемов с последующим их превращением в торфяные болота (процесс описан выше).

Аллогенные, или экзогенные, смены биоценозов возникают под воздействием внешних по отношению к ним условий. Они могут происходить как под воздействием природных факторов, так и в результате деятельности человека. В зависимости от действующего фактора смены могут быть связаны с изменением климата (климатогенные), почвы (эдафогенные), с воздействием человека (антропогенные или антропические). Наиболее значительные смены биоценозов в процессе жизнедеятельности человека связаны с вырубкой леса, воздействиями пожаров (пирогенные смены), выпасом скота, скашиванием травостоя, внесением удобрений.

Понятия автотрофная и гетеротрофная сукцессии связаны с биоэнергетическим развитием экосистем.

Термин гетеротрофная сукцессия применяется к такой развивающейся экосистеме, в которой на начальных стадиях уровень дыхания сообщества (R) превос-

ходит уровень первичной продукции (P):  $R > P$ , а при автотрофной сукцессии наоборот:  $R < P$ . Эти процессы характеризуют незрелые стадии, на которых отношение валовой продукции к расходам вещества на дыхание неустойчиво. Оно больше единицы в экосистемах со значительными отходами органических остатков, полностью не окисляемых (эвтрофное озеро), и менее единицы, например, в сильно загрязненных органическими остатками водоемах с пониженным содержанием кислорода. Первая группа экосистем характеризуется накоплением живых и мертвых органических веществ, вторая — необходимостью поддерживать свое существование за счет поступления дополнительной энергии со стороны. Однако в обоих случаях по мере развития сукцессии отношение  $P/R$  приближается к единице, т. е. в зрелых сообществах (климаксных системах) наблюдается тенденция к равновесию между связанной энергией и энергией, затрачиваемой на поддержание системы, и коэффициент  $P/R$  является показателем относительной зрелости экосистемы и соответственно определяет, является ли сукцессия автотрофной или гетеротрофной.

При примитивном ведении сельского хозяйства (в прошлом) на поле оставались все органические остатки от потребленного на месте урожая, что приближало к балансу валовой продукции ее расход на дыхание и гетеротрофное питание экосистемы. Следовательно, система хозяйства имела некоторую стабильность. При современном интенсивном ведении сельскохозяйственного производства урожай ежегодно или несколько раз в год вывозится на сторону, и хозяйство в целом несет черты незрелой экосистемы с низкой потенциальной стабильностью ( $P/R \geq 5-8$ ).

В климаксной системе отношение чистой продукции к биомассе ( $P/B$ ) низкое, в незрелых экосистемах — высокое (выражается дробью). Для этой системы характерно накопление биомассы, несущей функцию оптимизации отношений между сообществом и абиотической средой. Например, в дубраве или в буковом лесу  $P/B = 1/20-1/40$ . Низкий уровень этого отношения иллюстрирует правило накопления максимума связанной энергии в биотических системах, сформу-

лированное в 1925 г. А. Лоткой, по мнению которого сукцессия связана с фундаментальным сдвигом потока энергии в сторону относительного увеличения ее затрат не на продуцирование, а на поддержание системы в стабильном и оптимальном состоянии. Незрелые системы имеют сравнительно простые линейные и преимущественно пастбищные пищевые цепи, климаксные системы, наоборот — ветвящиеся и сетевые пищевые цепи, преимущественно детритные.

Естественный ход сукцессии в значительной мере обеспечивается деятельностью животных. Так, семенная продуктивность многих видов растений зависит от активности насекомых-опылителей. Распространяя зачатки растений, животные способствуют их расселению, захвату ими территории, внедрению в сообщества. Животные-фитофаги поедают значительную часть фитомассы, особенно в травянистых сообществах. Стравливаются растения выборочно (растения одних видов поедаются охотно, другие остаются нетронутыми или слабо поврежденными). При постоянном стравливании в растительном покрове поддерживается определенное соотношение видов разных жизненных форм. Например, в степных сообществах значительное место занимают дерновинные злаки (ковыль волосатик и ковыль Лессинга) и определенное их количество поддерживается выпасом животных, тогда как разнообразие разнотравья меньше, чем на заповедных участках. Как правило, отчуждение фитомассы не достигает критического для растительности уровня, поскольку численность популяции животных регулируется и, несмотря на колебания по годам, остается в определенных пределах.

Вмешательство животных в сукцессии может происходить при выпасе в лесах копытных вследствие разрушения подстилки и стравливания травостоя, чем стимулируется семенное возобновление древесных пород. Аналогичный эффект был описан Н.Т. Нечаевым (1954) для пустыни, где умеренный выпас скота способствует заделке семян в почву на небольшую глубину (0,5–2,5 см), оптимальную для прорастания многих видов. Участие животных в автогенных сукцессиях обычно незаметно в силу постоянного их присут-



ствия и обнаруживается лишь при исключении их из сообщества. Примером этому служит роль полосатого амброзиевого листоеда (*Lygogramma suturalis*) в демултации растительности на залежи. В Северной Америке при восстановлении растительности на залежи, заканчивающейся травянистыми сообществами прерий, нередко в первый год доминантом наряду с другими однолетниками является и амброзия полыннолистная. На второй год она уступает свои позиции и часто почти полностью исчезает, и сукцессия идет без ее участия. В 20-х годах XX в. амброзия была занесена в Россию и быстро распространилась, образуя огромные очаги. Обладая огромной репродуктивной способностью и образуя плотные заросли высотой до 1,5–2,0 м, она часто захватывает территорию в первый же год при прекращении культурного использования земли и доминирует несколько лет, постепенно сменяясь многолетними бурьянами и злаками. У себя на родине амброзия имеет несколько специфических фитофагов, в частности двух амброзиевых листоедов, отсутствующих в России. В 1989 г. О.В. Ковалев интродуцировал в Ставропольский край одного из них — полосатого амброзиевого листоеда. Его внедрение привело к резкому снижению репродукции ее семян и изживанию ее другими видами на первой же стадии сукцессии. По темпам и длительности отдельных этапов сукцессии на залежи с участием листоеда протекает аналогично нормальной сукцессии в Северной Америке.

Иные последствия имеют эпизодические сильные деструкции растительного покрова животными. На северо-западе России лось в зимний период повреждает сосново-лиственные молодняки, объедая их верхушки и ломая молодые деревца. Березы страдают в меньшей мере и получают в конце концов преимущество в развитии. Летнее повреждение фотосинтезирующего аппарата растений насекомыми приводит к гибели растений определенного вида и изменению состава растительного сообщества в целом. Одновременно меняются многие параметры среды. Уменьшается сомкнутость, возрастают тепловой поток и количество осадков, проникающих в почву. Меняется и биологический круговорот питательных веществ в свя-

зи с залповым сбросом в среду органической массы. Естественно, чем сильнее разрушение, тем значительно меняется фитосреда.

Сукцессия, независимо от ее типа, продолжается до тех пор, пока добавление или исключение видов, поселившихся в данном месте ранее, не вызывает изменений среды развивающегося сообщества.

Если в силу периодических возмущений внешней среды или вследствие характера развития самого сообщества нарушения происходят через более или менее регулярные промежутки времени, то экосистема претерпевает то, что логично называют циклической сукцессией (Уатт, 1947). Наиболее ярким примером самогенерируемой циклической сукцессии является цикл пожаров в растительности чапаралья, где слабо-разложившаяся подстилка образует запас горючего материала для периодических пожаров в сухой сезон.

Интересным примером циклической сукцессии является «волнообразная» сукцессия в высокогорных лесах из бальзамической пихты на северо-западе США. Деревья здесь растут на тонком слое почвы, по мере достижения максимальной высоты они теряют устойчивость к штормовым ветрам (нередким в таких местностях), которые вырывают с корнем и уничтожают старые экземпляры. Таким образом, возникает возможность вторичных сукцессий. Древостой склонов представлен чередующимися рядами полос молодых, зрелых и мертвых деревьев. Эти полосы непрерывно движутся, подобно волнам, через весь ландшафт в направлении доминирующих ветров. В любой момент времени здесь представлены все стадии сукцессии, предоставляющие множество местообитаний животным и более мелким растениям. Склон горы в целом представляет собой «циклический климакс», своего рода стационарное состояние, находящееся в равновесии со своим окружением. Этот пример сукцессионного развития природного древостоя может быть использован при хозяйственной вырубке леса, которую целесообразно вести не в сплошную, а в виде полос или пятен. В этом случае легче происходит естественное возобновление и, возможно, можно полностью отказаться от проведения дорогостоящих лесопосадок.

Кроме того, наличие разных стадий сукцессии создает множество пограничных зон, что способствует увеличению видового разнообразия животных.

Примером циклической сукцессии является цикл листовертки-почкоеда и ели. В этом случае периодические нарушения вызываются не физическими силами, а фитофагами, которые лишают хвои и уничтожают старые деревья, что дает возможность расти молодым деревьям.

Особым типом циклических сукцессий являются вековые сукцессии, которые могут иметь два вида: 1) обратимая вековая динамика климаксовой экосистемы, возникающая в результате ее внутреннего развития («постарения» и «омоложения»), например, процесс превращения климаксового лесного молодняка в спелый, а затем перестойный лес, его заболачивание или саморазреживание («остепнение»), затем естественное разболачивание или загущение молодняка того же видового состава, т. е. налицо сезонная, возрастная динамика экосистемы, но непринципиальное изменение биоценоза; 2) условно обратимая многолетняя динамика, связанная с циклами их надсистем — изменениями солнечной активности, климатическими флуктуациями и т. д., т. е. явлениями космического масштаба, несущими глобальные изменения в биосфере.

Понятие сукцессии применимо не только к сменяющим друг друга экосистемам одного ряда, но и к более частным группам или телам, входящим в состав экосистемы. Так, параллельно сукцессии растительного покрова проходит сукцессия и почва, где также выделяются разные по зрелости стадии и завершающая стадия — педоклимакс — с высокостабильными уравновешенными свойствами.

Орнитологи изучают последовательную смену доминирующих видов птиц в незрелых, а затем в зрелых сообществах. По Р. Дажо (1975), приводится следующая смена доминирующих видов птиц на постепенно нарастающей лесной порубке: лесной конек доминирует на порубке 2 — 5-летнего возраста, желтая овсянка — в подрастающем 5 — 15-летнем лесу, зорянка — в 18 — 40-летнем и более. Аналогичная картина наблюдается в любой другой таксономической группе с до-

статочно представительным числом видов (например, мхи или грибы, короеды или пауки). Сукцессия протекает и на уровне отдельных синузий (совокупность популяций животных и растений, связанных между собой общими требованиями к среде обитания). Время существования такой синузии соответствует ее небольшим пространственным размерам. Например, смена доминирующих видов в гниющем трупе ограничивается несколькими месяцами и лишь в почве растягивается на несколько лет.

Специфическую форму смены сообществ представляют деградационные сукцессии, заключающиеся в последовательном использовании различными видами разлагаемой органики. Особенность таких смен заключается в том, что сообщества составлены только гетеротрофными организмами, а направление сукцессии идет в сторону все большего структурного и химического упрощения скоплений органического вещества. Такие сукцессии по биоэнергетическим процессам относятся к гетеротрофным. Примерами подобных смен могут служить изменения видового состава насекомых и других организмов, потребляющих древесину на различных стадиях ее разложения, смена копрофагов в кучах помета или разлагающейся растительности. Хотя образующиеся в этих условиях временные сообщества не формируют полночленного биоценоза, и серии, сменяющие друг друга, функционально точнее относить к цепям редукции.

#### ■ 8.4. Вековые смены экосистем

Фундаментальные крупномасштабные формы динамики биоценозов представлены вековыми сериями сменяющих друг друга на протяжении столетий экосистем, последние из которых воспринимаются нами как устойчивые ландшафтные сообщества. Сукцессии такого масштаба охватывали целые геологические периоды и осуществлялись как смены типов сообществ в связи с изменениями климата, рельефа и других свойств поверхности Земли. Такая динамика отражает историю развития биосферы в целом.

Смены флоры и фауны, идущие в геологических масштабах времени, отличаются от типичных экологических сукцессий тем, что они начинаются не с заселения не занятых жизнью мест, а с перестройки внутренних связей уже сложившихся и функционирующих экосистем. Причиной смены видового состава в этом случае оказывается то обстоятельство, что медленно идущие изменения среды приводят к тому, что ряд видов теряет ранее выработанную приспособленность к условиям обитания. Они заменяются другими видами, более адаптированными к новым условиям.

Примером таких исторических смен экосистем могут быть изменения сообществ растений и животных по мере отступления ледников после крупных оледенений. Правда, в этом случае отступающие льды настолько нарушали почвенный покров, что в ряде мест сукцессия шла по первичному типу.

Известна сукцессия от широколиственных мезофильных лесов к пустыням в северной части Средней Азии, связанная с вековым ходом аридизации климата. Так, на территории Туранской низменности в палеогене и миоцене вслед за отступающим морем Тетис проникали гигрофильные и мезофильные виды флоры и фауны. Позднее сюда внедрились более ксерофильные, галофильные и псаммофильные формы, которые впоследствии постепенно сформировали устойчивые экосистемы, адаптированные по отношению к условиям ксерофизации климата, повышению засоленности почв. Параллельно возникали эфемерные виды, приспособленные к резкой сезонной смене условий обитания (Быков, 1989).

Сходным образом формировались современные типы экосистем на территории Каракумов по мере отступления древнего Арало-Каспийского моря. В наше время аналогичные процессы идут в связи с усыханием Арала — правда, исходной причиной этого является деятельность человека. Прежде всего это связано с падением уровня этого соленоводного моря-озера: к 1979 г. его акватория сократилась на 16 тыс. км<sup>2</sup>, к 1985 г. — на 19 тыс., а в последующие годы с каждым метром снижения уровня моря обнажалось до 2 тыс. км<sup>2</sup> его дна. Это вызвало резкое падение уровня грунтовых

вод — от 4 м в устье Амударьи до 6–11 м в Кызылкумах. На обсохшем дне моря преобладают солончаково-песчаные массивы. В современном процессе опустынивания этой территории ведущими факторами становятся поверхностное засоление почвы и ветровая деятельность, определившая широкий перенос солевых частиц. Все эти процессы оказывают влияние на состояние экосистем в полосе до 300 км. Солончаково-песчаные равнины на второй год после обнажения колонизируются солянками. Сюда вселяются песчанки, малый тушканчик, домовая мышь; вслед за ними появляются некоторые хищники (ласка, лисица, степной хорь). Появляются и копытные — кабан, местами — сайгак и джейран. Но уже через 3–4 года падение уровня грунтовых вод превращает эти места в пухлые солончаки, полностью лишённые растений и животных. Расширяется зона сыпучих песков и возрастает степень аридизации. Все это оказывает влияние и на прилежащие территории Кызылкумов, Приаральских Каракумов, плато Устюрт (Палваниззов, 1992).

### ■ В.5. Концепция климакса

На многих территориях появляется в конце концов сообщество, которое уже не вытесняется никаким другим столь долго, сколь остаются неизменными основные характеристики климата. Под влиянием этого последнего сообщества условия среды не изменяются так, чтобы стать непригодными для его существования. Такое сообщество может сохраняться веками, пока не изменятся какие-либо факторы (например, климат), или его не поразит болезнь, или не вмешается человек с его хозяйственной деятельностью. Это относительно устойчивое сообщество называется климаксным. Климакс — это «заключительная» фаза биогеоценотической сукцессии, находящаяся в наиболее полном единстве с биотопом или только с климатом местности.

По В.Н. Сукачеву, климакс рассматривается «только в смысле приобретения биогеоценозом в целом относительно большой замедленности в развитии».

Когда сукцессия приближается к состоянию климакса, в ней, как и во всех равновесных системах, происходит замедление процессов развития. Это положение выражается законом сукцессионного замедления: процессы, идущие в зрелых равновесных экосистемах, находящихся в устойчивом состоянии, как правило, проявляют тенденцию к снижению темпов. При этом восстановительный тип сукцессии меняется на вековой их ход, т. е. саморазвитие идет в пределах климакса или узлового сообщества. В этом случае происходят и значительные изменения общих характеристик прежде всего растительного сообщества, которые представлены в табл. 16.

Таблица 16

**Общие характеристики растений, свойственные разным стадиям сукцессии (по Р. Риклефсу, 1979)**

Характеристика	Ранние стадии	Поздние стадии
Количество семян	Много	Мало
Размер семян	Мелкие	Крупные
Распространение семян	Ветром; прилипают к животным	Под действием силы тяжести; заглатываются животными
Выживаемость семян	Длительная; покоящиеся стадии в почве	Короткая
Соотношение количества корней и побегов	Низкое	Высокое
Скорость роста растения	Высокая	Низкая
Размеры растения в целом состоянии	Мелкие	Крупные
Гневноносливость	Низкая	Высокая

При антропогенном или зоогенном поддержании какой-либо из фаз сукцессии возникают параклимаксы (нарушения, отклонения). Они связаны с тем, что разнообразие видов недостаточно для формирования среды, служащей основой нормального, естественного хода сукцессионного процесса, а сама среда резко нарушена. Чем глубже нарушения среды какого-либо пространства, тем на более ранних стадиях оканчивается сукцессия (правило степени завершенности

сукцессии) и возникает параклимакс. Так, в речных долинах Дальнего Востока может образоваться параклимакс у чозении.

Любое климаксовое сообщество не лишено тенденции развития, но оно резко замедлено. Климакс нестатичен, поскольку процессы эндогенеза не останавливаются даже при неизменном экотопе, но и экотоп может изменяться. В итоге климакс представляет собой также динамический ряд сообществ.

В климаксном сообществе в отличие от сообществ развивающихся и других нестабильных стадий минимальна или полностью отсутствует годовая чистая продукция органического вещества. Каждый последующий этап сукцессии длится дольше предыдущего, характеризуется более высоким значением отношения биомассы к единице потока энергии ( $B/P + R$ ). Это положение характеризуется правилом Г. Одума и Р. Пинкертонa, или правилом максимума энергии поддержания зрелой системы: сукцессия идет в направлении фундаментального сдвига потока энергии в сторону увеличения ее количества, направленного на поддержание системы. Это правило базируется на принципе «нулевого максимума», или минимизации прироста в зрелой экосистеме: экосистема в сукцессионном развитии стремится к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности. Это связано с тем, что разнообразие биоценоза стремится к пику на ранних или средних стадиях сукцессии, а затем снижается в климаксе.

Достижение климакса при потере одного или группы видов в результате их уничтожения (реже вымирания) не есть полное восстановление природной обстановки. Фактически это новая экосистема, т. к. в ней возникли новые связи и утеряны многие старые, сложилась иная «притертость» видов. Вернуться в старое состояние экосистема не может, ибо утерянный вид невосстановим. Основой этого является закон эволюционно-экологической необратимости: экосистема, потерявшая часть своих элементов или сменившаяся другой в результате дисбаланса экологических компонентов, не может вернуться к первоначальному своему состоянию в ходе сукцессии, если в ходе изменений произошли эволюцион-



ные перемены в экологических элементах. Если какие-то виды утеряны в промежуточных фазах сукцессии, то эта потеря может быть функционально скомпенсирована. При снижении же разнообразия за критический уровень ход сукцессии искажается и фактически климакс, идентичный прошлому, не достигается.

Для каждой природно-географической зоны удобно выделять единственный климатический климакс и различное число эдафических климаксов. Климатический климакс — это теоретическое сообщество, к достижению которого направлено все развитие экосистемы в данном районе, находящееся в равновесии с общими климатическими условиями. Такое сообщество реализуется там, где физические условия среды не столь экстремальны, чтобы изменять воздействие преобладающего климата. Там же, где рельеф местности, почва, водоемы, пожары, заболачивание и другие факторы препятствуют развитию климатического климакса, сукцессия заканчивается формированием эдафического климакса.

Существует еще и такое понятие, как катастрофический климакс. Катастрофический климакс — это терминальное состояние экосистемы, возникающее благодаря периодически появляющимся катастрофам, таким как, пожары, вредители и т. д. Природные катастрофы уничтожают климаксное сообщество и способствуют тем самым повторению сукцессии, длящейся до климаксного состояния. Подобный процесс повторяется неоднократно, и со временем возникает естественная самоподдерживающаяся система, для существования которой необходимы регулярно возникающие катастрофы. Примером может служить чапаральная растительность в Калифорнии, подверженная сезонным засухам и представляющая своеобразный пирогенный климакс. При отсутствии периодических пожаров чапараль во многих местах заменилась бы дубовым редколесьем. Но длительные засухи в прериях сменяются пожарами, которые уничтожают проростки широколиственных деревьев и дают развиваться травянистой растительности прерии.

Идеи Клементса о том, что каждой области характерен лишь один-единственный климакс, вынудила бо-

таников создать иерархию модифицированных, или прерванных серий, которым они давали названия субклимакса, преклимакса и постклимакса. Но постепенно вся эта терминология уступила место поликлимаксовой теории, признающей за многими различными типами растительности право называться климаксами в зависимости от местообитания. В 1957 г. Р. Уиттэкер, используя индекс непрерывности растительного покрова и градиентный анализ, предложил теорию мозаичного климакса, согласно которой существует некая региональная мозаика открытых климаксовых сообществ, состав которых в каждой данной местности зависит от существующих в ней особых условий среды. Мозаика климаксовых экосистем обусловлена топографическими, геоморфологическими и другими условиями среды. Так, ландшафтно-геоботаническая картосхема территории Верхнеленского участка (Восточная Сибирь) показывает, что сукцессионные ряды в долине реки Лены, в сосняках, протянувшихся вдоль нее, в лесах склонов гор и на их верхних частях составляют достаточно четкую мозаику, обусловленную сменой форм рельефа и соответственно сменой почвы и режимов увлажнения. Но это не означает, что климакс приречного леса (ельника) может сколь угодно варьировать.

Мозаичный характер растительного покрова обычен для любого климаксового сообщества, в котором происходят изменения среды, вызываемые гибелью организмов. Валка деревьев разрывает лесной полог и создает участки местообитаний, которые суше, теплее и лучше освещены солнцем, чем лесная подстилка под ненарушенным пологом деревьев. Такие прогалины часто заселяются ранними сукцессионными формами, которые сохраняются до тех пор, пока полог не сомкнется. Тем самым валка леса создает мозаику сукцессионных стадий в пределах сообщества.

В ряде специфических условий возникают переходящие климаксы, простейшим примером которых может быть сообщество временных водоемов, которые либо пересыхают летом, либо насквозь промерзают зимой, что приводит к уничтожению сообщества и возникновению каждый раз заново при восстановлении временных благоприятных условий.

Существует представление, что любая сукцессия — это циклический процесс. Цикличность изменений может быть весьма различной, подчас очень сложной, с наложением одних циклов на другие. В некоторых случаях те или иные фазы цикла сохраняются неопределенно долго, и в связи с этим процесс не выглядит циклическим.

Человек часто влияет на развитие экосистемы, препятствуя достижению ею климаксного состояния. Когда сообщество, не представляющее климатический или эдафический климакс для данной местности, поддерживается человеком или домашними животными, возникает дисклимакс, или антропогенный субклимакс. Например, чрезмерный выпас скота может породить пустынное сообщество там, где по условиям регионального климата могла бы сохраняться степь. В данном случае пустынное сообщество — дисклимакс, а степь — климатический климакс.

Итак, сукцессия — направленное развитие экосистемы, результатом которого является установление равновесия между биотическим сообществом и физической средой. В процессе сукцессии видовые популяции организмов и типы функциональных связей между ними закономерно, периодически и обратимо сменяют друг друга.

Изучение сукцессии позволяет сформулировать четыре основных экологических принципа. Во-первых, сукцессия происходит в одном направлении; виды, наделенные способностями к колонизации — быстрым ростом и большой выносливостью к условиям среды в нарушенных или вновь возникающих местообитаниях, — сменяются видами с более медленным ростом и высокой способностью к конкуренции. Во-вторых, сукцессионные виды самой своей структурой и деятельностью изменяют окружающую среду, нередко на собственную гибель и на благо другим видам. В-третьих, климаксное сообщество не есть нечто единое, а представляет собой в каждом данном месте одну из точек в непрерывном ряду возможных климаксных формаций, на характер которых оказывают влияние климат, рельеф, почва, пожары и деятельность животных. В-четвертых, климакс может представлять собой изменчивую

мозаику сукцессионных стадий, поддерживаемую локальными воздействиями ветра, мороза или других факторов смертности в пределах сообщества.

Сукцессионные изменения — присущая растительности реакция на нарушение среды, всегда приводящая к восстановлению определенной растительной формации, характерной для данного местообитания. Сукцессия происходит путем полного замещения популяций некоторых видов популяциями других, а поэтому ее нельзя сравнивать с гомеостатическими реакциями отдельного организма. Тем не менее климатским сообществам присуща некоторая внутренняя устойчивость структуры и функции, представляющие собой частью сумму гомеостатических свойств организма и реакций популяции, а частью — свойство самого сообщества, вытекающее из его организации.

### ■ 9.1. Понятие о биоразнообразии и факторы, влияющие на него

---

Важнейшей характеристикой любой системы является разнообразие, которое отражает ее сложность и структурированность. Биологическое разнообразие — одно из основных фундаментальных понятий в биологии в целом и в ее отдельных отраслях.

Термин «биологическое разнообразие» обозначает разнообразие живых организмов, населяющих нашу планету, и разнообразие экологических комплексов, частью которых они являются. Разнообразие форм и процессов жизни проявляется на молекулярно-генетическом, популяционном, таксономическом и ценотическом уровнях организации.

*Генетическое* разнообразие подразумевает генетические вариации внутри вида и между видами. Это вся генетическая информация, которая содержится во всех растениях, животных и микроорганизмах на Земле. Генетическое разнообразие внутри вида помогает приспособиться к новым вредителям и болезням, к изменениям среды обитания, климата и сельскохозяйственных методов. *Видовое* разнообразие — это общее число видов, обитающих на данной территории.

*Экосистемное* разнообразие — общее число экосистем и независимых сообществ с их физической окружающей средой. Экосистемы включают такие естественные сообщества, как травянистые экосисте-

мы, мангры, коралловые рифы, болота, тропические леса, а также сельскохозяйственные экосистемы, которые зависят от человека и содержат определенный набор животных и растений.

В целом число видов можно представить формулой:

$$S = \alpha \cdot \beta \cdot \gamma,$$

где  $\alpha$  — разнообразие видов в сообществах;  $\beta$  — разнообразие сообществ;  $\gamma$  — разнообразие биомов.

На биологическом разнообразии базируются механизмы устойчивости биоты на всех ее уровнях — от молекулярного до экосистемного биосферного.

Все природные системы являются открытыми самоорганизующимися системами, способными существовать при постоянном обмене с окружающей средой. Для поддержания гомеостаза экосистема нуждается в поступлении из окружающей среды трех потоков: энергетического, материального и информационного. Причем в соответствии с законом максимизации энергии и информации наилучшими шансами на самосохранение обладает та система, которая в наибольшей степени способствует поступлению, выработке и эффективному использованию энергии и информации. Стратегия развития экосистемы направлена на более эффективное использование ресурсов среды, которое становится возможно при условии усложнения структуры биотического сообщества, увеличения разнообразия жизненных форм и соответствующих им экологических ниш.

Биологическое разнообразие мира живых организмов представляет собой большую ценность по экологическим, генетическим, социальным, экономическим, научным, образовательным, культурным, рекреационным и эстетическим причинам.

Биологическое разнообразие, однако, значительно уменьшается в связи с определенными видами деятельности человека, и очень важно предвидеть, предупредить и устранить причины этого уменьшения.

Первой в ряду причин, действующих на разнообразие, называют эволюционное время. С увеличением возраста сообществ, в которых живут виды, разнообразие животного мира возрастает. В умеренных зонах, особен-

но в Северном полушарии, местообитания бедны видами, т. к. вследствие четвертичного оледенения и других геологических помех виды животных имели слишком мало времени для адаптации и полного освоения среды обитания. В тропиках же сообщества отличаются высоким разнообразием, поскольку они долгое время не испытывали внешних воздействий, и эволюция шла беспрепятственно, что и привело к видовому богатству.

Самой распространенной из всех гипотез считается та, которая связывает видовое богатство с *устойчивостью климата*, т. е. с его незначительными колебаниями по сезонам. Именно таким является климат тропиков, особенно экваториальная зона. Среда с устойчивым климатом благоприятствует специализированным видам, занимающим узкие экологические ниши. Значит, на одной площади может уместиться больше видов, не конкурирующих из-за доступных ресурсов.

Важное значение имеет и *сложность структуры местообитаний, пространственная гетерогенность*. Например, в лесу (многоярусная структура) живет больше птиц, чем на лугу. Для морских животных, обитающих в приливной зоне, где дно состоит из частиц различных размеров, разнообразие видов беспозвоночных животных богаче, чем на том же мелководье с однообразным илистым дном.

Видовое разнообразие может определяться *продуктивностью местообитаний*. В более продуктивных экосистемах пищи больше и она разнообразнее, поэтому возможности для специализации потребителей существенно шире, чем в малопродуктивных местообитаниях.

Различные группы организмов имеют разные корреляции с факторами окружающей среды, поэтому разнообразие — это итог противоречий, компромисс между генетически заложенным потенциалом формообразования и ресурсами среды. Эволюция разнообразия является самодвижущимся процессом, она создает предпосылки для дальнейшего развития разнообразия; поэтому можно утверждать, что разнообразие порождает разнообразие по принципу обратной связи.

## ■ 9.2. Эволюция биоразнообразия

В истории органического мира были периоды нарастания и спада биоразнообразия, когда на арену жизни выходили одни группы организмов, сменяя другие. Виды животных и растений постоянно изменяются — эволюционируют. Свойства биологического разнообразия — дискретность видов и адаптации организмов к условиям существования — являются следствиями эволюционного процесса.

Процесс биологической эволюции скрыт от человеческих глаз: наша жизнь слишком коротка, чтобы увидеть его. Тем не менее различными отраслями биологии накоплено множество доказательств эволюции.

Экологические ниши, которые занимали животные и растения, вымершие в результате природных катаклизмов, заполняются новыми видами за одинаковое время и вне зависимости от общего ущерба, причиненного биосфере.

Американские экологи Джеймс Кирчнер и Энн Вейль пришли к этому выводу на основе палеонтологических данных о нескольких природных катастрофах, случившихся на протяжении последних 530 миллионов лет. Крупнейшая из них, имевшая место в конце Пермского периода, уничтожила более 95 % видов, населявших нашу планету. Упомянутые исследователи доказали, что процесс восстановления биологического разнообразия каждый раз требовал около десяти миллионов лет.

В конечном итоге большинству видов рано или поздно суждено вымирание. Некоторые из них преобразуются в более продвинутые в эволюционном отношении типы, но большинство в конце концов не может приспособиться к постоянно возникающим новым условиям среды или конкурировать с более адаптированными организмами и вымирает. Например, в семействе Equidae (лошади) с момента появления первого вида и до наших дней из 18 родов вымерло 17, т. е. 90 % всех видов.

Если учесть, что число ныне живущих видов составляет около 1 % числа всех ранее живших на земном шаре, то становится очевидным, что вымирание



представляет собой одно из наиболее ярко выраженных эволюционных явлений. Настоящие причины вымирания какого-либо ископаемого вида, скорее всего, так и не будут достоверно установлены. Но массовые вымирания, приходящиеся на конкретные отрезки геологической истории, без сомнения, были связаны с большими изменениями в окружающей среде.

Средняя продолжительность жизни того или иного вида составляет приблизительно 5 млн лет, т. е. «базовая» скорость исчезновения составляет 1 вид в год. Сегодня эта скорость, обусловленная деятельностью человека, в сотни раз выше.

### ■ 9.3. Биологическое разнообразие России

Россия занимает северную часть Евразии и расположена в пределах нескольких природных зон.

Основная часть территории государства приходится на равнины и низкогорья, поэтому биологическое разнообразие страны ниже, чем любой аналогичной по площади территории в других частях света. Но благодаря огромным пространствам животный и растительный мир России все же очень разнообразен и по данному показателю превосходит, например, Европу.

Основные центры разнообразия (и, как принято считать, происхождения) флоры и фауны лежат за пределами России, южнее. Практически по любому показателю разнообразия выделяются Кавказ, горы юга Сибири, Приморье, тогда как огромные территории Сибири и Европейского Севера отличаются бедностью своих флор и фаун.

Арктическая и таежная флора и фауна достаточно оригинальны, но не богаты своими специфическими видами. Очень короткий вегетационный период, резкие сезонные смены освещенности, низкие температуры и мерзлые грунты, очень высокое обилие определенных групп животных в отдельные сезоны (некоторые двукрылые в южных и типичных тундрах) или отдельные годы (лемминги) — все это создает своеобразную обстановку и формирует довольно узкий спектр возможностей. Среди растений преобладают лишайни-

ки и мхи, среди высших доминируют подушечные формы, древесные представлены кустарничками. Для животных характерны хорошая теплоизоляция, сжатые сроки размножения. Многие животные могут совершенно не размножаться в неблагоприятные годы и, наоборот, приносить очень большое количество потомков в благоприятные. Число видов конкретной флоры (то есть полный список видов на территории 100 км<sup>2</sup>) обычно не превышает 200, чаще всего составляя 50 — 150. Фауна гнездящихся птиц состоит обычно не более чем из 65 видов. Богатство собственно тундровой флоры и фауны выше всего на востоке континента, где происходит обогащение за счет американских тундровых видов.

Основные пространства России занимает таежная зона. Это зона господства бореальных хвойных лесов. В настоящее время на значительной части своей площади благодаря человеку хвойные уступили (по гарям и вырубкам) места вторичным мелколиственным лесам, а на западе и юге зоны значительные массивы распались. Специфическая таежная флора и фауна наиболее богата на востоке — в северном Приамурье. Но, как уже отмечалось, на западе в тайгу проникает (особенно по мелколиственным лесам и полям) масса широко распространенных и европейских видов растений и животных. Поэтому общие показатели разнообразия растут в направлении на запад. Конкретная флора в северной и средней тайге обычно составляет 200 — 300 видов, на юге может достигать 400. Фауна птиц на большей части тайги состоит из 80 — 150 видов, на юге может достигать 200.

Европейские смешанные и широколиственные леса, а также лесостепь в настоящее время наиболее сильно трансформированы человеком. Когда-то доминировавшие дубравы, чередовавшиеся в лесостепи с северными степями, на большей части исчезли — их заменили поля. В подзоне смешанных лесов леса сохранились лучше, но и здесь на смену хвойно-широколиственным в массе пришли мелколиственные и соновые леса, вторичные по гарям и вырубкам.

Флора района имеет достаточно четкую зональную градиацию разнообразия — на севере подзоны смешанных лесов она дает значения порядка 400 видов, а в

лесостепи этот показатель возрастает до 700 видов. Фауна птиц, напротив, гораздо более монотонна и обычно дает 150—200 гнездящихся видов.

Смешанные и широколиственные дальневосточные леса представлены исключительно в бассейне Амура. Это одни из богатейших биомов России. Дело в том, что на Дальнем Востоке, в отличие от большинства южных границ России, нет преград для расселения богатейшего китайского флористического и фаунистического центра разнообразия. Конкретная флора здесь обычно составляет 700—800 видов, фауна птиц — 200 (рис. 23).

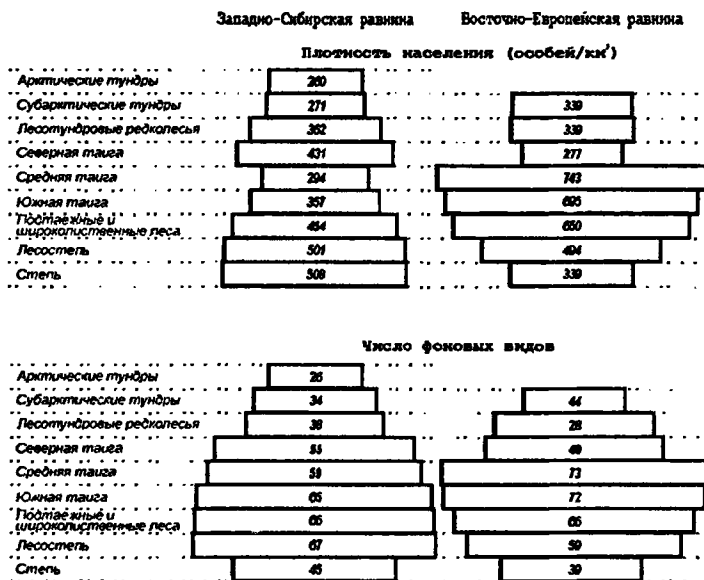


Рис. 23. Зональные изменения видового богатства и плотности летнего населения птиц Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнин

Степи России только ради исторической справедливости можно сегодня называть степями — практически все они распаханы, лишь местами разбросаны микроскопические участки заповедной степи, и по неудобьям до сих пор можно видеть ковыли. Древний облик

ковыльных степей с лесными колками, зарослями дикой вишни и т. п. сохранился лишь в описаниях старых путешественников. В настоящее время почти всюду в российских степях 90 % встреченных растений или животных скорее всего окажутся особями широко распространенных видов, которые предпочитают соседство человека или разносятся им.

Фауна различных групп животных степей формировалась по-разному. Например, степная фауна млекопитающих вполне оригинальна и богата (для данного класса) степными эндемиками (суслики и т. п.). Конкретная флора европейских степей может достигать 900 видов, тогда как сибирских — не превышает 500. Фауна птиц довольно закономерно падает от 200 видов на севере до 130 на юге зоны.

Даурские степи сохранились лучше европейско-сибирских. Имея более расчлененный рельеф, они отличаются большим разнообразием условий. Кроме того, наряду с широко распространенными (обычно средиземноморскими по происхождению) видами открытых пространств здесь большую роль играют виды монгольского пустынно-степного флористического и фаунистического центра разнообразия. Поэтому все показатели видового разнообразия здесь выше, чем на западе. Конкретная флора здесь состоит из 700—800 видов, фауна птиц — из 180—220 видов.

Полупустыни и пустыни в России занимают очень ограниченные территории в Астраханской области, Калмыкии и Дагестане. Они представляют собой крайне обедненный в флористическом и фаунистическом отношении дериват туранских пустынь, не имея никаких своеобразных черт.

Горы юга Сибири. От Алтая до Приамурья вдоль границ России тянется горная страна. Она служит разделом между таежной Сибирью и пустынно-степной Центральной Азией. Вследствие своего положения эти горы имеют уникальное сочетание типов вертикальной зональности — здесь имеются и альпийско-лесной, и альпийско-степной типы зональности. Кавказ отличается высоким биологическим разнообразием в силу крайнего разнообразия собственных условий — здесь и сложная система вертикальной пояс-

ности, и существенные изменения увлажненности — от влажных субтропиков на западе до полупустыни на востоке.

Конкретные флоры здесь самые богатые в России — 1000 видов, причем, особенно богаты они в восточной части, где условия более разнообразны и наряду с альпийско-лесным имеется альпийско-степной тип поясности.

Биологическое разнообразие водоемов России имеет в общем сходные с сухопутными местообитаниями особенности. Резким отличием является особое положение озера Байкал, которое считается особой гидробиологической областью в силу обилия эндемичных семейств, родов и видов его гидробионтов.

Другое отличие — высокая продуктивность и биологическое разнообразие фауны водоемов сибирских степей и лесостепей. Эти водоемы и их фауна и флора весьма своеобразны в том отношении, что они имеют крайне динамичный характер — по мере прохождения климатических циклов они могут полностью высыхать, менять характер засоления, трофность и соответственно видовой состав гидробионтов.

Биологическое разнообразие морей, омывающих Россию, максимально на юге Тихоокеанского бассейна и постепенно снижается на север. Биологическое разнообразие морей Северного Ледовитого океана снижается как с востока, так и с запада, достигая минимума у берегов Таймыра. Минимальным биологическим разнообразием отличается Черное море с его глубинным сероводородным горизонтом.

#### 9.4. Антропогенное воздействие на биоразнообразие

Человек оказывает воздействие на все факторы биоразнообразия — пространственно-временную разнородность условий, структуру экосистем и их устойчивость. Снижение *пространственной неоднородности* выражается в выравнивании рельефа на урбанизированных территориях, сведении лесов, распашке степей, осушении болот, интродукции заносных видов, вытесняющих местные и т. д.

Влияние человека на временные факторы проявляется в многократном ускорении естественных процессов, таких, как опустынивание или усыхание внутренних морей. Достаточно общепризнанным является положение, что в последнее время биологическое разнообразие Земли драматически снижается. По разным оценкам, вследствие влияния человека исчезновение видов сейчас идет в 50—100 раз более быстрыми темпами, чем ранее. Воздействие человека на глобальный климат дестабилизирует биосферные ритмы.

Одна из серьезнейших причин уменьшения биоразнообразия — *фрагментация местообитаний* и сокращение тем самым общей площади обитания видов. Это приводит к разрушительным реакциям цепного типа, в результате которых изменяются сложившиеся в течение веков соотношения между массовыми и малочисленными видами. Под воздействием хозяйственной деятельности увеличивается доля массовых, так называемых сорных видов, и уменьшается доля редких.

Изъятие биологических ресурсов превращается в фактор, влияющий на *направленность эволюции видов*, форсируя естественные колебания численности и давая преимущества генотипам с ускоренным половым созреванием и высоким репродуктивным потенциалом.

Использование *интенсивной технологии в сельском хозяйстве, внедрение монокультурных посевов* привело к тому, что только 20 видов растений (из 220 000) составляют более 90 % рациона человечества. За последние 80 лет 97 % всего разнообразия овощей в США (где такие процессы наиболее интенсивны) исчезло. Из 7000 сортов яблок осталось 900. Теперь существует 330 разновидностей груш, тогда как было 2600. Даже в Индии, где 50 лет назад было 30 000 сортов риса, сейчас 75 % культуры представлено 10 сортами.

*Генная инженерия* представляет большую опасность для экосистем и биоразнообразия в связи с увеличением риска распространения генетического загрязнения путем перекрестного опыления полей с генетически модифицированными культурами (ГМ-культурами). Пчелы и другие насекомые-опылители, ветер, дождь,

птицы, перенося пыльцу модифицированных растений на соседние поля, заражают посевы в хозяйствах, где применяются классические и «органические» технологии.

В Швейцарии компания «Novartis» признала, что возможная причина генетического загрязнения импортной немодифицированной кукурузы летом 1999 г. — соседство с полями, занятыми ГМ-культурой. Это же может быть причиной появления суперсорняков — растений, исходно не являвшихся мишенью генной инженерии, но путем перекрестного опыления получивших устойчивость к антибиотикам, гербицидам (пестицидам). Генетическое загрязнение более непредсказуемо, нежели химическое, т. к. оно переносится живым материалом, который может плодиться, мигрировать и мутировать. Однажды выпустив, уже невозможно будет загнать ГМ-объекты обратно в лабораторию или на поле.

Первые такие сорняки уже появились. Гербицидоустойчивый ГМ-рапс распространил ген устойчивости на родственные виды, такие, как дикая горчица.

Супервредители тоже скоро появятся, как видно по быстрому приобретению устойчивости коробочным (хлопковым) червем, живущим на Вt-вариантах кукурузы и хлопка. Некоторые ГМ-виды, как только оказываются на свободе, тут же выживают немодифицированных конкурентов, как, например, недавно выведенный экзотический ГМ-карп, вдвое больший и вдвое прожорливый по сравнению с диким видом, который вскоре встал на вершину пищевой цепи, поставив своих конкурентов под угрозу вымирания.

В 1999 г. исследователи университета Корнелл открыли, что пыльца Вt-кукурузы ядовита для бабочек-монархов. Растет количество свидетельств того, что ГМ-культуры плохо воздействуют на полезных насекомых, включая божьих коровок и златоглазок, а также полезных микроорганизмов, пчел и, возможно, птиц.

Существенный антропогенный пресс на экосистемы ряда регионов России привел к тому, что некоторые виды растений и животных резко снизили свою численность. Ряд видов просто исчезли. С установлением фактов исчезновения существуют определенные

трудности — для малоиспользуемых и малозаметных видов оно проходит часто незамеченным; кроме того, доказать наличие чего-то всегда легче, чем отсутствие. Хорошо известно, что в историческое время на территории России исчезли тур и тарпан, лишь в питомниках сохранился зубр. Как всегда, наиболее пострадала оригинальная островная фауна — на Командорских островах полностью вымерли стеллерава корова и стеллеров баклан, перестали гнездиться канадская казарка и белоголовый орлан.

Кроме того, в силу особенностей биологического разнообразия России многие виды заходят на нашу территорию лишь краем (обычно северным, реже — западным) своего ареала и поэтому, не будучи редкими в пределах всего видového ареала, являются регионально редкими для территории России.

В настоящее время государство имеет официальный документ по редким и исчезающим видам растений и животных — *Красную книгу*. Первое издание Красной книги (тогда еще в РСФСР) было предпринято в 1983 г. Список внесенных в Красную книгу растений с тех пор официально не пересмотрен, для животных утвержден официальный список для второго издания Красной книги.

Из примерно 3000 видов лишайников России в Красную книгу внесено 27. Следует отметить, что эти материалы далеко неполны. Флора лишайников, распространение отдельных их видов изучены для территории России также недостаточно, особенно если учесть их высокую роль в формировании арктических, субарктических и бореальных экосистем. К тому же лишайники весьма чувствительны к внешним воздействиям, особенно загрязнению воздуха, что делает их особенно уязвимыми. Это же свойство заставляет рассматривать группу как важный индикатор общего состояния природной среды.

Флору мхов в России сейчас оценивают в 1370 видов, из которых 22 занесены в Красную книгу России. Но флора мхов изучена еще хуже, чем лишайников, поэтому эти данные имеют прикидочный характер.

По современным оценкам флора сосудистых растений России составляет 11 400 видов, причем ее ин-



вентаризация далеко неполна. В Красную книгу внесено 440 видов покрытосеменных, 11 видов голосеменных и 10 видов папоротникообразных растений, т. е. 4 % флоры. Эксперты считают, что реально той или иной степени опасности подвергается не менее 2—3 тыс. видов сосудистых растений. Обилие видов сосудистых растений, внесенных в Красную книгу России, достаточно оригинально. Помимо максимумов в центрах повышенного биологического разнообразия, куда заходят виды с сопредельных территорий (Кавказ, горы юга Сибири, Приморье, Сахалин и Курилы), имеются и региональные центры, не имеющие аналогов у других групп.

Повышенное число редких видов растений характерно для степной зоны (обычно 15—30 видов), что, безусловно, обусловлено ее глубокой антропогенной трансформацией. Локальный максимум существует на Чукотке (11 видов) за счет проникновения сюда ряда американских видов, а также на южных берегах Финского залива и его островах (27 видов), где произрастает значительное число западноевропейских растений. На огромных пространствах Северной Сибири количество редких видов растений неизвестно. Максимальное число редких видов растений наблюдается в Приханкайской низменности — 66 и на западной оконечности российской части Кавказа — 65.

Фауна беспозвоночных животных России до сих пор изучена очень слабо. Практически по всем классам мы имеем лишь оценку общего числа видов. В настоящее время число видов беспозвоночных России оценивается в 135,2 тыс., из которых на членистоногих приходится 120 тыс., в том числе на насекомых — 100 тыс. В первом издании Красной книги России было 49 видов беспозвоночных животных, в списке ко второму изданию — уже 155. Однако этот список скорее отражает уровень изученности отдельных групп беспозвоночных животных, чем реальную ситуацию с угрожаемыми видами. Так, из 128 видов насекомых 85 приходятся на жуков и бабочек — безусловно, наиболее изученных и заметных насекомых. С другой стороны, в списке отсутствуют паукообразные, хотя уязвимость этих животных при пестицидном загрязнении

среды известна. Поэтому данный список представляет собой первое приближение к выявлению реальной картины уязвимой фауны беспозвоночных России.

Позвоночные животные России изучены несоизмеримо лучше, по всем классам мы имеем достаточно надежные инвентаризации фаун. В фауне России (за исключением морских рыб) отмечен 1471 вид позвоночных животных, из которых 270 видов (18,4 %) предполагается внести во второе издание Красной книги России.

Млекопитающие России также хорошо изучены. Их фауна состоит из 320 видов, что составляет лишь 7 % видового разнообразия класса. 22 (6,9 %) вида эндемичны для России.

Во второе издание Красной книги России предполагается внести 65 видов (20,3 %) млекопитающих, что свидетельствует о неблагоприятной ситуации для популяций зверей в России.

Редкие виды млекопитающих сосредоточены почти исключительно в Приморье, на Кавказе и в горах юга Сибири. Вне этих территорий нет регионов, где обитало бы более 3 редких видов, а огромные пространства тайги и тундры вообще таковых не имеют. Максимально разнообразие в Приморье — до 9 видов, на Кавказе — до 8, на юге Сибири — до 6.

## ■ 9.5. Стратегия сохранения биоразнообразия

Сокращение естественной биоты в объеме, превышающем пороговое значение, лишает устойчивости окружающую среду, которая не может быть восстановлена только за счет создания очистных сооружений и перехода к безотходному производству.

Приоритетным оказывается в этом плане сохранение биологического разнообразия, объема разнообразия, объема естественной биоты и устойчивости биосферы. Это дает основу для реализации защиты от экологических опасностей личности, общества, государства, человечества и природы в целом. Экологическая безопасность может быть реализована лишь как система мер, представляющая совокупность социальных

(в том числе и законодательных), технико-технологических, медицинских, биологических и иных мероприятий, направленных на поддержание баланса (равновесия) между биосферой и антропогенными, а также естественными внешними нагрузками.

Охрана системы высшего уровня в известной мере обеспечивает сохранение ее компонентов, часть из которых мы не знаем или знаем в самых общих чертах.

Задача отечественных ученых — разработка концепции устойчивого развития экосистем, расположенных на территории России, и внесение посильного вклада в гармоничное развитие планеты.

Путем конструирования наиболее благоприятных структур ландшафтов можно добиться стабилизации биологического разнообразия как в отношении к экосистемам, так и в отношении к различным видам флоры и фауны. Ныне в России сложился уникальный исторический момент, когда можно передавать земли в частное владение с определенным статусом использования. Для этого необходимы продуманные законы о земле и система планирования и развития *экологической инфраструктуры ландшафта*.

Экологическая инфраструктура ландшафта — это пространственно сопряженная, иерархически устроенная и управляемая система земель (необязательно естественных и не используемых человеком), которые позволяют территории поддерживать ее экологическое здоровье.

Экологическая инфраструктура должна поддерживаться государством при помощи как административных, так и экономических рычагов воздействия. Предлагается введение в пользование земель, имеющих особый статус. Эти земли должны находиться в щадящих видах использования (лес, луг, степь) и примыкать друг к другу, образуя пространственно сообщающуюся систему. Целью такого выделения земель является климаторегулирование, поддержание биоразнообразия, уменьшение эрозионной опасности, увеличение долговременной компоненты почвенного плодородия, комфортность ландшафта для проживания человека, поддержание на определенном уровне продукционного потенциала территории.

Этические принципы, диктующие необходимость сохранения биоразнообразия, долгое время вступали в конфликт с экономическими интересами хозяйственной деятельности людей. Долгое время это противоречие казалось неизбежным. Однако постепенно пришло понимание необходимости сохранения, по крайней мере тех компонентов биоразнообразия, от которых зависит качество среды обитания человека. Стало очевидным значение эталонов природы для восстановления биологических ресурсов, пополнения генофонда и нормирования воздействий. Развитие биотехнологий показало возможность использования неприметных компонентов биоразнообразия как доноров генетического материала. И наконец, люди проявили готовность оплачивать свои этические, эстетические и познавательные потребности, тем самым сделав их удовлетворение экономически выгодным.

Трудами многих биологов удалось показать, что функционирование и само стабильное существование биосферы, в которой протекает жизнь людей, зависят от совершенства регуляции проходящих в биосфере процессов. А оно может осуществляться только через разнообразие. Осознание этого вывода привело к подписанию *Конвенции по биологическому разнообразию*, основными целями которой являются:

- сохранение биологического разнообразия Земли, как наземного, так и водного, включая растения, животных и микроорганизмы;
- содействие устойчивому, рациональному использованию биологических ресурсов;
- организация справедливого и равноправного распределения доходов, возникающих за счет использования генетических ресурсов.

Участники Конвенции по биологическому разнообразию, т. е. страны, законодательные органы которых ратифицировали этот документ и признали его в качестве международного закона, должны принять ряд мероприятий по его выполнению:

- разработать национальную стратегию по сохранению и устойчивому использованию биологических ресурсов;

- создать образовательные и научно-исследовательские программы;
- поддерживать образование общественности и формировать общественное мнение по этой проблеме;
- проводить экологическую экспертизу перед началом реализации любого проекта, который может привести к снижению биологического разнообразия;
- содействовать техническому и научному сотрудничеству между участниками Конвенции.

Конвенция создала финансовый механизм для поддержки этого процесса, и в качестве организационной структуры для работы этого механизма был определен Глобальный экологический фонд (ГЭФ).

Опираясь на Конвенцию, ГЭФ разработал Рабочую стратегию в области биологического разнообразия, которой он руководствуется при отборе проектов для финансирования.

Основными стратегическими положениями для финансируемых ГЭФ проектов по сохранению глобального биологического разнообразия являются:

- внедрение принципов охраны природы и устойчивого развития в национальные и, где это возможно, региональные планы и стратегии развития;
- содействие охране природы и устойчивому управлению использованием экосистем на примере целенаправленных и экономически эффективных проектов;
- сочетание, где это возможно, усилий по достижению глобальных результатов по сохранению биологического разнообразия с работой по другим направлениям, в первую очередь таким, как деградация земель, опустынивание, сведение лесов;
- создание портфеля проектов, в котором были бы представлены основные, наиболее важные для сохранения биологического разнообразия экосистемы;
- финансируемая ГЭФ деятельность должна быть направлена на помощь странам-получателям в достижении согласованных целей по сохранению биологического разнообразия планомерным и экономически эффективным образом.

19 декабря 1994 г. Генеральная Ассамблея провозгласила *29 декабря* — день вступления в силу Конвенции о биологическом разнообразии — *Международным днем биологического разнообразия*.

15 — 26 мая 2000 г. в г. Найроби (Кения) состоялась *V Конференция сторон Конвенции о биологическом разнообразии*, в которой приняли участие делегации более 170 стран, включая Россию. Принята долгосрочная программа работы по теме «Биоразнообразие и сельское хозяйство», подписан протокол по биобезопасности, регулирующий вопросы безопасного трансграничного перемещения, обработки и использования генетически измененных организмов.

Поскольку наибольшее биологическое разнообразие обнаружено в экосистемах более бедных стран «Юга», Конвенция признает, что экономически развитые страны «Севера» должны сделать дополнительный вклад, включая финансовый, для поддержки развивающихся стран в их работе по выполнению требований Конвенции, в связи с чем 22 августа 2000 г. «Консервейшн интернэшнл» (КИ), Всемирный банк и Глобальный экологический фонд (ГЭФ) выступили с совместной инициативой о создании учрежденного сегодня 150-миллионного Фонда, целью которого является усиление защиты биологического разнообразия в «горячих точках» развивающихся стран.

В настоящее время участниками Конвенции о биоразнообразии являются 188 государств из 194 стран мира, которые взяли на себя обязательства стремиться к сохранению биологического разнообразия жизни на Земле.

#### *События:*

Генеральная Ассамблея Организации Объединенных Наций провозгласила 22 мая Международным днем биологического разнообразия (МДБР), чтобы углубить понимание вопросов биоразнообразия и повысить осведомленность о них. Тема МДБР 2007 г. определена как «Изменение климата и биологическое разнообразие». Она перекликается с общей темой 2007 г., объявленного Международным полярным годом.

Материалы о проведении Международного дня биологического разнообразия смотрите на сайте <http://>

[www.biodiv.org/programmes/outreach/awareness/biodiv-day-2007.shtml](http://www.biodiv.org/programmes/outreach/awareness/biodiv-day-2007.shtml)

20–31 марта 2005 г. состоялась 8 Конференция Сторон Конвенции о биологическом разнообразии в городе Куритиба (Бразилия).

В России регулярно проводятся конференции по соответствующей теме:

– Межрегиональная научно-техническая конференция «Биоразнообразие лесных экосистем Европейского Северо-Востока России».

– Международная конференция «Большие морские экосистемы России в эпоху глобальных изменений (климат, ресурсы, управление)».

**Законодательство:**

Федеральный закон «Об особо охраняемых природных территориях» от 14 марта 1995 г. N 33-ФЗ (с изменениями от 30 декабря 2001 г.). Источник: Законодательная база Российского Регионального Экологического Центра (г. Москва)

Федеральный закон «О животном мире» от 24 апреля 1995 г. N 52-ФЗ. Источник: Законодательная база Российского Регионального Экологического Центра (г. Москва).

Федеральный закон «О карантине растений» от 15 июля 2000 г. N 99-ФЗ. Источник: Законодательная база Российского Регионального Экологического Центра (г. Москва).

3–4 июля 2006 г. в Москве состоялся форум «Гражданская восьмерка», в итоговых документах которого были даны следующие рекомендации к саммиту «большой восьмерки» в г. Санкт-Петербурге: «Биологическое разнообразие: срочная необходимость в усилении международного сотрудничества»:

Мы, участники форума «Гражданская восьмерка», приглашаем страны Восьмерки безотлагательно уделить внимание глобальным проблемам сохранения и устойчивого использования биологических ресурсов. В особенности мы поддерживаем совместные усилия по борьбе с нелегальными рубками, предпринятые лидерами стран Восьмерки в 2000 г. на Окинаве (Япония), в результате чего был создан новый международный

механизм — Переговорный процесс по совершенствованию законодательства и практики правоприменения в лесном секторе (FLEG). Мы призываем лидеров Восьмерки развивать достигнутый успех и, на его основе, обратить пристальное внимание на будущее биологических ресурсов и критически важных экосистем.

Мировое разнообразие биологических ресурсов гарантирует благосостояние миллиардов людей, в том числе в странах Восьмерки, и обеспечивает критически важные экосистемные услуги, такие как чистая вода и продовольствие. В то же время, согласно «Индексу живой планеты», разработанному Всемирным фондом дикой природы, мы продолжаем терять экосистемы и их услуги с увеличивающейся скоростью. Природная способность планеты к поглощению и компенсации антропогенных воздействий стремительно снижается. При продолжении этих тенденций, как показали результаты Оценки экосистем на пороге тысячелетия, мы столкнемся с угрозой нарушения глобального баланса, обеспечиваемого услугами природных экосистем, что приведет к невиданным экономическим и социальным потерям уже в ближайшем будущем. Ситуация усугубляется значительным сокращением расходов на охрану природы.

Мы призываем лидеров Восьмерки предпринять немедленные действия для поворота вспять этих тенденций, а именно:

1. Действовать проактивно и усилить свое сотрудничество в рамках Конвенции о биологическом разнообразии в целях выполнения задач 2010 г., включая «Программу работ по охраняемым территориям». Выделять адекватные ресурсы для ее выполнения в своих странах и оказывать помощь развивающимся странам и странам с переходной экономикой в достижении этих целей.

2. Поддержать развитие систем управления природопользованием на основе принципов экосистемного подхода, уделив специальное внимание анализу результатов и рекомендаций «Оценки экосистем на пороге тысячелетия» ООН. Обеспечить разработку и применение механизмов вовлечения коренных и местных сообществ в систему принятия решений по использованию природных ресурсов на территориях их проживания.



3. Пересмотреть политику в отношении порочных субсидий и иных экономических механизмов, чтобы исключить стимулирование неустойчивого использования биологических ресурсов.

В частности, пересмотреть политику ЕС по субсидированию рыболовного флота и воздержаться от подобных субсидий со стороны иных развитых стран, поскольку морские биологические ресурсы предельно истощены.

4. Инициировать в рамках Конвенции о биологическом разнообразии подготовку международного соглашения по экономическим механизмам сохранения и устойчивого использования экосистемных услуг.

Такое соглашение может базироваться на оценке «экологического следа» стран и их вклада в поддержание экосистемных услуг, и может предусматривать финансовые и экономические механизмы, сходные с применяемыми в рамках Киотского протокола РКИК.

5. Ввести оценки экологических компонентов устойчивого развития, как важного природного капитала и внедрять систему мер стимулирования сохранения и неистощительного использования биоразнообразия.

Прогресс в направлении достижения устойчивого развития срочно требует достоверных оценок экологической составляющей. В настоящее время оцениваются только экономические (например, ВВП) и до некоторой степени социальные (например, уровень бедности, образование) параметры. Существует ряд примеров комплексных оценок экологического компонента устойчивого развития (например, индекс устойчивости Всемирного банка, Индекс живой планеты, экологический след, «зеленый» ВВП), но они до сих пор не интегрированы в глобальные и национальные системы оценок и принятия решений.

6. Не допускать реализации крупных хозяйственных проектов (в том числе трансграничных и имеющих международное значение) на территориях, особо важных для сохранения биологического разнообразия.

7. Уделить в повестке будущих заседаний Восьмерки специальное внимание биоразнообразию мирового океана, в особенности проблемам рыболовства, использования ресурсов шельфа и созданию репрезентативных систем морских охраняемых районов.

8. Взять на себя обязательства по увеличению международной финансовой поддержки сохранения биоразнообразия, в особенности через Конвенцию о биологическом разнообразии и Глобальный экологический фонд, а также путем интеграции вопросов экологической устойчивости в официальные программы помощи развитию.

9. Способствовать повышению осведомленности общественности и реализации образовательных программ в области сохранения и неистощительного использования биоразнообразия в рамках Декады ООН по образованию для устойчивого развития.

**■ 10.1. Понятие нагрузки и устойчивости экосистем**

---

Понятие устойчивости экосистем не имеет пока однозначного толкования. Под устойчивостью, например, понимается постоянство характеристик системы во времени (Дьяконов, 1974; Светлосанов, 1986), способность экосистем не изменяться под внешней нагрузкой и быстро восстанавливаться после снятия нагрузки (Дашкевич, 1984; Одум, 1986), соотношение между мерой изменения требуемых свойств системы и мерой соответствующего воздействия (Левич, 1976). М.А. Глазовская (1983) рассматривает устойчивость как способность системы к сохранению нормального функционирования путем самоочищения от продуктов техногенеза, а А.Д. Арманд (1975, 1983) отождествляет понятие устойчивости с механизмом обратной отрицательной связи как «простейшей антиэнтропийной программой» поведения системы. Существует также мнение, что устойчивость экосистем является интегральной суммой устойчивости отдельных их компонентов (Ракита, 1980) и т. д.

В целом анализ рассмотренных и других концепций устойчивости приводит к выводу, что под устойчивостью экосистем следует понимать сохранение основных характеристик их структуры в тех пределах, в которых она может считаться одной и той же классификационной единицей. Те нарушения экосистемы, которые выводят ее за пределы параметров данной

классификационной единицы, следует признать сопряженными с потерей ею устойчивости.

Допустим, например, что количество осадков понижается на 50 % по сравнению со средним за длительный период, но продукция растений понижается при этом только на 25 %, а численность популяции растительоядных — всего лишь на 10 %. Относительное затухание колебаний в среде по мере их прохождения по пищевой цепи служит мерой внутренней устойчивости системы — ее способности противостоять изменениям. В данном случае устойчивость может быть обусловлена наличием влаги в почве, физиологическими реакциями растений на засуху, а в случае достаточно длительной засухи — частичным замещением чувствительных к засухе травянистых растений засухоустойчивыми видами.

Ю. Одум выделяет два типа устойчивости. Резистентная устойчивость — это способность экосистемы сопротивляться нарушениям, поддерживая неизменной свою структуру и функцию. Упругая устойчивость — это способность системы восстанавливаться после того, как ее структура и функции были нарушены. Сейчас накапливается все больше фактов, указывающих на то, что оба типа устойчивости, возможно, взаимно исключают друг друга, или, другими словами, системе трудно одновременно развить оба типа устойчивости.

Некоторые экологи употребляют термины «локальная устойчивость» и «глобальная устойчивость».

Система, возвращающаяся в равновесное состояние после незначительных внешних воздействий, обладает локальной устойчивостью (например, восстановление биомассы луга после скашивания травы). Если же система возвращается в равновесное состояние после довольно сильных возмущений, это означает, что она находится в состоянии глобальной устойчивости.

Обязательным условием для определения устойчивости системы большинство экологов предполагает выявление границ допустимых изменений среды и границ допустимых нагрузок на нее. Под нагрузкой понимают меру воздействия на экосистему в форме изъятия, привнесения, перемещения вещества

и энергии, изменения пространственной структуры (Глазовская, 1978).

Нормирование нагрузок на агроэкосистемы представляет одну из самых важных экологических проблем и в то же время проблему сложную и малоразработанную.

Система экологического нормирования с целью предотвращения деградаций и разрушения экосистем включает 3 группы показателей: 1) нормы антропогенных воздействий (нагрузок) на отдельные компоненты и экосистемы в целом (нормы внесения удобрений и пестицидов, давление техники на почву, отторжение биомассы и т. д.); 2) нормы изменения отдельных свойств компонентов и экосистем и 3) экологические требования и ограничения к отклонениям в структуре и функционировании экосистем при антропогенном воздействии.

Основным вопросом в оценке состояния экосистем, управлении качеством ее природных компонентов является определение допустимых нагрузок.

Понятие «допустимые воздействия и нагрузки» является сложным и неоднозначным. Оно зависит от того, какие пределы можно считать допустимыми, какими целями задается человек при сознательном или непреднамеренном воздействии на ландшафт.

В самом широком смысле под допустимым антропогенным воздействием на природную среду следует понимать «...воздействие, складывающееся из отдельных однородных и разнородных воздействий, которое не влияет на ее качество или изменяет ее в допустимых пределах, т. е. не разрушает существующую экосистему и не вызывает неблагоприятных последствий у важнейших популяций и, конечно, в первую очередь у человека» (Израэль, 1984).

А.М. Степановым (1987) предлагается определять критическую величину нагрузки на основе анализа зависимости доза — эффект: эта зависимость обнаруживает резкий порог токсического воздействия на экосистему, соответствующий определенному значению суммарной нагрузки. Этот порог и может быть принят в качестве экологической критической предельно допустимой нормы воздействия определенной нагрузки на исследуемую экосистему.

Величина допустимой нагрузки на экосистемы зависит от емкости последней. Емкость определяется величиной солнечной энергии, измеряемой в единицах мощности, затрачиваемой на создание путем фотосинтеза той части первичной биологической продукции, которая может быть использована человеком. В настоящее время человек превысил возможный объем потребления первичной биологической продукции раз в десять. Однако из-за огромной инерционности процессов создания, накопления и преобразования первичной продукции биоты катастрофических для жизни человека изменений параметров биосферы пока не наступило, хотя имеются многочисленные очаги кризисных явлений (Шапхоев, 1998).

Хозяйственная емкость биосферы определена различными независимыми методами и составляет в величинах чистой первичной продукции, ежегодно создающейся в биосфере, 1 %, а в величине мощности мировой хозяйственной системы — 1 ТВт (Горшков, 1995). Это та доля потока энергии, выделенная крупным животным (к которым относится человек), в рамках потребления которой человеком не происходят нарушения замкнутости круговорота биогенов и, следовательно, изменений окружающей среды, включая сокращение биоразнообразия и распад генетических программ человека. По сути дела, это закон распределения потоков энергии в биосфере, сложившийся на данном этапе ее эволюции. Он устанавливает коридор, в котором должна развиваться цивилизация без деградации окружающей среды.

Наиболее распространенной формулой определения емкости экосистемы считается следующая:

$$T_3 = \sum_{i=1}^3 E_i \cdot X_i \cdot t_i; (i=1, 2, 3),$$

где  $T_3$  — техногенная емкость экосистемы, выраженная в единицах массовой техногенной нагрузки, усл. т/год;  $E_i$  — оценка экологической емкости  $i$ -й среды, т/год;  $X_i$  — коэффициент вариации для естественных колебаний содержания основной субстанции в среде;  $t_i$  — коэффициент перевода массы в условные тонны

(коэффициент относительной опасности примесей), усл. т/т.

Экологическая емкость каждого из трех компонентов среды рассчитывается по формуле:

$$E = V \cdot C \cdot F,$$

где  $V$  — экстенсивный параметр, определяемый размером территории, площадь или объем ( $\text{км}^2$ ,  $\text{км}^3$ );  $C$  — содержание главных экологически значимых субстанций в данной среде ( $\text{т}/\text{км}^2$ ,  $\text{т}/\text{км}^3$ ), например,  $\text{CO}_2$  в воздухе или плотность распределения биомассы на поверхности земли;  $F$  — скорость кратного обновления объема или массы среды ( $\text{год}^{-1}$ ).

Степень антропогенного воздействия  $pA$  на структуру сообщества можно определить по формуле:

$$pA = 1 - 1/\Phi(0) \int_s \Phi(s) \frac{dS}{S}, \quad 0 < pA < 1,$$

где  $S$  — площадь участка, занимаемого элементарным сообществом данной территории;  $\Phi(s)$  — функция благополучия сообщества этого участка;  $S$  — площадь территории.

Значения  $pA$  в пределах от 0 до 0,3 соответствуют допустимым воздействиям, от 0,3 до 0,5 — свидетельствуют об опасности, при более 0,5 — чрезмерной опасности.

Если в качестве показателей отклонения экосистемы от оптимального состояния ввести обозначения  $s = 1 - D$  и  $z = 1 - F$ , то общей характеристикой степени воздействия (безотносительно к площади и времени воздействия) является нормированный модуль:

$$pA = 1 / \sqrt{2[s^2(x) + z^2(x)]}.$$

Согласно данному модулю могут быть выделены четыре уровня антропогенных нагрузок на экосистему. В области  $X < X_0$  (зона I) влияние практически отсутствует. При  $X_0 < X < X_c$  (зона II) благополучие сообщества несколько снижается, но еще не теряет устойчивости и способно к самовосстановлению. При  $X_e < X < X_c$  (зона III) экосистема теряет устойчивость, деградирует, может быть заменена другим сообществом, а при  $X > X_c$

(зона IV) происходит гибель экосистемы. Для расчета кислотных нагрузок на почву можно использовать достаточно простой балансовый метод, основанный на предположении о равновесном состоянии процессов ионного обмена:

$$CL(AC) = BC_w - BC_v - ANC_1 - AC_n,$$

где  $CL(AC)$  — критическая нагрузка кислотности;  $BC_w$  — скорость высвобождения основных катионов (Ca, Mg, K, N) при выветривании минералов;  $BC_v$  — поглощение основных катионов корнями растений;  $ANC_1$  — потери кислотно-нейтрализующей способности с поверхностным и внутрипочвенным стоками;  $AC_n$  — продуцирование ионов водорода при трансформации азота в почве.

Хотя этот метод и не учитывает всей совокупности почвенных процессов и изменения их интенсивности по почвенному профилю, но его небезуспешно использовали шведские экологи при расчетах критических нагрузок для лесных почв.

В качестве критериев оценки влияния сельскохозяйственной деятельности на агроэкосистемы предложено использовать показатель экологичности земледелия ( $K_{э.з.}$ ), для расчета которого служат следующие характеристики:

$$K_{э.з.} = \sum_{i=1}^n \frac{(YK_r + M_o K_o) K_A K_p}{M_{м.п.} + M_{э.в.} + M_{г.у.}},$$

где  $Y$  — урожай культур;  $n$  — их количество;  $K_r$  — коэффициент гумификации растительных остатков;  $M_o$  — масса вносимых органических удобрений;  $K_o$  — коэффициент их гумификации;  $M_{м.п.}$  — масса минерализации гумуса и количество пожнивных остатков;  $M_{э.в.}$  — масса потерь гумусовых веществ за счет эрозии,  $M_{г.у.}$  — масса расхода гумуса на формирование урожая;  $K_p$ ,  $K_A$  — коэффициенты, выражающие повторяемость культуры за ротацию севооборота и долю данной культуры в севообороте.

При использовании этих параметров в модели было показано, что в результате эрозии и насыщенности севооборотов техническими культурами происходит актив-



ный расход гумуса, а низкое значение  $K_{э.з.}$  (0,3–0,4) свидетельствует о недостаточной экологичности используемых систем земледелия. В качестве индикаторных показателей экологического состояния экосистем и устойчивости почв к стрессовому воздействию загрязнителей наряду с содержанием органического вещества часто используют такие величины, как размеры почвенных частиц и рН почвенного раствора, с помощью которых оценивают стрессовую емкость почвы. Интегральную характеристику реакции растений на минеральные удобрения дают показатели их агрономической и физиологической эффективности (АЭ и ФЭ), а также эффективности усвоения (ЭУ) питательного вещества, которую чаще называют коэффициентом использования действующего вещества удобрения. В первом случае определяют затраты питательного вещества удобрения на формирование прибавки урожая основной продукции (I), во втором — затраты дополнительного использования элемента питания в удобренном варианте на формирование урожая (II); эффективность усвоения питательных веществ растениями характеризует отношение прибавки общего выноса элементов, получаемой от применяемого удобрения, к его дозе (III):

$$АЭ = \frac{Y_y - Y_{б.у.}}{A_y}, \text{ кг основной продукции/кг д.в. (I);}$$

$$ФЭ = \frac{Y_y - Y_{б.у.}}{B_y - B_{б.у.}}, \text{ кг основной продукции/кг общего выноса (II);}$$

$$ЭУ = \frac{B_y - B_{б.у.}}{A_y} \times 100 \% \text{ (III).}$$

Для характеристики пределов экологического насыщения агроэкосистемы биогенными элементами, а также определения их миграционно-аккумуляционной способности целесообразно определять состояние баланса макро- и микроэлементов в ландшафтно-геохимических структурах. В пределах агроэкосистемы рассчитывают показатель интенсивности баланса микро-

элементов, который представляет собой величину возмещения выноса элементов растениями дозой удобрения. Результаты исследований показывают, что снижение этой величины до 60 % свидетельствует об истощении актуального плодородия почвы.

## ■ 10.2. Механизмы устойчивости экосистем

В условиях, когда среда является источником множества постоянно действующих возмущений, существование механизмов устойчивости должно быть признано законом существования сколько-нибудь организованных структур в системе. В противном случае устойчивостью обладал бы только однородный хаос вещества и энергии, лишенный организованности и, значит, информации.

Все механизмы устойчивости можно разделить на 4 группы (Арманд, 1989):

- сохраняющие (стабилизирующие) состояния систем;
- сохраняющие тип функционирования;
- сохраняющие структуру;
- сохраняющие направленность развития системы.

### Механизмы стабилизации состояния

Можно назвать несколько механизмов, с действием которых связано более или менее продолжительное пребывание систем в неизменном состоянии.

К пассивным механизмам, поддерживающим систему в более или менее стабильном состоянии, следует отнести *проточность*. К проточным можно отнести системы, устроенные по типу бассейна с входной и выходной трубами: в одну втекает вода (любое вещество), в другую вытекает. Соответственно чужеродные вещества, попадающие в систему, затем могут быть вымыты из нее в ходе нормального функционирования. В частности, вынос тяжелых металлов сельхозкультурами выше, чем растительностью природных угодий. Максимальный вынос тяжелых металлов отмечен для свеклы. Можно сказать, что отчуждение урожая этой культуры способствует значительному очищению эко-

системы от загрязнения. Интересно отметить, что основное отчуждение свинца сахарной свеклой идет за счет листьев и только 10 % отчуждается с корнеплодами. Вынос никеля листьями свеклы приблизительно на 30 — 40 % выше, чем корнеплодами. Концентрация никеля и свинца в листьях сахарной свеклы в 3 — 5 раз выше, чем содержание этих элементов в корнеплодах. Приведенные данные позволяют рекомендовать выращивание свеклы для стабилизации геохимической обстановки района. Утилизация урожая в качестве продуктов питания возможна, по-видимому, только в отношении корнеплодов.

Следующие механизмы можно отнести к активным стабилизаторам состояния. Активность их заключается в том, что внешнее воздействие включает программу, следуя которой система ослабляет влияние возмущения. Среди таких механизмов основную роль играет *отрицательная обратная связь* (Эшби, 1959). Поступивший на вход системы импульс, пройдя по цепи обратной связи, складывается с обратным знаком со следующим импульсом, и начальное состояние полностью или частично восстанавливается. Нередко таким механизмом снабжены метаболические системы неживой природы, поддерживающие около нулевой отметки балансовое сальдо вещества или энергии: бессточные озера, тепло нижней атмосферы, атмосферная двуокись углерода и т. д. Многочисленные регуляторы отрицательной обратной связи — основа гомеостатических свойств живых организмов. Биологические механизмы самоочищения воды и почвы подразумевают, что избыточное накопление какого-то вещества служит сигналом к вспышке размножения бактериальной флоры, беспозвоночных, грибов, уничтожающих дополнительное количество загрязнителей.

Незначительные изменения энергетических взаимодействий между компонентами способны на основе обратной связи регулировать большие потоки энергии и вещества. В таких ситуациях малая энергия трофических связей как бы обеспечивает управление обратной связью, т. е. ответными реакциями биологических компонентов системы. Так, аллелопатические экзометаболиты регулируют рост растений, избирательное хищничество

может стимулировать рост других популяций, гетерогенность биогеоценоза контролирует характер трофических связей в экосистеме и т. д. Например, хотя паразитические виды *Hymenoptera* обуславливают лишь небольшую часть (обычно менее 1 %) общего метаболизма в луговой экосистеме, они могут существенно влиять на формирование первичной продукции биоценоза, воздействуя своим паразитизмом на травоядных. Согласно расчетам Камшилова (1979), деструкторы, составляющие лишь 1% от суммарной биомассы организмов планеты, перерабатывают количество органического вещества, превосходящее их собственный вес в 10 раз. Можно привести и другие примеры обратной связи, в которых даже небольшое количество энергии более высокого трофического уровня, возвращаясь к компонентам более низкого и исходного уровня, обладает повышенной способностью контролировать всю систему. Заметим, что аналогичная ситуация складывается и в агроценозах, где даже незначительные затраты энергии вредителей могут привести к гибели растений или существенному снижению их фотосинтетической активности, т. е. повлиять на значительно большие по масштабам потоки вещества и энергии. И наоборот, применение малых доз энергии в виде инсектицидов позволяет в данном случае направить поток энергии и вещества в нужном для человека направлении. Таким образом, основная роль применения техногенных факторов оптимизации абиотических и биотических условий внешней среды проявляется в том, что за счет малых потоков невозполнимой энергии регулируются большие потоки энергии в агроэкосистемах.

Заметим, что в управлении большими потоками энергии агрофитоценозов роль модуляторов выполняют малые потоки энергии не только техногенных, но и биотических факторов. Так, практически нельзя заменить специфическую роль «малой энергии» полезной энтомофауны в формировании урожая энтомофильных культур и поддержании экологического равновесия в агроценозах. В растениеводстве хорошо известно значение микрофлоры в формировании потенциального и эффективного плодородия почв, являющегося базисом фотосинтетической продуктивности агрофитоценозов и др.

Однако малые потоки невозполнимой энергии (пестициды, удобрения) могут иметь и негативные последствия, т. е. изменять большие потоки энергии в неблагоприятном направлении (например, уменьшать биогенность почвы, экологическую устойчивость агроценозов и т. д.) и, как следствие, снижать количество аккумулированной культивируемыми растениями энергии солнца и других природных ресурсов. При этом необходимо учитывать, что в агроэкосистемах, в которых по сравнению с естественными сообществами многие из кибернетических свойств утрачены, а следовательно, ослаблена способность к саморегуляции, упрощены цепи трофических связей, утеряны многие из механизмов биокомпенсации, роль малых потоков энергии (техногенных и биотических) в формировании биоэнергетического потенциала агроценозов резко возрастает. Отсюда появляется возможность массового размножения отдельных видов вредителей или сорняков, проявления эпифитотий, способных практически уничтожить агрофитоценоз.

#### Механизмы сохранения типа функционирования

Для природных и антропогенных систем в некоторых случаях оказывается важнее всего сохранить нормальный порядок процессов, поддерживающих существование открытых систем. Для решения этой задачи может быть принесена в жертву стабильность и неизменная структура системы. Можно выделить несколько механизмов, выполняющих эту функцию.

*Надежность* — технический термин, предполагающий, что система выполняет некоторую заданную извне функцию. Основным средством повышения надежности является дублирование элементов (подсистем), выполняющих одни и те же функции. Тогда при выходе из строя (отказа) элемента система продолжает действовать так же, как и раньше, опираясь на сохранившиеся аналогичные элементы.

Ряд важных органов природа произвела в двукратном или многократном исполнении: сосудистые пучки, органы фотосинтеза, корни, генеративные органы у растений, конечности, органы зрения, слуха, дыхания, две половины мозга и т. д. Параллельность цепей ха-

рактерна и для трофических пирамид, где большинство консументов опирается не на один вид продуцента, а на целый ряд. Причем «чем больше связей в пищевых цепях, тем больше вероятность действия компенсаторных механизмов, вступающих в действие, когда один вид становится слишком малочисленным или, наоборот, слишком обильным». Многообразие взаимодействий между трофическими уровнями большинства естественных биогеоценозов предопределяет интегрированность и функциональную целостность, а следовательно, и способность обеспечить в стрессовых ситуациях динамическое равновесие между биологическими компонентами, их саморегуляцию численности популяций. В экономических системах надежность обеспечивается там, где предприятия получают сырье и финансирование не из одного источника, а из нескольких, ориентируются на ряд рынков сбыта.

*Эластичность* систем предполагает возможность замены одного элемента, оказавшегося неэффективным в изменившихся условиях, другим, более подходящим. Естественные уголья сильно изменяют свой флористический состав в зависимости от того, сухой или влажный, теплый или прохладный выдался летний сезон. При этом продукция травостоя, утилизация входящей радиации существенно не меняется.

Распределение организмов по разным экологическим нишам — нормальный процесс формирования сообщества. В ходе взаимной адаптации виды минимизируют конкуренцию за ресурсы питания и таким образом стабилизируют процессы обмена и состояния биоценоза.

Структурные перестройки систем во всех перечисленных случаях направлены на наиболее полное использование экологических факторов и в конечном счете, на оптимизацию процессов функционирования экосистем.

### Механизмы сохранения структуры

Для сохранения нормального функционирования структура иногда приносится в жертву: происходит замена части элементов, включая доминирующие.

Однако эти структурные перестройки относятся к определенному уровню иерархии систем, и пока их размах не слишком велик, они служат лишь укреплению и сохранению структуры более высокого яруса.

Ниже предлагается рассмотреть механизмы, служащие в основном сохранению структуры систем, часто путем компенсационного изменения существенных параметров состояния.

*Механизм включения резервных программ* характерен для систем с развитым саморегулированием. Сигналом для запуска программ служит сильное отклонение состояния системы от нормы, превышающее заранее определенный порог и угрожающее существованию системы. В число таких механизмов входит регенерация тканей у живых организмов, стимулирование спящих почек, использование резервов вегетативного размножения. Генофонд видов эксплерентов, незаметных и как будто лишних в фитоценозе, но способных занять место доминантов при наступлении экстремальных условий, играет роль резервных программ в экосистеме.

*Временный переход в закрытое состояние* можно считать самостоятельным механизмом, регулируемым внутренними биологическими часами и состоянием среды. Хорошо известно закрывание и открывание венчиков цветков в соответствующее время суток, переход насекомых, рептилий, амфибий и некоторых теплокровных животных в специфическое зимнее состояние с ограниченной скоростью метаболических процессов.

*Двигательная адаптация* как один из механизмов сохранения структуры в некоторой степени свойствен растительным организмам (гелиотропизм) и бактериям, но в основном эта способность принадлежит животным. Под двигательной адаптацией понимается активный переход, передвижение организма из среды с худшими условиями в более благоприятную обстановку. Сюда можно включить уход от опасности, поиски пищи и перемещение к теплу или, наоборот, к прохладе. Во всех случаях вектор движения направлен так, чтобы увести организм от критического состояния.

*Преобразование внешней среды* в свою пользу характерно для всех живых организмов. В мире животных классическими являются примеры построек термитов, муравьев и бобров, выкапывание нор, сооружение гнезд птицами. Людьями осуществляется одомашнивание животных, распашка земли, создание каналов, водохранилищ и т. д.

*Способность сохранять себя*, включаясь в комплексную систему более высокого ранга, проявляется в комменсализме, симбиозе и др. Комплексные системы, состоящие более чем из одного организма, получают дополнительную жизнеспособность и устойчивость к возмущениям по сравнению с разрозненными организмами, когда между ними существует положительная обратная связь, взаимная польза. Гриб и водоросль в теле лишайника, краб и актиния на его панцире, акула и рыба-лоцман, цветы и насекомые-опылители, бобовые растения и клубеньковые бактерии, хвойные деревья и птицы-разносчики семян — примеры взаимного усиления объединившихся видов. Взаимодействие видов в сообществе и создаваемой ими среды имеет положительный знак и повышает устойчивость каждого вида в отдельности к внешним воздействиям.

*Накопление резервов вещества, энергии и информации* — еще один метод повышения жизнеспособности живых систем. Нет, вероятно, ни одного живого существа, которое не содержало бы в себе хотя бы минимальный запас воды и питательных веществ, позволяющий существовать в перерывы между приемами пищи и питья. В некоторых случаях нормальный ритм жизни требует создания значительных запасов, например, для обитателей пустынь, областей с длинной зимой, для птиц, совершающих длительные сезонные перелеты. Кроме запасов, предусмотренных для нормального существования, создаются еще резервы для редких экстремальных ситуаций, в нормальной жизни не расходуемые. Часто это запасы подкожного и внутрисполостного жира, которые утилизируются только в периоды длительных голодовок.

Среди прочих механизмов сохранения структуры или, может быть, основных особенностей структуры, особняком стоит *адаптационная эволюция*. Здесь мак-



симально реализуется принцип: «измениться, чтобы сохраниться». При изменении климатических, геоморфологических, геохимических условий жизни в каком-либо экотопе согласованность форм жизни с абиотической средой неизбежно нарушается. Если изменения совершаются не слишком быстро, то наиболее действенным средством восстановления равновесия системы становится отбор (Шмальгаузен, 1968).

---

**Механизмы сохранения развития системы**

Развитие системы является результатом ее самоотрицания и замены другой системой, причем это может происходить неоднократно. Развитие идет от простого к сложному или от менее жизнеспособного к более жизнеспособному, от менее организованного к более организованному.

Программа устойчивого развития содержит в себе каждый действующий контур обратной связи. Чрезвычайно трудно остановить процесс кристаллизации охлажденной воды, развитие оврага и др. Устойчивость развития этих диссипативных по характеру структур определяется положительной обратной связью, действующей по формуле: «еще больше, чем достигнуто». С отрицательной обратной связью осуществляется так называемый эквифинальный процесс, идущий с замедлением, как при выработке почвенного профиля.

---

**10.3. Факторы устойчивости экосистем**

Трудами В.И. Вернадского была доказана исключительная роль живого вещества в создании и развитии природной среды нашей планеты. Говоря о роли биоты в поддержании устойчивости экосистем обычно отмечают растительность и гетеротрофов. Это разделение биоты на автотрофы и гетеротрофы является главным свойством живого вещества, свидетельствующим о неразрывности процессов, происходящих в экологической системе. В связи с этим выделить растительность, животное или микробное население в качестве самостоятельных факторов устойчивости эко-

систем можно лишь сознавая объективную условность такой операции. Однако функции автотрофов и гетеротрофов в формировании этого присутствующего всей биотической системе свойства неодинаковы и заслуживают самостоятельного анализа.

*Растительный покров* — важнейший элемент стабилизации состояния экосистемы, ее наиболее динамичный блок, способный «чутко» реагировать на изменения внешней среды и на антропогенные воздействия, обладающий исключительными информативными свойствами для оценки динамики системы в целом и отдельных ее составляющих. В то же время растительность обладает мощным арсеналом средообразующих и каталитических свойств, проявляемых на разных уровнях организации: от локального до глобального. Это связано не только с важнейшей энергетической функцией растений как поставщиков первичной продукции, но и с их способностью изменять физические и химические параметры среды, определять ход почвообразования, выполнять роль регулятора состояния экосистемы.

Фитогенные механизмы устойчивости экосистем проявляются в способности растительности поддерживать свои инвариантные свойства и формировать их в ходе сукцессионных и эволюционных преобразований. Гибкость работы управляющей системы (продуцентов) значительно зависит от количества информации, которая может быть в ней записана, т. е. в объеме памяти.

В памяти сосредоточено все разнообразие свойств видов растений, участвующих в сложении ранних, средних и заключительных стадий сукцессий. Все они дифференцированы по физическому, химическому и другим градиентам среды. Кроме того они имеют свой «сукцессионный статус» и распределяются по временному градиенту, на котором идет активная проверка старых и развитие новых адаптивных свойств растительности и слагающих ее видов. Если сила действия факторов укладывается в норму реакции отдельной особи (организма), то срабатывает механизм устойчивости самого низкого уровня — организменного. Но сила действия фактора может возрасти, снизить жизненность и даже привести к гибели отдельных расте-

ний. В этом случае для поддержания устойчивости экосистемы подключаются популяционные и биоценологические механизмы. В лесах за их счет формируется разновозрастная устойчивая структура древостоя и полночленность консорций. В степях они препятствуют переходу климатогенных флуктуаций растительности в сукцессии, а в пустынях регулируют взаимоотношения растений и животных.

Когда же в экосистеме происходят нарушения биоцидного характера, то понятно, что адаптивные качества организмов, популяций, консорций и биоценозов не срабатывают. Начинает действовать «память трансформированного биотой экотопа», которая сформировалась в значительной степени за счет средообразующей деятельности растительности. Ею создаются условия для сравнительно быстрого восстановления растительного покрова и близкого к исходному состояния экосистемы.

И наконец, если и «память трансформированного биотой экотопа» окажется разрушенной в результате действия природных или антропогенных факторов, то подключается «потенциал инвариантности» — экологический фон с его относительно константными зональными физическими и химическими характеристиками (константными в пределах характерных времен становления и восстановления растительности). В этом случае межэкосистемный обмен обеспечивает привнос зачатков, семян растений, начало первичной сукцессии и формирование «памяти трансформированного биотой экотопа», относительно устойчивых структур и режимов функционирования, наиболее соответствующих окружающей среде. Кроме того, развивается эндогенная ритмика фитоценоза и экосистемы, и они включаются в колебательный режим ландшафта в соответствии с циклической деятельностью аллохтонных факторов.

Следует отметить, что длительное освоение растительного покрова под сельскохозяйственные и прочие нужды приводит к значительной трансформации непосредственно механизмов устойчивости. И если на низких уровнях организации живого в условиях интенсивной антропогенной трансформации природы еще как-

то проявляются инвариантные качества растительности, то с обеднением флоры, ростом частоты, масштабов и интенсивности действия антропогенных факторов происходит трансформация механизмов устойчивости более высоких уровней организации — экосистемных. Нарушается нормальное развитие вторичных сукцессий, межэкосистемного обмена веществом, энергией и информацией, трансформируются фоновые характеристики среды и т. д. Так, для староосвоенных регионов по сравнению с новоосвоенными характерно увеличение сроков восстановления исходной растительности в 2—3 раза и более. В ряде случаев нарушение растительности, несмотря на сохранение «потенциала инвариантности» экосистемы, может стать необратимым. Тогда процесс восстановления дает не конвергентное с исходным, а принципиально новое образование, достаточно устойчивое в новой обстановке. В таких случаях мы имеем дело с эволюционными перестройками растительности под действием антропогенного фактора. Параллельно происходит преобразование экосистемы в целом, что также характеризует растительность как мощный фактор стабилизации. Понятно, что глобальные преобразования биосферы будут влиять на возможность реализации тех или иных фитогенных механизмов устойчивости и в первую очередь на ее высокие уровни проявления — сукцессии, межэкосистемный обмен и пр., формы которых, по-видимому, так или иначе должны эволюционировать. Исследование этих вопросов — ближайшая перспективная задача исследований фитоценотических аспектов устойчивости экосистем.

Первичная продукция служит в наземных экосистемах основным источником энергии для гетеротрофов. Рассеивая энергию первичных продуцентов, переводя биогенные химические элементы в новый цикл биологического круговорота и регулируя продукционно-деструкционное равновесие, гетеротрофы поддерживают гомеостаз биотической системы, т. е. ее способность сохранять относительное постоянство своей структурно-функциональной организации. Таким образом, функции гетеротрофов на биоценотическом уровне — это поддержание непрерывности функционирования всех трофических цепей как подсистем единой

автотрофно-гетеротрофной системы, а также устойчивости видового разнообразия и других параметров.

На уровне экосистемы трофические связи и разные формы средообразующей деятельности гетеротрофов регулируют ее функционирование, определяя направление и скорость почвенно-биотических процессов.

Значение разных трофических групп гетеротрофов в поддержании стабильности биотической системы неодинаково. Деятельность организмов, осуществляющих автотрофофагию и гетеротрофофагию в так называемых «пастбищных» цепях питания, способствует отбору на полиморфизм, повышает устойчивость взаимодействующих популяций и в конечном итоге совершенствует консортивные отношения в экосистеме. Организмы — сапрофаги, обеспечивающие функционирование детритных цепей, своей трофической деятельностью способствуют увеличению пропускной способности этих цепей, что поддерживает устойчивость не только автотрофно-гетеротрофной биотической системы, но и полной экосистемы, включая почвенный блок.

Гетеротрофные процессы регулируют, а возможно, и определяют такие показатели сукцессий, как число и продолжительность отдельных ее стадий.

Весьма показательным примером средообразующих функций, которые в наибольшей степени присущи животным, может быть роющая деятельность млекопитающих и некоторых групп беспозвоночных. Так, поразительно длинный профиль черноземов в европейской зоне лесостепи — это результат не столько глубокого проникновения корневых систем растений или периодически промывного водного режима, сколько непрерывной многовековой роющей деятельности почвенных животных — дождевых червей и грызунов (слепышей и сурков). Один из типов почв лесостепи с наиболее выраженной зоогенной структурой получил даже наименование «черноземы сурчинные». В зонах, расположенных южнее лесостепи, наблюдается резкое снижение мощности прогумусированной толщи, что находит удовлетворительное объяснение в пониженном здесь обилии и активности указанных землероев.

Гетеротрофы сохраняют свое значение фактора устойчивости экосистемы, когда структура последней не нарушена. Трансформация структуры экосистемы сопровождается утратой гетеротрофами регуляторных функций; при этом они нередко начинают оказывать дестабилизирующее воздействие на организацию антропогенной системы.

Отсюда следует, что создание высокопродуктивных экосистем с устойчивой организацией возможно лишь в тех случаях, когда человек в состоянии таким образом оптимизировать свою деятельность, чтобы полностью восполнить или имитировать средообразующие функции гетеротрофов. В противном случае поддержание устойчивого во времени покрова возможно только при значительных энергетических вкладах, искусственно поддерживающих экосистемы в таком состоянии.

#### ■ 10.4. Биологическое разнообразие и устойчивость экосистем

---

Среди экологов стало почти аксиомой, что более сложные, более разнообразные сообщества и экосистемы более устойчивы. В подтверждение этого положения приводят следующий пример: богатые по видовому составу и межвидовым связям сообщества тропических лесов функционируют стабильно, всплеск численности здесь не происходит и амплитуда колебаний численности мала в отличие от лесов субарктической зоны, для которых характерно меньшее разнообразие видов и относительно большая их численность.

Однако возможно и другое объяснение этой ситуации, не связанное со сложностью системы: большая устойчивость тропического сообщества (по сравнению с сообществами субарктической зоны) объясняется отсутствием в тропиках резких колебаний климатических факторов, дестабилизирующее влияние которых достаточно большое. Заметим, что практически каждому аргументу, приводимому в подтверждение тезиса, что более сложные сообщества и более устойчивы, может быть дано и альтернативное истолкование.

Замечено, что при больших значениях сложности интенсивность взаимодействия должна быть низкой, и тогда существует устойчивое равновесие сообщества, включающее все виды. При высоких интенсивностях устойчивости может и не быть. Уменьшение поступающего в экосистему ресурса (энергии, питательного вещества) не приводит к более или менее пропорциональному уменьшению численности или биомассы на каждом трофическом уровне. Происходит по-другому — экосистема реагирует на это возмущение уменьшением длины трофической цепи или числа трофических уровней, т. е. перестройкой своей структуры в сторону уменьшения своей сложности.

По данной проблеме можно также обратиться к результатам прямых наблюдений и экспериментов. Имеется несколько работ, касающихся проблемы соотношения разнообразия и устойчивости. Например, эколог К. Уатт изучал флуктуации в популяциях канадских лесных чешуекрылых (бабочки), сравнивая виды, питающиеся на нескольких видах деревьев, с теми, для которых характерна более широкая диета. Проведенный Уаттом анализ показал, что как размеры популяции, так и относительная степень флуктуаций возрастают по мере увеличения числа видов деревьев, на которых они питаются. Следовательно, разнообразие пищевых ресурсов, очевидно, не повышает устойчивости популяций чешуекрылых.

В другом исследовании, проведенном близ Сиракуз (штат Нью-Йорк), на заброшенные луга разного возраста вносили удобрения. В этом эксперименте ставилась цель измерить влияние изменения — обогащения почв питательными веществами — на состав сообщества и изучить передачу этого влияния по всей трофической структуре. Луг, заброшенный 17 лет назад, по разнообразию и растительной биомассе превосходил луг, заброшенный 6 лет назад. Исходя из того, что повышение разнообразия и увеличение биомассы способствуют созданию устойчивости, следовало ожидать, что более старый луг должен лучше противостоять вмешательству. На самом же деле более старый луг был более чувствителен к внесению удобрений, причем их воздействие проявлялось сильнее на уровне растительных животных

и хищников, чем на уровне первичных продуцентов, на которые удобрения оказывают непосредственное влияние. Можно спорить о том, выражает ли возросшее разнообразие и увеличение продукции неспособность внутренних стабилизирующих механизмов справиться с изменением или же это благоприятная реакция на увеличение содержания питательных веществ в почве, ведущая к дальнейшему повышению устойчивости. Можно, однако, считать установленным, что в сообществе, более зрелом в сукцессионном отношении, передача возникающих изменений по трофической структуре происходит более эффективно. Функциональная сложность, по-видимому, в большей степени, чем структурная, увеличивает устойчивость системы, т. к. возрастает потенциально возможное число петель обратной связи.

В целом организованность не совпадает со сложностью, т. е. увеличением количества и разнообразия элементов системы и, соответственно, количества и разнообразия связей между ними. Наоборот, в некотором смысле они противоположны. Повышение сложности увеличивает уязвимость систем по отношению к внешним воздействиям. Поэтому преимущество в нестабильной среде получают только те системы, для которых рост сложности сопровождается опережающим ростом организованности.

## ■ 10.5. Оценка устойчивости экосистем

Многие проявления устойчивости биологических систем — от клетки до экосистемы — можно в конечном счете свести к такому показателю, как плотность потока энергии, т. е. количество энергии, приходящееся на единицу площади. Хорошо известно, что наиболее устойчивы высокопродуктивные экосистемы, которые за счет большой биомассы, разнообразия состава и высокой эффективности биосинтеза на каждой единице площади трансформируют максимальное количество солнечной энергии.

Из всех биотических компонентов экосистемы микробное сообщество наиболее чувствительно к изменениям экологической обстановки, происходящим в ходе



сельскохозяйственного освоения экосистем, и наличие других форм антропогенного воздействия, в том числе и загрязняющих веществ. В ответ на возрастающие антропогенные нагрузки микробное сообщество претерпевает структурно-функциональные изменения, выражающиеся в последовательной смене четырех адаптивных зон. Каждой из них свойствен определенный интервал воздействующей нагрузки, определяющий совокупность изменений активно функционирующего в почве микробного сообщества, обеспечивающих его приспособления к данным условиям.

В первой адаптивной зоне (зона гомеостаза), характерной для низкого уровня нагрузки, происходит изменение общей биомассы микробного сообщества при постоянстве его состава и организации (табл. 17).

Таблица 17

**Адаптивные зоны изменчивости микробного сообщества в зависимости от уровня антропогенной нагрузки**

Адаптивная зона	Признаки
Гомеостаза	Изменение общей биомассы активно функционирующего сообщества; сохранение постоянства состава и организации сообщества
Стресса	Перераспределение популяций по степени доминирования; развитие в почве токсинообразующих микроорганизмов; снижение продуктивности сельскохозяйственных культур на 30–60 %
Резистентности	Резкое сокращение видового разнообразия; преимущественное развитие устойчивых к данному фактору популяций микроорганизмов; гибель большинства видов
Репрессии	Полное элиминирование роста и развития микроорганизмов

Средние уровни нагрузки вызывают изменения в организации микробного сообщества в виде перераспределения популяций по степени доминирования, тогда как основной состав сообщества остается прежним (зона стресса). В соответствии с характерными для этой зоны концентрациями агрохимикатов и тяжелых

металлов происходит доминирующее развитие токсикантообразующих микроорганизмов. Для третьей адаптивной зоны (зона резистентности), характеризующейся высоким уровнем нагрузки, характерны изменения состава микробного сообщества: его видовое разнообразие резко сокращается из-за гибели большинства организмов, свойственных контрольной почве. Преимущественное развитие получают устойчивые к данному фактору популяции. Дальнейшее увеличение нагрузки приводит к полному подавлению роста и развития микроорганизмов в почве (зона репрессии).

Из приведенной схемы реакции микробного сообщества на антропогенные факторы следует, что допустимой для него нормой нагрузки можно считать ту, которая не выводит систему из зоны гомеостаза, где микробное сообщество является устойчивой и постоянной системой. Характерные для зоны стресса изменения в микробном сообществе сохраняются в течение длительного времени, несмотря на прекращение воздействия и восстановление условий окружающей среды, что свидетельствует о переходе системы в другое устойчивое состояние.

При использовании для экологического нормирования микробиологических критериев в условиях повышенного уплотнения почв, загрязнения легкосуглинистых и супесчаных дерново-подзолистых почв токсичными тяжелыми металлами и продуктами разложения пестицидов можно применять данные табл. 18.

Таблица 18

## Оценка состояния экосистем

Степень устойчивости экосистемы	Микробиологические критерии				
	Содержание стерильных актиномицетов, %	Наличие актиномицетов группы Niger, %	Число видов бацилл	Содержание фитопатогенных грибов, %	Уменьшение микробной биомассы, %
Высокая	Отсутствуют	Отсутствуют	7-8	Отсутствуют	Отсутствуют
Средняя	35-40	«	Не определяли	«	Не отмечено
Слабая	52-50	> 50	3	18-20	20-50

Экосистемы, отличающиеся высокой и средней степенью устойчивости, характеризуются значительным видовым разнообразием бактерий, отсутствием окрашенных актиномицетов группы *Niger* и фитопатогенных грибов, уравновешенным количеством микробной биомассы. Нарушение устойчивости диагностируется увеличением стерильных форм актиномицетов, появлением значительного количества черноокрашенных микроорганизмов данной группы — группа *Niger* (более 50%), уменьшением видового разнообразия бактерий. Степень устойчивости почвенного блока можно определить по формуле

$$\mathcal{E}_{уст} = K_{уцв}^N / K_{ак}^N,$$

где  $\mathcal{E}_{уст}$  — интегральный показатель экологической устойчивости почвенного блока агроэкосистемы;  $K_{уцв}^N$  — коэффициент усвоения азота культурами за ротацию севооборота, %;  $K_{ак}^N$  — коэффициент аккумуляции азота в приросте гумуса за ротацию севооборота, %.

Проведенные расчеты позволяют судить о том, что ПБК черноземных почв во многих случаях выдерживает антропогенные нагрузки, но его емкость находится на пороге к деградации.

Биологическую устойчивость  $S_b$  можно представить выражением

$$S_b = \prod_{i=1}^n k(1 - m_i),$$

где  $m_i$  — вероятность изменения  $i$ -го параметра биосистемы при изменении соответствующего фактора среды:  $m_i = dF_b / df_e$  — отношение сдвига функции биосистемы к сдвигу фактора (например, изменение температуры тела при изменении температуры среды или изменение напряжения кислорода в тканях при изменении парциального давления кислорода в среде и т. д.);  $k$  — коэффициент, учитывающий взаимодействие между  $n$ -факторами и/или функциями.

Чтобы определить, является ли агроэкосистема устойчивой, надо проследить динамику ее развития за ряд лет. Для этого предлагается воспользоваться шкалой, приведенной в табл. 19.

Таблица 19

## Шкала оценки состояния устойчивости агроэкосистемы

Относительная скорость изменения экологической устойчивости за год, %	Состояние устойчивости агроэкосистемы
Более 0,5	Высокоустойчивое
0 – 0,5	Устойчивое
–0,2 – 0	Порогоустойчивое
–0,5 до – 0,2	Неустойчивое
–2,0 до – 0,5	Разрушающееся
Менее –2,0	Сильно разрушающееся

Здесь в качестве *устойчивой* принята такая агроэкосистема, среднегодовая скорость изменения которой — величина не отрицательная, находится в интервале 0 – 0,5 % в год, что соотносится с определением экологической устойчивости агроэкосистемы. При этом если она более 0,5 % в год, то система характеризуется как *высокоустойчивая*. В том случае, если среднегодовая скорость изменения экологической устойчивости — величина отрицательная, но не превышает – 0,2 % в год (это означает, что при сохранении устойчивой тенденции к деградации система сможет функционировать не менее 500 лет), состояние агроэкосистемы характеризуется как *порогоустойчивое*.

При возрастании скорости изменения до – 0,5 % (время полного разрушения составит не менее 200 лет) система характеризуется как *неустойчивая*. Если относительная скорость будет находиться в интервале от – 2,0 до – 0,5 % в год (время полного разрушения от 200 до 50 лет), она характеризуется как *разрушающаяся*. При дальнейшем сокращении срока полного разрушения (менее 50 лет), что соответствует скорости более 2,0 % в год, система характеризуется как *сильно разрушающаяся*.

Современное состояние экологии позволяет сформулировать следующее обобщение:

1. Жизнь является качественно особой, высшей формой движения материи, в основе которой лежит самообновление в виде самовоспроизведения. Ее начальные формы возникли в результате длительного химического процесса из химических веществ.
2. Жизнь дискретна. Она проявляется на многих уровнях, однако элементарными структурно-функциональными единицами жизни являются только клетки, т. к. они представляют собой крайние живые структуры, из которых состоят организмы и с которых начинается жизнь. В результате взаимодействия организмов формируются популяции, на их основе — сообщества. Взаимодействуя с окружающей средой, энергией и веществом возникают характерные функциональные системы — системы организмов, популяционные системы, экосистемы.
3. Чрезвычайное разнообразие живых форм (биоразнообразии) является результатом длительного процесса эволюции, причем способность организмов к жизни в различных условиях является результатом эволюции не только их самих, но и эволюции экосистем.
4. Главным источником энергии для экосистем является энергия солнечного света. Используя энергию солнечного света, автотрофные организмы синтезируют углеводы и другие органические соединения, богатые энергией, тогда как гетеротроф-

ные получают энергию из пищи, содержащей углеводы; для потока энергии в биосфере присуща одна направленность, причем часть полезной энергии теряется.

5. Экологические системы являются результатом исторического развития природы. Их особенность заключается в том, что для них характерно постоянство биогеохимических циклов, устойчивость и продуктивность.
6. Любое нарушение исторически сложившегося равновесия в природе сопровождается разрушением экологических систем. В современную эпоху наиболее неблагоприятные воздействия на природу связаны с антропогенными факторами.

1. Агрэкология / В.А. Черников, Р.М. Алексахин, А.В. Голубев и др.; под ред. В.А. Черникова, А.И. Чекереса. М.: Колос, 2000.
2. Акимова Т.А., Хаскин В.В. Экология: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ, 1999.
3. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2 т. М., 1989.
4. Биогеохимические основы экологического нормирования / В.Н. Башкин, Е.В. Евстафьева, В.И. Стакин и др. М.: Наука, 1993.
5. Бudyко М.И. Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеиздат, 1991.
6. Вернадский В.И. Биосфера. М.: Мысль, 1967.
7. Вернадский В.И. Живое вещество. М.: Наука, 1974.
8. Вернадский В.И. Химическое строение биосферы и ее окружения. М.: Наука, 1987.
9. Войткевич Г.В., Вронский В.А. Основы учения о биосфере. Учебное пособие для студентов вузов. Ростов н/Д: Феникс, 1996.
10. Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990.
11. Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, 1995. XXVIII.
12. Дажо Р. Основы экологии / Пер. с фр. М.: Прогресс, 1975.
13. Дежкин В.В. Природопользование. М.: Изд-во МНЭПУ, 1997.
14. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология: Учебник. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997.
15. Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979.
16. Кормилицын В.И., Цицкишвили М.С., Яламов Ю.И. Основы экологии. М.: МГУ, 1997.
17. Маврищев В.В. Основы общей экологии: Учеб. пособие. Мн.: Выш. шк., 2000.
18. Мегоус Д.Х., Мегоус Д.Л., Рангерс И. За пределами роста. М.: Прогресс; Пангея, 1994.

19. *Небел Б.* Наука об окружающей среде: Как устроен мир: В 2 т. М.: Мир, 1993.
20. *Никаноров А.Н., Хоружая Т.А.* Экология. М.: ПРИОР, 1999.
21. *Николайкин Н.И., Николайкина Н.Е., Мелехова О.П.* Экология. М.: Дрофа, 2005.
22. *Новиков Ю.В.* Экология, окружающая среда и человек: Учеб. пособие для вузов. М.: ФАИР, 1998.
23. *Одум Ю.* Экология: В 2 т. / Пер. с англ. М.: Мир, 1986.
24. *Протасов В.Ф., Молчанов А.В.* Экология, здоровье и природопользование в России / Под ред. В.Ф. Протасова. М.: Финансы и статистика, 1995.
25. *Ревель П., Ревель Ч.* Среда нашего обитания: В 4 кн. / Пер. с англ. М.: Мир, 1994.
26. *Реймерс Н.Ф.* Начало экологических знаний. М.: Изд-во МНЭПУ, 1993.
27. *Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия молодая, 1994.
28. *Риклефс Р.* Основы общей экологии / Пер. с англ. М.: Мир, 1979.
29. Состояние и тенденции развития современной агроэкологии // Итоги науки и техники. Сер. Растениеводство. Т. 10. М.: ВИНТИ, 1991.
30. *Стадницкий Г.В., Родионов А.И.* Экология. М.: Высшая школа, 1988.
31. *Степановских А.С.* Общая экология. Курган: Зауралье, 1996.
32. *Чернова Н.М., Былова А.М.* Общая экология. М.: Дрофа, 2004.
33. *Чернова Н.М., Былова А.М.* Экология. М.: Просвещение, 1988.
34. *Шварц С.С.* Эволюция и биосфера. Проблемы биоэкологии. М.: Наука, 1973.
35. *Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М., 1980.
36. *Шенников А.П.* Введение в геоботанику. Л., 1964.
37. *Шилов И.А.* Экология. М.: Высшая школа, 1997.
38. Экология, охрана природы и экологическая безопасность: Учебное пособие / Под ред. В.И. Данилова-Данильяна. М.: Изд-во МНЭПУ, 1997.
39. Экология: Учебное пособие / Под ред. С.А. Боголюбова. М.: Знание, 1997.



# СОДЕРЖАНИЕ

---

<b>ПРЕДИСЛОВИЕ</b> .....	<b>3</b>
--------------------------	----------

## **Глава 1**

<b>ПРЕДМЕТ ЭКОЛОГИИ</b> .....	<b>4</b>
-------------------------------	----------

1.1. Краткая история экологии .....	4
1.2. Предмет и подразделения экологии .....	11
1.3. Главные проблемы и задачи .....	15
1.4. Методы исследования в экологии .....	22

## **Глава 2**

<b>БИОСФЕРА</b> .....	<b>2П</b>
-----------------------	-----------

2.1. Понятие биосферы. Учение В.И. Вернадского о биосфере .....	28
2.2. Структура биосферы .....	32
2.3. Эволюция биосферы .....	33
2.4. Биологическая регуляция геохимической среды — гипотеза Геи .....	40
2.5. Функции биосферы .....	44
2.6. Современное строение биосферы .....	45
2.7. От биосферы к ноосфере: коэволюционная стратегия .....	54

## **Глава 3**

<b>ЭКОСИСТЕМЫ</b> .....	<b>60</b>
-------------------------	-----------

3.1. Понятие экосистем .....	60
3.2. Биогеоценоз и экосистема — сходства и различия .....	62
3.3. Состав и структура экосистем .....	68
3.4. Биотическое сообщество .....	69
3.5. Классификация экосистем .....	72

## **Глава 4**

<b>ЭНЕРГИЯ В ЭКОСИСТЕМАХ</b> .....	<b>07</b>
------------------------------------	-----------

4.1. Превращения энергии и законы термодинамики .....	87
---	----

4.2. Источники и виды используемой энергии в экосистемах .....	89
4.3. Первичная продукция .....	92
4.4. Измерение первичной продукции .....	96
4.5. Продуктивность различных экосистем .....	98
4.6. Значение первичной продукции в жизни человека .....	101
4.7. Перенос энергии через сообщество экосистемы .....	103
4.8. Роль пастбищного и детритного пути переноса энергии .....	104
4.9. Эффективность переноса энергии через сообщество .....	106
4.10. Качество энергии .....	117
4.11. Графическое выражение трофической структуры сообщества (экологические пирамиды) .....	119
4.12. Время переноса и баланс энергии .....	121
4.13. Особенности потоков энергии в агроэкосистемах .....	123

**Глава 5****БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ .....** 129

5.1. Понятие и типы круговоротов .....	129
5.2. Критерии оценки круговорота вещества .....	131
5.3. Особенности круговорота веществ в современных условиях .....	137

**Глава 6****ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ .....** 150

6.1. Условия существования организмов .....	150
6.2. Классификация экологических факторов .....	151
6.3. Лимитирующие факторы и приспособления к ним .....	153
6.4. Экологическая пластичность организмов .....	160
6.5. Совместное действие экологических факторов .....	162
6.6. Взаимоотношения организмов со средой .....	165

**Глава 7****ПОПУЛЯЦИИ .....** 160

7.1. Понятие о популяциях и их место в иерархии биологических систем .....	168
7.2. Взаимоотношения в популяциях, межпопуляционные связи .....	171

7.3. Регуляция численности и плотности популяции .....	177
7.4. Особенности возрастной, половой и этологической структуры популяции .....	183
7.5. Поддержание пространственной структуры .....	188
7.6. Общие принципы поддержания популяционного гомеостаза, экологические стратегии .....	193

**Глава 8**

<b>ДИНАМИКА И РАЗВИТИЕ ЭКОСИСТЕМ .....</b>	<b>200</b>
--	------------

8.1. Динамика экологических систем .....	200
8.2. Экологические сукцессии .....	202
8.3. Типы сукцессий .....	209
8.4. Вековые смены экосистем .....	220
8.5. Концепция климакса .....	222

**Глава 9**

<b>БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ .....</b>	<b>220</b>
---	------------

9.1. Понятие о биоразнообразии и факторы, влияющие на него .....	229
9.2. Эволюция биоразнообразия .....	232
9.3. Биологическое разнообразие России .....	233
9.4. Антропогенное воздействие на биоразнообразие .....	237
9.5. Стратегия сохранения биоразнообразия .....	242

**Глава 10**

<b>УСТОЙЧИВОСТЬ ЭКОСИСТЕМ .....</b>	<b>251</b>
-------------------------------------	------------

10.1. Понятие нагрузки и устойчивости экосистем .....	251
10.2. Механизмы устойчивости экосистем .....	258
10.3. Факторы устойчивости экосистем .....	265
10.4. Биологическое разнообразие и устойчивость экосистем .....	270
10.5. Оценка устойчивости экосистем .....	272

<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>	<b>277</b>
-------------------------	------------

<b>ЛИТЕРАТУРА .....</b>	<b>270</b>
-------------------------	------------

*Учебное издание*

Под ред. Житина Юрия Ивановича

# **ЭКОЛОГИЯ**

**Компьютерная верстка**

*К. Крылов*

**Корректор**

*Е. Тюрин*

ООО «Академический Проект»

Изд. лиц. № 04050 от 20.02.01.

111399, Москва, ул. Марتنеновская, 3.

Санитарно-эпидемиологическое заключение  
Федеральной службы по надзору в сфере защиты  
прав потребителей и благополучия человека  
№ 77.99.60.953.Д.002432.03.07 от 09.03.07.

ООО «Трикта»

111399, Москва, ул. Мартененовская, д. 3

*По вопросам приобретения книги просим обращаться  
в ООО «Трикта»:*

*111399, Москва, ул. Мартененовская, 3*

*Тел.: (495) 305 3702; 305 6092; факс: 305 6088*

*E-mail: [info@aproject.ru](mailto:info@aproject.ru)*

*[www.aproject.ru](http://www.aproject.ru)*

Подписано в печать 08.04.08. Формат 84×108 1/2.

Гарнитура Балтика. Бумага писчая.

Печать офсетная. Усл. печ. л. 15,12.

Тираж 2000 экз. Заказ № 268.

Отпечатано в полном соответствии с качеством

предоставленного электронного макета

в ОАО «ИПП «Уральский рабочий»

620041, ГСП-148, г. Екатеринбург, ул. Тургенева, 13.

<http://www.uralprint.ru> e-mail: [book@uralprint.ru](mailto:book@uralprint.ru)