Министерство образования и науки Российской Федерации
Омский государственный педагогический университет

И. И. Богданов

ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ

Учебное пособие для студентов экологических специальностей педагогических вузов

Омск
Издательство ОмГПУ
2015

УДК 574
ББК 20.1
Б73

Печатается по решению редакционно-издательского совета Омского государственного педагогического университета

Рецензент:
доктор биологических наук *М. Г. Малькова*

Богданов, И. И.

Б73 Экология популяций и сообществ : учебное пособие для студентов экологических специальностей педагогических вузов / И. И. Богданов. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2015. – 256 с.

ISBN 978-5-8268-1941-8

Пособие состоит из теоретической части, включающей 12 глав и приложение, и специальной части «Формы контроля», в которую включены тесты для зачета и текущего контроля. Рисунки и фото автора.

Предназначено для студентов специальностей «Экология», «Биоэкология», «Охрана окружающей среды и природопользование», «Эколог-природопользователь».

УДК 574
ББК 20.1

ISBN 978-5-8268-1941-8

© Богданов И. И., 2015
© Омский государственный педагогический университет, 2015

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящее пособие возникло из курса лекций по экологии популяций и сообществ, которые автор читал для студентов Омского государственного педагогического университета (ОмГПУ), специальности «Биоэкология» в течение четырех лет (2010–2013). Из существовавших к тому времени учебников ближе всего к программе курса был учебник А. Б. Ручина «Экология популяций и сообществ» (М.: Академия, 2006. 352 с.). Однако этот учебник был издан малым тиражом и практически недоступен для большинства студентов, которым автор читал данный курс (в библиотеке ОмГПУ – всего один экземпляр). Приходилось рекомендовать студентам для изучения данного предмета руководства по общей экологии (Степановских А. С. Биологическая экология. Теория и практика. М.: ЮНИТИ, 2009. 792 с.; Чернова Н. М., Былова А. М. Общая экология. М.: Дрофа, 2007. 412 с.; Шилов И. А. Экология. М.: Высшая школа, 2006 и некоторые другие). Кроме того, в большинстве этих учебников отсутствовали сведения по основным биометрическим показателям, употребляемым в современных исследованиях популяций и сообществ, и методы их расчета.

Все это побудило автора написать данное пособие. Первоначально это был электронный вариант тех же лекций, выставленный на образовательный портал ОмГПУ. В данном учебном пособии каждая лекция представлена в виде отдельной главы раздела А «Теоретическая часть». Пособие содержит список использованной при его написании литературы (этот же список рекомендован для более глубокого изучения предмета и для подготовки курсовых работ, рефератов, докладов на семинарах). В качестве приложения приводятся формулы основных статистических показателей, применяемых при изучении популяций и биоценозов.

В раздел Б «Формы контроля» включены тесты для проведения текущего контроля знаний и зачета. Тесты включают 20 заданий, в том числе 19 заданий закрытого типа; для них даны варианты ответов, из которых только один правильный. Ответ на одно задания открытого типа должен быть сформулирован самостоятельно.

Курс «Экология популяций и сообществ» читается после курса «Общая экология», поэтому в тексте пособия не расшифрованы значения элементарных экологических терминов и понятий, относящихся в основном к области аутоэкологии.

Прием зачетов по данному предмету в течение четырех лет показал вполне удовлетворительную успеваемость при использовании этих лекций, что было немаловажной причиной издания их в виде учебного пособия.

РАЗДЕЛ А. ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ГЛАВА 1
Понятие о популяции. Основные свойства популяции. Территориальная структура. Иерархия популяций. Зависимые и независимые популяции. Псевдопопуляции и временные популяции. Расселения

Отдельные особи каждого биологического вида не существуют сами по себе, они лишь часть вида, а вид состоит из особых внутривидовых структур – популяций (*populus* – народ, население). Термин «популяция» был предложен в 1903 г. датским генетиком и селекционером В. Иоганзеном для обозначения неоднородной в генетическом отношении группы особей одного вида (в отличие от однородной чистой линии), но был быстро востребован экологами (Ч. Элтон и др.) и стал широко употребляться. Одно из первоначальных определений популяции (Р. Перль) звучало так: «Популяция – группа особей, выделенная в некоторых рамках пространства и времени».

По современным представлениям (Н. П. Наумов), *популяция* – совокупность особей одного вида, населяющих общую территорию, живущих на ней неопределенно долгое время, свободно скрещивающихся между собой и более или менее изолированная от других таких же совокупностей.

Можно также определить (А. В. Яблоков) популяцию, как минимальную самовоспроизводящуюся группу особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющую определенное пространство, образующую самостоятельную генетическую систему и формирующую собственное экологическое пространство; всегда достаточно многочисленную группу особей, на протяжении большого числа поколений в высокой степени изолированную от других аналогичных групп.

Популяция – универсальная форма жизни вида, каждый вид состоит из ряда популяций, часто очень многих, так как в каждом естественном сообществе вид представлен местной популяцией. Лишь малочисленные виды, населяющие ограниченную террито-

рию (на островах, в горах и т. п.) могут состоять из одной местной популяции.

Популяции, в отличие от случайных скоплений, обладают известной степенью организованности, устойчивостью и способностью к эволюции, одни в большей степени, другие в меньшей.

Хорошим примером популяции служит поселение сурков (*Marmota sp.*) в горах Средней Азии (рис. 1). Обычно сурки населяют долины небольших горных речек, а на склонах хребтов, разделяющих эти долины, селятся лишь в их нижней части. В каждой долине живет несколько семей, иногда несколько десятков. Общая их численность зависит от кормовых ресурсов долины (урожая трав) и от наличия удобных мест для рытья нор. Обычно в долине, где поселение сурков существует много лет, все удобные места уже заняты, и норы, вырытые предками, используются их потомками многократно. Население одной такой долины представляет собой отдельную, или, если выразиться точнее, элементарную популяцию сурков.

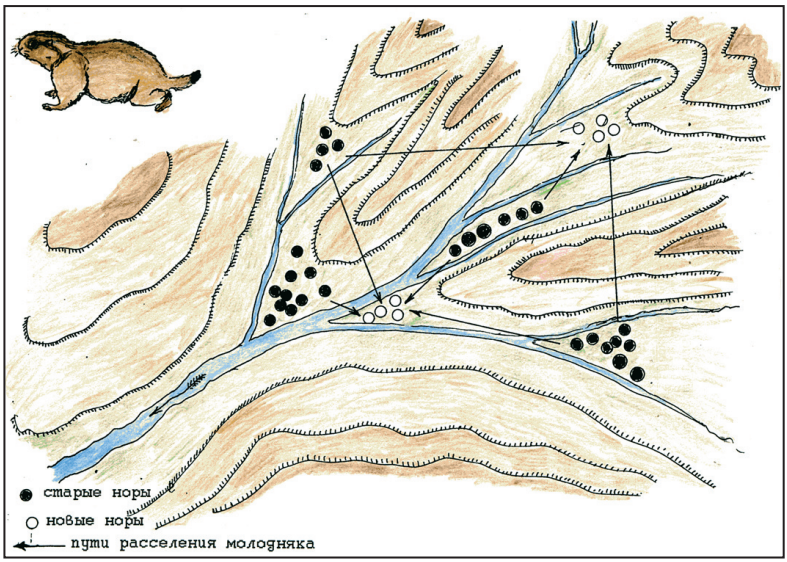

Рис. 1. Поселение сурков в горах Средней Азии

Обычно за пределы долины сурки не выселяются, и семейные пары образуются в основном за счет сочленов этого изолированного сообщества. Но не исключены случаи, особенно в годы с благоприятным сочетанием большинства экологических факторов, увеличения численности и вследствие этого массового расселения, так как ресурсы долины не позволяют жить здесь очень уж многочисленным особям. Если поблизости найдется не занятый сурками участок, пригодный для обитания, и на нем встретятся молодые сурки обоего пола, вытесненные из разных долин, то здесь может возникнуть новое поселение. Если оно сохранится на протяжении ряда поколений со стабильным уровнем численности, то можно считать, что возникла новая популяция.

Из этого примера, в частности, видно, что популяция использует ресурсы среды, часто весьма ограниченные, чтобы обеспечить свое воспроизводство. Поэтому всем популяциям присущ *гомеостаз* (*homoios* – равный, *stasis* – состояние) – свойство регулировать свою численность, поддерживая её на уровне, оптимальном для данных конкретных условий. В нашем примере регуляция численности сурков идет по пути выселения «лишних» особей, как правило молодняка.

Гомеостаз популяции обеспечивается сложными механизмами внутри- и межпопуляционных взаимодействий, включая регуляцию на нейроэндокринном уровне. Происходит изменение физиологических и поведенческих особенностей в ответ на увеличение или уменьшение числа членов популяции, к которой они принадлежат. У одних видов эти приспособления проявляются в жесткой форме – путем выселения или даже уничтожения «лишних» особей, у других – в понижении (или увеличении) плодовитости, миграции части популяции ещё до достижения пороговой численности и др. Подробнее механизм этих явлений будет рассмотрен ниже.

Популяциям, как групповым объединениям, свойственны следующие характеристики, неприменимые к отдельным особям.

Численность – общее число особей в популяции; например, в 2005 г. в лесной зоне Омской области обитали 200 бурых медведей (*Ursus arctos*).

Плотность – численность, отнесенная к единице площади или (для водных и почвенных организмов) к единице объема. В нашем примере с бурыми медведями плотность популяции медведей в 2005 г. составляла 0,06 особей на 10 кв. км (или 1 медведь на 160 кв. км).

Рождаемость – число особей, отродившихся в популяции за определенный период времени (в 2005 г. в Омской области родилось 60 медвежат).

Смертность – количество особей, погибших от разных причин (в 2005 г. в Омской области погибло 74 медведя).

Прирост (убыль) – разность между рождаемостью и смертностью. Если рождаемость превышает смертность, прирост положительный; если смертность превышает рождаемость, прирост отрицательный (в Омской области в 2005 г. прирост в популяции медведей был отрицательный –14 медведей).

Темп роста (убыли) – средний прирост (убыль) за длительное время (в Омской области с конца 1960-х гг. и до настоящего времени численность медведей снизилась в 3 раза, с 600 до 200 особей; темп роста отрицательный).

Представление о том, что каждая популяция обладает равновесным уровнем плотности и существуют выработавшиеся в ходе эволюции внутрипопуляционные механизмы, направленные на поддержание этой плотности, лежит в основе подхода, который можно охарактеризовать как регуляционизм. Принципиально другой подход – стохастизм, уделяющий основное внимание факторам, действующим случайно, или, точнее, случайно распределенными во времени и в пространстве.

Популяции в природе обычно ограничены параметрами условий и нехваткой ресурсов, недоступностью этих ресурсов вследствие ограниченных возможностей расселения и кратковременностью периода, в течение которого рост популяции сохраняет положительное значение. Популяции и растений, и животных в основном ограничены абиотическими факторами, как условиями, так и ресурсами. Биотические отношения на популяции животных в целом влияют более заметно, чем на популяции растений.

Факторами, зависимыми от плотности популяций, называют такие, удельное воздействие которых (в расчете на одну особь) ме-

няется при уменьшении плотности популяции, а независимые от плотности – те, удельное воздействие которых при разном уровне плотности сохраняется на прежнем уровне. Если в популяции северных оленей (*Rangifer tarandus*) волки (*Canis lupus*) ежегодно поедают 30 % особей, а абсолютная убыль будет разная, так как численность в разные годы меняется, то пресс хищников – фактор, независимый от плотности. Но если в год высокой численности волки уничтожат 50 % популяции, а в год низкой численности – 5 %, то пресс хищников будет фактором, зависящим от плотности.

В популяциях, как правило, отсутствует резкое морфологическое отличие особей от особей других популяций, и в популяциях нет частей, аналогичным различным системам органов в организме.

Все групповые характеристики популяции в конечном счете определяют её структуру – распределение особей на территории, соотношение возрастных и половых групп, морфологические, генетические, поведенческие (у животных) и другие особенности.

Формируется структура популяции на основе общих биологических свойств вида и под влиянием факторов внешней среды и имеет по своей сути ярко выраженный приспособительный характер. Структура – понятие целостное, но так как популяция структурирована пространственно и функционально (разные особи неравноценны по вкладу, который они вносят в общепопуляционные функции), для удобства анализа выделяют пространственную и функциональную структуры популяции.

Единство популяции обеспечивается тем, что входящие в неё особи регулярно обмениваются информацией. Информационные процессы – специфический механизм формирования и поддержания целостности популяции.

Популяции – иерархические структуры, популяция высшего ранга состоит из популяций низших рангов. Основной единицей иерархии популяций является элементарная популяция.

Рассмотрим следующий пример (рис. 2). В лесостепи Западной Сибири красная полевка (*Clethrionomys rutilus*) – самый массовый вид грызунов, она обитает в основном в осиново-березовых колках. Колки отделены друг от друга пашнями, лугами, болотами

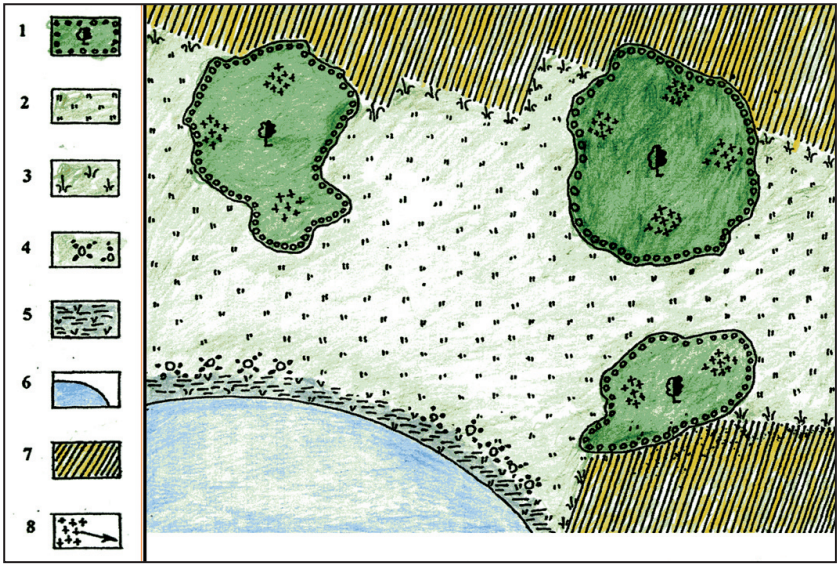

Рис. 2. Структура элементарной популяции красной полевки в лесостепи Западной Сибири. Год низкой численности. 1 – лес, 2 – луг, 3 – бурьян, 4 – кустарники, 5 – болото, 6 – озеро, 7 – пашня, 8 – местообитания и пути расселения

и пр. В каждом колке живет более или менее изолированная группа полевок, обмен особями и скрещивание между такими группами практически не происходит. Таким образом, население полевок в каждом колке можно на первый взгляд считать отдельной популяцией. Но на самом деле эти группы являются микропопуляциями, или ядрами популяций, так как раз в 3–4 года численность зверьков резко возрастает (рис. 3). В пределах каждого колка исчерпываются ресурсы кормов, места для устройства выводковых гнезд. И полевки начинают активно перебегать из колка в колок, заселять и другие местообитания (кустарники, бурьяны по краям поля и др.). Отдельные популяции в нескольких близлежащих колках сливаются в одну. Вот эта популяция и будет элементарной – наименьшей по размеру популяцией, которая полностью отвечает вышеприведенному определению.

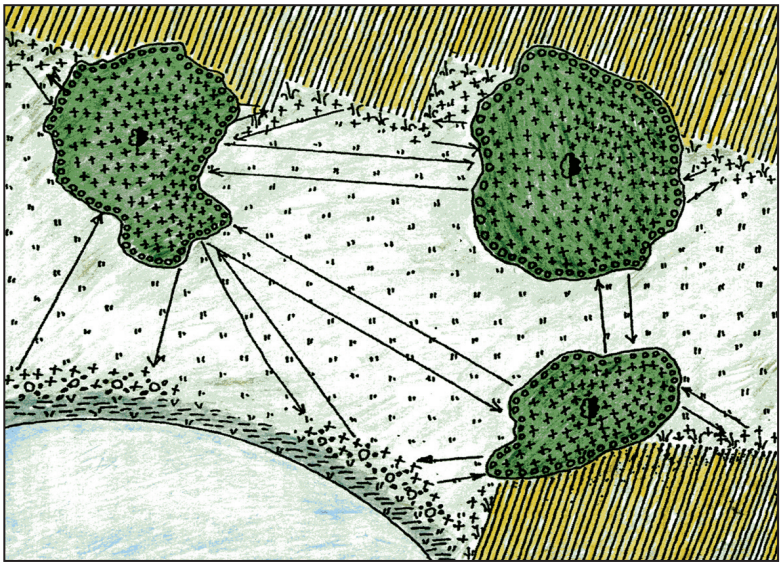

Рис. 3. Структура элементарной популяции красной полевки в лесостепи Западной Сибири. Год высокой численности

А вот в таежных лесах, занимающих гигантские непрерывные площади, элементарные популяции красной полевки выделить трудно, так как естественные границы между различными местообитаниями выражены нечетко, и обмен генами может осуществляться от одной микропопуляции к другой и от одной элементарной популяции к другой «по цепочке» на очень большие территории. Кроме того, при исчерпывании ресурсов на одном участке идет направленное расселение молодняка, а при перенаселении – и взрослых, которые перемещаются на близлежащие территории. В этом случае мы имеем дело с суперпопуляцией. Правда, некоторые экологи не соглашаются с выделением микро- и суперпопуляций и говорят просто о популяциях, не занимаясь их дроблением и объединением.

Правильнее, наверное, рассматривать микро- и суперпопуляции как стадии развития популяции: при низкой численности элементарная популяция разбивается на ряд микропопуляций, при-

уроченных к особо благоприятным местообитаниям (убежищам, рефугиумам, стациям переживания); при высокой численности ряд элементарных популяций сливается в суперпопуляцию, занимающую практически все пригодные для неё местообитания. Это характерно для многих мышевидных грызунов и насекомых, для ряда видов травянистых однолетних растений и др.

Чем меньше по размерам живые существа, тем большая часть объектов внешней среды может служить препятствием к расселению, тем четче отделены друг от друга отдельные популяции. Четкость эта зависит также от степени стенобионтности вида. Особенно резко отделяются популяции водных организмов преградами суши, сухопутных – водными преградами. В Западно-Сибирских непроточных озерах живут популяции серебряного карася (*Carassius auratus*), почти не обменивающиеся генами между собой, но полной изоляции все же нет, так как икра может переноситься на лапках водоплавающих птиц. В двух реках, впадающих в море близко одна от другой, могут быть хорошо изолированные популяции общих видов, так как соленая вода – почти непреодолимая преграда для большинства пресноводных организмов.

Растения, опыляемые ветром или имеющие приспособления для разноса семян ветром, крупными животными или водой, имеют больше шансов на перемешивание популяций, чем самоопыляющиеся или насекомоопыляемые растения, не имеющие приспособлений для разноса семян. Летающие животные (птицы, насекомые) имеют больше шансов для перемешивания популяций, чем нелетающие, мигранты – больше, чем оседлые, и т. д. (как выразился В. Н. Беклемишев, «заяц не знает о границах элементарных популяций, проведенных экологами, и свободно перепрыгивает через них»).

Чем сложнее расчленена территория, занятая видом, тем больше возможностей для обособления отдельных популяций. Чем более подвижен вид, тем меньше таких возможностей. В итоге такие виды, как песцы (*Alopex lagopus*), северные олени, белые медведи (*Ursus maritimus*) имеют очень крупные популяции (по мнению некоторых экологов, в настоящее время белый медведь образует одну популяцию, занимающую территорию всей Арктики). А не-

которые сухопутные моллюски имеют популяции, занимающие территорию в несколько квадратных метров.

На границах ареалов размеры элементарных популяций отличаются от таковых из центра ареала. Пограничные популяции часто бывают мелкие, неустойчивые и обедненные по структуре. Эти популяции наиболее изменчивы при увеличении или сокращении ареала. Наступление леса на тундру, заселение новых территорий пришельцами и т. д. осуществляется множеством авангардных популяций, часть которых вымирает, а остальные со временем сливаются в большие популяции, прочно заселяющие территорию, а на новой границе снова возникают мелкие авангардные популяции и т. д.

Для каждой популяции необходимо такое пространство, размер которого обеспечивал бы выполнение всех её функций, а абсолютная его величина может быть самой разнообразной: от тропиков до полярного круга у синего кита (*Balaenoptera musculus*) или несколько квадратных дециметров поверхности коры дерева для лишайника пармелии (*Parmelia physodes*). В любом случае она должна содержать всё необходимое для существования данной популяции: абиотическую среду, условия для размножения, питания и пр.

Следовательно, в основе связи популяции с территорией лежат специфические потребности вида, сложившиеся в результате его эволюции, различающиеся у разных видов, и даже у разных популяций одного вида, принадлежащих к разным экотипам.

Внутри популяций особи распределены большей частью неравномерно (рис. 4). Равномерное распределение особей бывает, пожалуй, у мучных жуков (*Tenedrio molitor*) в мешке с мукой, да и то лишь при высокой их численности, да в банке с культурой инфузорий туфелек (*Paramecium caudatum)*. Относительно равномерное распределение наблюдается в одновидовых древонасаждениях, у сидячих морских животных: многощетинковых червей пескожилов (*Arenicola marina*), некоторых моллюсков (устриц *Ostrea edulus*, мидий *Mutilus edulus* и некоторых других) в зарослях трав, где семена выпадают в непосредственной близости от родительских особей, а также в посевах и посадках культурных растений (но здесь равномерное распределение создается искусственно).

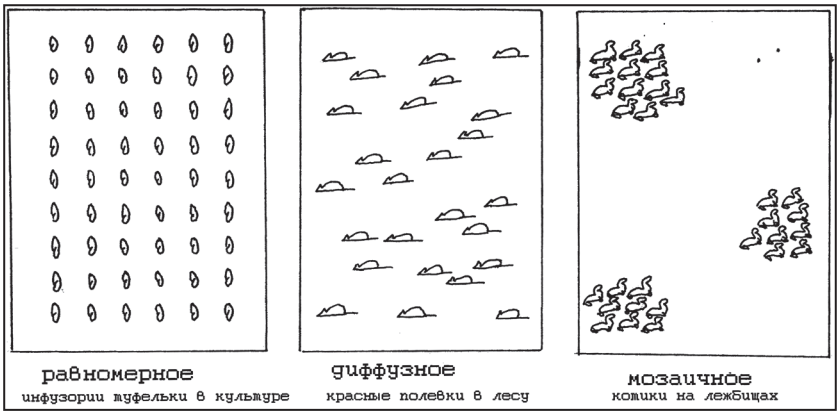

Рис. 4. Распределение особей внутри популяции

Чаще встречаются диффузное и мозаичное распределения особей в популяции. При диффузном распределении отмечаются более или менее густые скопления, между которыми численность особей несколько меньше, чем в них; при мозаичном распределении между скоплениями отдельные особи практически не встречаются.

Скопления обычно приурочены к каким-либо элементам ландшафта. Так, лесостепные колонии грачей (*Corvus frugilegus*) располагаются в колках, где есть ресурсы для устройства гнезд – достаточно высокие деревья с крепкими ветвями. Такие агрегации более или менее постоянны. Агрегации, связанные с наличием пищи, или сезонные скопления, связанные с особенностями размножения или миграций, являются временными. Так, жуки мертвоеды (*Silpha carinata*) и могильщики (*Necrophorus vespilio*) в больших количествах встречаются на трупах животных. Морские котики (*Callorhinus ursinus*) большую часть года встречаются по одиночке или небольшими группами на огромных пространствах северной части Тихого океана, а в период размножения образуют тысячные стада на некоторых островах или на определенных участках безлюдных материковых побережий.

Популяция, которая может долгое время существовать, поддерживая относительно постоянный уровень численности за счет только собственного размножения, называется независимой. Если численность популяции частично поддерживается за счет особей, мигрирующих из соседних популяций, а без них численность популяции была бы хотя и стабильной, но гораздо ниже реальной, то такая популяция называется полузависимой. Если же популяция неспособна поддерживать свою численность за счет собственного размножения и существует лишь за счет мигрантов, то это зависимая популяция.

Поясним сказанное примером (рис. 5). Вблизи крупного озера с достаточно чистой и насыщенной кислородом водой, с обильной водной растительностью, образующей так называемое «второе дно», находится животноводческая ферма «А». Выплаживающиеся на озере самки малярийных комаров (*Anopheles sp.*) питаются в коровниках и откладывают яйца на озере. Популяция существует за счет только собственной репродукции и полностью независима.

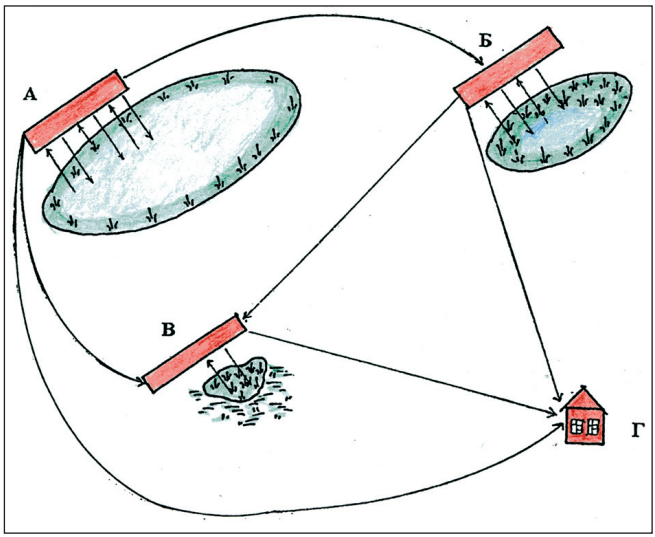

Рис. 5. Элементарные популяции малярийного комара

В нескольких километрах находится аналогичная ферма «Б». Но озеро вблизи неё небольшое, сильно заросшее, бедное кислородом, и в нем имеется лишь несколько небольших участков, пригодных для выплода комаров. Однако часть комаров с фермы «А» регулярно залетают кормиться на ферму «Б». Если бы не они, численность комаров на ферме «Б» была бы намного меньше, чем в действительности. Значит, на ферме «Б» существует полузависимая популяция комаров.

Наконец, неподалеку есть ферма «В», возле которой водоем наполняется водой не каждый год, и не может дать условия для постоянного выплода комаров. Популяция комаров на этой ферме погибла бы в первое же засушливое лето, если бы сюда не залетали регулярно самки с ферм «А» и «Б». На ферме «В» существует зависимая популяция.

Далее представим себе, что неподалеку от этих трех ферм находятся усадьба (Г), вблизи которой нет мест выплода комаров. Но осенью отдельные самки комаров с той или иной фермы (или со всех трех ферм) могут залететь в коровник или конюшню усадьбы и перезимовать там. Весной они напьются крови на животных и улетят из усадьбы в поисках места для откладки яиц. В этой усадьбе зимой существовала псевдопопуляция комаров (лишенная такого важного свойства популяции, как самовоспроизводство).

Независимые и полузависимые популяции распространены в природе очень широко. Большинство элементарных популяций именно независимые и полузависимые. Зависимые популяции характерны, в частности, для патогенных микроорганизмов. Так, в 1930-е гг. в некоторых районах Дальнего Востока благодаря низким шансам переноса малярии ежегодное количество свежих случаев было меньше ежегодного количества выздоравливающих. Но в этих районах существование возбудителя малярии – малярийного плазмодия *(Plasmodium vivax)* поддерживалось постоянным притоком из европейской части СССР значительного числа носителей возбудителя. Свежие случаи все же встречались, и таким образом местное воспроизводство его популяции все же шло, но таких случаев было недостаточно для надежного поддержания численности плазмодиев на должном уровне.

Появление псевдопопуляций характерно для некоторых морских животных, попадающих в сильно опресненную воду. Так, полихета *Nereis succinea* в Северном Каспии поддерживает свою популяцию за счет приноса течением личинок из южной, более соленой части моря. Собственный нерест здесь невозможен, так как в слабо соленой воде половые продукты погибают. Личинки морских ежей (*Cidaris cidaris*), живущих в проливе Каттегат перед входом в пролив Зунд, уносятся в Зунд сильным течением, попадают в опресненные воды и погибают, а псевдопопуляция каттегатских морских ежей поддерживается личинками, которые вносятся в Каттегат из Северного моря.

Временной или периодически возникающей популяцией называется такая популяция, которая появляется в малопригодных для данного вида условиях и сохраняется в течение более или менее длительного времени всецело или частично за счет собственного воспроизводства. Однако по минованию благоприятного для неё периода такая популяция вымирает. Известны случаи возникновения временных популяций малярийного комара за пределами северной границы его ареала в особо теплые годы и существования их там в течение нескольких лет, но первое же холодное лето приводило их к гибели.

Несколько элементарных популяций могут объединиться в экологическую популяцию, отличающуюся от других таких же групп некоторыми особенностями экологии (характер питания, сроки размножения и пр.) (рис. 6). Так, одуванчики (*Taraxacum sp.*) на теневом склоне оврага зацветут на несколько дней позже, чем на солнечном, и опыление насекомыми будет происходить на каждом склоне в свои сроки, переноса пыльцы со склона на склон практически не будет. Значит, на каждом склоне будет обитать своя экологическая популяция.

Таежные клещи (*Ixodes persulcatus*) в хорошо прогреваемом сосновом бору активизируются раньше, чем в затененном соседнем ельнике, раньше наступит и их максимальная численность, но абсолютная численность может оказаться больше в более влажном ельнике, что также позволяет говорить о двух экологических популяциях.

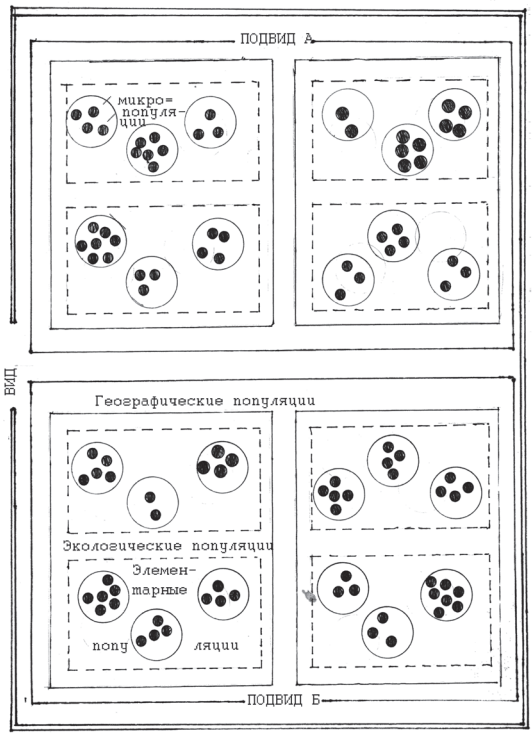

Рис. 6. Популяционная структура вида

Разные экологические популяции образует большой пестрый дятел (*Dreobates major*) в южной тайге и в лесостепи Омской области. В таежной популяции заметную долю в зимнем питании дятла составляют семена хвойных деревьев, и для их добычи не нужно совершать далекие миграции, а для лесостепной популяции как раз характерны миграции в тайгу или в искусственные сосновые посадки и приречные (ленточные) сосновые боры.

Разнообразие экологических популяций и число занятых ими местообитаний служит показателем экологической пластичности вида, оно страхует вид от вымирания при изменении условий в одном из типов местообитаний; в других типах местообитаний вида популяции сохраняются.

Группа экологических популяций, населяющая территорию с географически однородными условиями и отделенная от других таких групп трудно преодолимой преградой географического характера (река, горный хребет, пустыня, морской пролив, безлесное пространство для лесных видов или лес – для степных и т. д.) называется географической популяцией (рис. 6). Характер преграды для разных видов будет сильно различаться. Так, река Иртыш – почти непреодолимая преграда для мелких мышевидных грызунов, и на его берегах обитают разные их географические популяции, но для лося (*Alces alces*) река не преграда, и лоси на обоих берегах Иртыша принадлежат к одной географической популяции.

Поскольку между географическими популяциями почти не происходит смешивание, то в них могут быть выражены даже морфологические различия, физиологические особенности, сроки размножения и различия в характере поведения. У желтогорлых мышей (*Apodemus flavicollis*) из горных лесов Кавказа содержание гемоглобина в крови достоверно выше, чем у зверьков того же вида из лесов Центральной России, Белоруссии или Прибалтики. При исследовании питания лесной куницы (*Martes martes*) на Кавказе в 75 % желудков найдены остатки растительной пищи (плоды и орехи), в 29 % – остатки мелких млекопитающих и в 7 % – остатки птиц. На Северном Урале у тех же лесных куниц, но относящихся к другой географической популяции, в 70 % желудков содержались остатки мелких млекопитающих, в 35 % – остатки птиц и в 13 % – остатки растительной пищи (в основном ягоды и семена хвойных).

У семиточечной божьей коровки (*Coccintlla septempunctata*) имеется четыре географических популяции, отличающиеся сроками размножения и числом генераций. В европейско-сибирской популяции развитие идет в течение мая-сентября, есть зимняя спячка, но нет летней. Развивается одна, в особо благоприятное лето две генерации. В средиземноморской популяции зимой температура ниже порога развития, а летом выше. Но весной и осенью сумма эффективных температур такова, что позволяет развиться одной генерации весной и одной осенью. Зимой же и летом жуки впадают в спячку. В ирано-туранской популяции большую часть

года размножение невозможно, лишь в мае-июне условия позволяют развиться одной генерации, остальное время жуки проводят в спячке. В сахаро-синдской популяции божьи коровки живут лишь в оазисах и только в зимнее время развивается одна-две генерации. Спячка летняя.

Особой разновидностью географических популяций являются географические изоляты – ограниченные популяции, изолированные от основного ареала вида четкими разрывами. Так, в Австралии в связи с резкой разграниченностью лесных и пустынных местообитаний у 425 видов птиц отмечено 211 (по другим данным 226) четко выраженных географических изолятов, обитатели которых имеют заметные морфологические отличия от обитателей основного ареала. Географические изоляты существуют сравнительно недолго и обычно становятся самостоятельными видами: дарвиновы вьюрки (*Geospizinae sp.*) на Галапагосских островах, персидская белка (*Sciurus persicus*) в Закавказье и др., либо вымирают, либо восстанавливают контакт с основным ареалом, образуя вторичную зону контакта.

При росте изоляции могут образовываться подвиды – географически обособленные группы местных популяций, таксономически отличающиеся от других таких же подразделений вида (рис. 6). Особи, относящиеся к разным подвидам, обычно отличаются по размерам, окраске, особенностям поведения в такой степени, что не менее 75 % особей одного подвида можно отличить от 75 % особей другого подвида («правило 75 %»). Чем подвижнее вид, тем серьезнее должна быть преграда, которую он не может преодолеть, Так, лось, населяющий почти сплошной пояс тайги, образует в Евразии три подвида, в Северной Америке два, а благородный олень (*Cervus elaphus*), населяющий разобщенные массивы смешанных и лиственных лесов, – шесть подвидов в Евразии и три – в Северной Америке.

Подвиды хорошо выражены на островах и в местообитаниях с хорошей изоляцией. На Соломоновых островах мухоловка монарх (*Monarcha melanopsis*) образует на шести островах шесть подвидов; зимородок Галатея (*Tanysiptera galatea*) на Новой Гвинее и близлежащих островах образует восемь подвидов и т. д. Чем ме-

нее подвижен вид, тем четче выражены подвиды. На острове Оаху (Гавайские острова) сухопутный моллюск *Achatinella mustelina* на площади 6 кв. км образует 15 морфологически четких подвидов. На островах Карибского моря на двух противоположных склонах одного холма могут обитать два хорошо различимых подвида моллюсков рода *Zerion,* на одном небольшом островке насчитали 2 или 3 близкородственных вида этого рода и до 10 их подвидов.

С другой стороны, широко распространенные, подвижные виды не образуют много подвидов, границы между подвидами нерезкие, ареалы обширны, а на стыках ареалов подвидов встречаются особи, со смешанными признаками, которых трудно отнести к тому или иному подвиду. Так, красная полевка образует на протяжении лесного пояса Евразии всего семь подвидов, а северный олень вообще не образует подвидов, а только 10–15 географических популяций (лишь в последнее время более мелкую форму с острова Врангеля стали считать отдельным подвидом).

У обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*) на монотонной территории зоны тайги Евразии образуется пять подвидов; территории, занимаемые каждым подвидом, велики и границы между ними нерезкие. В сильно мозаичных районах смешанных лесов Европы и горных лесов Южной Евразии, а также на островах Сахалин и Хоккайдо обитает ещё 14 подвидов, ареалы которых невелики и хорошо отграничены друг от друга.

На образование подвидов влияет не только территориальная изоляция. У гусей гуменников (*Anser fabalis*) на территории России четко выражены три подвида, а у утки кряквы (*Anas platyrhynchus*) подвидов нет. Дело в том, что гуси образуют постоянные пары, не распадающиеся в течение ряда лет и из года в год зимующие и размножающиеся на одних и тех же местах. У уток же каждый год образуются новые пары, причем часто они формируются на местах зимовок, где встречаются птицы из разных, иногда весьма отдаленных друг от друга мест. Таким образом, у гусей брачное поведение способствует закреплению изоляции, а у уток размывает её.

Иногда тот или иной признак меняется на протяжении ареала постепенно, что не дает возможности выделить подвиды. Это так

называемая клинальная изменчивость. Клина (от греч. *klyna* – ступень, лестница) – серия популяций, на протяжении которых какой-либо признак изменяется постепенно. Хорошо выражена клинальная изменчивость в окраске некоторых млекопитающих. В Канаде с севера на юг меняется процент черной морфы в популяциях лисиц (*Vulpes vulpes*) от 19 до 1 %; сиводушек от 46 до 16 %, а красных лисиц от 35 до 83 %. Клинальная изменчивость по разным признакам может меняться независимо, что привело некоторых ученых к выводу о нереальности подвидов как таковых: они считают, что подвиды – лишь совпадения изменчивости по разным клинам, в частности, по широтному и меридиональному направлениям. Однако такие факты наблюдаются далеко не у всех видов, а только у тех, которые имеют очень обширные ареалы.

Расселение – это перемещение взрослых особей и молодняка, личинок, семян, спор, пыльцы и т. д. Такое перемещение может быть трех видов:

1) эмиграция – расселение с занятием новых территорий (преимущественно изначально небольших групп);

2) иммиграция – расселение на новую территорию, причем на старой территории не остается сколько-нибудь многочисленной популяции;

3) собственно миграция – периодический уход и возвращение не прежнюю территорию.

В растущих популяциях происходит активная эмиграция, она расширяет ареал за счет новых территорий, эмигранты также проникают на территории тех популяций данного вида, где в данное время велика смертность, и поддерживают таким образом падающую численность. Следовательно, в основе эмиграций лежит неравенство рождений и смертей, связывающих различные популяции вида в одно целое.

Иммиграция наблюдается при общем ухудшении условий существования вида в данной местности. Иммигранты, попадающие на новую территорию, если на ней складываются особо благоприятные условия и отсутствуют конкуренты, могут дать резкий подъем численности, что может в корне изменить экологическую ситуацию в местах их вселения. Такое явление называется нашествием.

Обычные миграции связаны, как правило, с изменением условий местообитаний периодического характера (чаще по сезонам года), с временным переселением на места, где в данный момент условия наиболее благоприятны, а ресурсы обильны (кормовые, зимовальные, нерестовые и другие миграции).

Если миграции не выходят за пределы привычной среды обитания в пределах одной и той же природно-климатической зоны, их называют *кочевками* (перемещение копытных в африканских саваннах при наступлении сухого сезона в места, где есть постоянные водоемы и обратно в сезон дождей; перемещение северных оленей в прибрежную часть тундры, где ветер отгоняет гнус, а зимой в лесотундру и в северную часть лесной зоны, где снег более рыхлый и из-под него легче добывать корм; кочевки стаек синиц (*Parus sp.*) по зимнему лесу и перемещение их в ближайшие города и т. п.).

Собственно миграциями называют перемещения за пределы своего постоянного ареала: перелеты птиц на зиму в более теплые края, миграции атлантических и тихоокеанских лососей (*Salmo sp., Onchorinchus sp.*) из морей в реки на нерест, морских котиков (*Calorhinus ursinus*) и сивучей (*Eumetopias jubatus*) на «гаремные лежки» и т. п. Здесь не всегда происходит возвращение тех же особей, которые покинули исходную территорию. Так, тихоокеанские лососи после икрометания погибают, а в море, на места нагула, возвращаются вновь отродившиеся особи.

Расселения служат захвату новых или освободившихся территорий, установлению сбалансированного разнообразия. Они служат также одним из факторов, способствующих потоку генов и видообразованию. Характер расселений в большой степени зависит от врожденной способности взрослых особей или зародышевых форм к перемещению, которую обозначают термином *вагильность* (подвижность).

При благоприятных условиях даже небольшая группа иммигрантов может дать начало большой и полноценной популяции. Примеры – вселение кроликов (*Orictolagus cuniculus*) в Австралию, скворцов (*Sturnus vulgaris*) и водяного гиацинта (*Eichhornia crassipes*) в США, элодеи (*Elodea canadensis*) и ондатры (*Ondatra*

zibethicus) в Европу. Важно только, чтобы эта группа достаточно быстро увеличила свою численность. Если же численность популяции сохранится на низком исходном уровне, это всегда грозит обеднением генофонда и снижением жизнеспособности.

Уверенность в том, что даже небольшая группа особей при благоприятных условиях может дать начало полноценной популяции, в последнее время несколько возросла, поскольку стало очевидным, что резерв скрытой генетической изменчивости за счет так называемых нейтральных мутаций у каждого организма больше, чем считалось ранее. Тщательное изучение любой, казалось бы, однородной группы особей всегда выясняет наличие в ней определенного генетического разнообразия.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ.

1. Что такое популяция?
2. Что мы понимаем под структурой популяции?
3. Что такое независимая, полузависимая и зависимая популяции?
4. Что такое микропопуляция и суперпопуляция?
5. Дайте определения элементарной, экологической и географической популяции и псевдоапопуляции.
6. Дайте определение подвида.
7. Что такое клинальная изменчивость?
8. Каковы основные виды миграций?
9. В чем биологическое значение миграций?

ГЛАВА 2
Функциональная структура популяций. Половозрастная структура популяций у растений и животных. Гемипопуляции. Стратегии выживания. Территориально-функциональное единство популяций

Даже самая маленькая популяция неоднородна, так как она состоит из особей разного возраста и (у раздельнополых) пола. Бывают ещё и различные сезонные формы, особенно у насекомых. У тлей (*Aphidinea*) почти всё лето встречаются исключительно бескрылые формы, а крылатые – только в короткие периоды расселения и полового размножения. У форелей (*Salmo trutta*) и некоторых других рыб бывают сезонные расы по срокам нереста – осенние и весенние и т. д.

Структура популяции по физиологическому и генетическому составу (включая и половозрастному) именуется функциональной структурой, так как каждая возрастная, половая, сезонная, морфологическая группа выполняет в популяции разные функции, в сумме дающие возможность существовать популяции, как единому целому.

У однолетних растений выделяют следующие основные возрастные группы (рис. 7):

1. Проростки. Выражены семядольные листья, питание в основном за счет питательных веществ в семядолях, фотосинтез почти не идет.

2. Ювенильные формы. Появляются первые настоящие листья, начинается нормальный фотосинтез, но питание ещё частично идет за счет запасных веществ.

3. Имматурные формы. Начинается ветвление побега, питание полностью за счет фотосинтеза.

4. Молодые генеративные формы. Обильное цветение. Появляются первые плоды.

5. Зрелые генеративные формы. Наиболее обильное плодоношение, но цветы ещё есть.

6. Старые генеративные формы. Цветов нет, плодоношение постепенно снижается.

7. Субсенильные формы. Плодоношение прекращается, начинается угнетение роста.

8. Сенильные формы. Рост полностью прекращается, начинается отмирание листьев и стеблей (увядание).

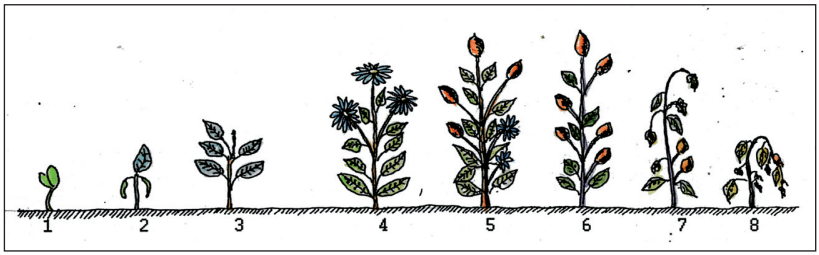

Рис. 7. Возрастная структура популяции однолетних растений (по Черновой, Быловой, 2007, с изменениями)

В нормальной растительной популяции присутствуют все эти формы, но соотношение их сильно различается. Если преобладают ювенильные, имматурные и молодые генеративные формы, то популяция называется *инвазионной*. При преобладании всех трех видов генеративных форм популяция называется *фертильной*. При преобладании старых генеративных, субсенильных и сенильных форм популяция называется *регрессивной*.

Возрастная структура растительной популяции определяется биологическими особенностями вида и условиями внешней среды. Последние в значительной степени определяют весь ход онтогенеза. В оптимальных условиях растение нормально проходит все возрастные стадии. При неблагоприятных условиях может тормозиться размножение, и имматурная форма может сразу перейти в субсенильную. В одной и той же популяции под влиянием изменения тех или иных внешних факторов разные растения могут развиваться по разным вариантам онтогенеза, с разными комбинациями возрастных форм, и таких комбинаций может насчитываться несколько сот, даже несколько тысяч. Такое явление называется поливалентностью онтогенеза.

У многолетних растений выделяются те же возрастные формы, что и у однолетних, но поливалентность онтогенеза выражена

слабее. У многолетних трав, как правило, преобладают различные генеративные формы, но имматурных, ювенильных и проростков все же достаточное количество. При улучшении агротехнического фона часто происходит ускорение развития у многолетних трав в искусственных посевах по сравнению с дикими популяциями тех же видов. У древесных и кустарниковых растений, особенно при очень плотных насаждениях, происходит угнетение проростков и ювенильных форм, преобладают зрелые и старые генеративные, субсенильные и сенильные формы.

При питании тех или иных фитофагов могут избирательно выедаться те или иные формы. Так, в Западной Сибири узкочерепные полевки (*Microtus gregalis*) выедают преимущественно молодые сочные растения, а полевые мыши (*Apodemus agrarius*) – растения с созревшими семенами.

В популяциях животных также совместно обитают особи разного пола и возраста, но есть и популяции, состоящие из одновозрастных животных, или животных, стоящих на одной стадии развития.

У тех насекомых, у которых зимуют яйцекладки, личинки или куколки, а взрослые погибают, не зимуя, вся популяция одновозрастная, почти одномоментно переходит от молодости к зрелости, а от зрелости к старости. При этом размножение происходит один раз в жизни, и цикл развития однолетний. Пример – яровая совка (*Apomea nictilans*). Численность таких популяций неустойчива, отклонения от оптимальных условий на любой стадии развития вызывают высокую смертность, и наоборот, совпадение оптимальных значений ведущих факторов на разных стадиях вызывает резкий подъем численности.

У видов с однократным размножением, но с многолетним жизненным циклом, популяции более устойчивы. У жуков щелкунов (*Elateridae*) зимуют взрослые жуки, яйца откладываются в конце весны – в начале лета, личинки выводятся через 2–3 недели, живут до 3–5 лет. Поэтому в популяции каждый год присутствуют представители разных генераций, и неблагоприятные условия, в которых начала развиваться одна из них, компенсируются для популяции в целом более высокой численностью той генерации, которая начала развиваться в более комфортных условиях.

У видов с однократным размножением и коротким жизненным циклом в течение одного сезона может смениться несколько генераций, но обычно в популяциях таких видов преобладает одна, очередная по срокам. Полосатая хлебная блошка (*Phyllotreta vitula*) дает в сезон два поколения, весной встречаются только перезимовавшие жучки, летом – часть перезимовавших, но в основном вновь отродившиеся жучки первого поколения. В конце лета перезимовавших жучков уже нет, мало и жучков первого поколения, преобладают жучки второго поколения, которые и уйдут на зимовку. Наиболее вредят перезимовавшие жучки, так как они поражают первые листья, и растения гибнут или сильно ослабевают. Жучки второго поколения при своем появлении почти не вредят, так как растения в это время сильные, но, перезимовав, они будут вредить молодым растениям весной следующего года.

По количеству генераций в сезон виды животных делятся на моновольтинные, дающие в сезон одну генерацию, и поливольтинные, дающие в течение сезона две и более генераций. Пример моновольтинного вида – яровая совка, поливольтинных – различные виды тлей *(Aphidinta*).

По количеству генераций в течение индивидуальной жизни виды животных делятся на моноциклические, дающие потомство один раз в течение всей жизни, и полициклические, дающие потомство в течение индивидуальной жизни два и более раз. Моноциклический вид может быть моновольтинным, как яровая совка, живущая всего один сезон, и поливольтинным, как тли; каждая тля размножается один раз в жизни, но сроки развития у тлей так коротки, что некоторые их виды успевают дать за сезон до 15–20 генераций. Полициклический вид также может быть моновольтинным, если в каждый сезон приносится один помет (большинство копытных и других крупных млекопитающих, почти все птицы холодных и умеренных широт), или поливольтинным, когда в сезон бывает несколько выводков (большинство грызунов, некоторые мелкие певчие птицы).

У растений выделяются монокарпические виды, плодоносящие один раз в жизни: однолетники; из многолетников – некоторые бамбуки (*Bamdusa sp.*), кактусы (*Cactacea*) и некоторые дру-

гие, и поликарпические, плодоносящие много раз в течение жизни (большинство многолетников), аналогично моно- и полициклическим видам у животных.

Часто у многих животных разные возрасты или стадии развития занимают разные экологические ниши. Личинки кровососущих комаров (*Culicidae*) обитают в водоемах, взрослые комары – в воздухе, личинки питаются органической взвесью и одноклеточными существами, взрослые самки пьют кровь позвоночных, а самцы – нектар цветов. Популяция, таким образом, состоит из двух половин – гемипопуляций (*hemy* – половина).

Гемипопуляции характерны для многих насекомых, у которых личинки и взрослые живут в разных средах (рис. 8). Кроме упомянутых комаров, водно- живущих личинок имеют стрекозы (*Odonatoptera*), поденки (*Ephemtroptera*), ручейники (*Trichoptera*), веснянки (*Plecoptera*) и некоторые другие. Майские жуки (*Melolonthinae*) в личиночной стадии кормятся в почве, на корнях деревьев, а во взрослой стадии – листьями в их кронах. Взрослые бабочки питаются нектаром цветов или вообще не питаются, а личинки у различных видов кормятся листьями, плодами, реже корнями, древесиной.

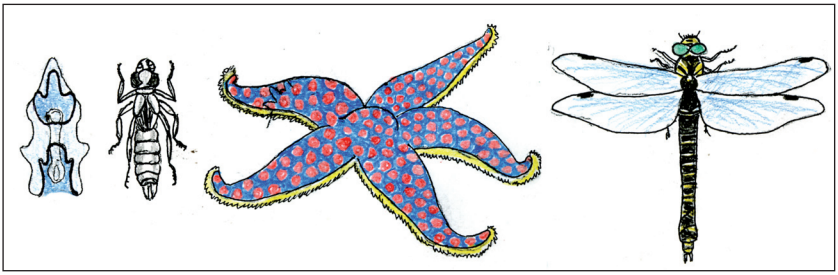

Рис. 8. Примеры гемипопуляций

Гемипопуляции характерны также для сидячих или медленно передвигающихся по дну морских животных, личинки которых входят в состав планктона (рис. 8). У многих паразитических животных мы также видим гемипопуляции. У кошачьей двуустки

(*Opistorchis felineus*) первая личиночная стадия – свободно плавающая, не питающаяся, вторая паразитирует в моллюсках рода *Bythinia*, третья – в некоторых рыбах семейства карповых: плотве (*Rutilus rutilus*), ельце (*Leuciscus leuciscus*) или язе (*L. idus*), а взрослая стадия – в печени человека, кошки (*Felis catus*), медведя, росомахи (*Gulo gulo*) или выдры (*Lutra lutra*).

Гемипопуляции имеют важное экологическое значение: вид на разных стадиях развития использует ресурсы разных экологических ниш, и между взрослыми и молодняком не возникает конкуренции, повышается жизненный потенциал вида, приобретаются известные преимущества перед видами, не образующими гемипопуляций.

Если мы в системе координат по вертикали (ось ординат) отложим возраст, а по горизонтали (ось абсцисс) численность особей данного возраста, то получим пирамиду возрастов. Она бывает трех видов (рис. 9).

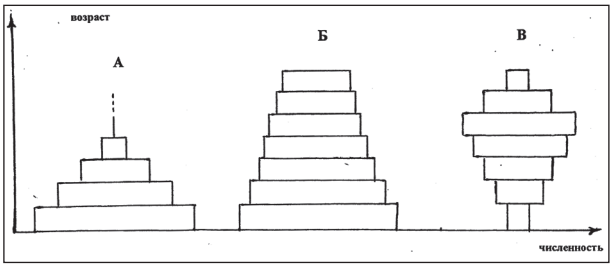

Рис. 9. Пирамиды возрастов (по Дажо, 1975, с изменениями).
А – возрастной состав популяции вида, использующего r-стратегию,
Б – возрастной состав популяции вида, использующего К-стратегию,
В – возрастная структура вымирающей популяции

Первый вид – пирамида с широким основанием и острой вершиной. Это означает высокий процент молодняка в сочетании с его высокой смертностью и небольшим количеством особей, доживших до старших возрастов. По такой схеме развиваются популяционные циклы животных с малыми сроками жизни и высокой смертностью, особенно среди молодняка, но высокими темпами размножения: мелкие млекопитающие, насекомые, некоторые

рыбы и др. Классический пример – обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*). В помете бывает от 4 до 10 детенышей, в год отмечается от 3 до 8 выводков, половая зрелость наступает в возрасте 1,5–2 месяца, беременность длится 20 дней, но срок жизни не более двух лет. Теоретически одна полевка может принести от 24 до 160 потомков. У сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) бывает 6–10 детенышей в выводке и до четырех выводков в год. Половая зрелость наступает в возрасте 30 дней, срок жизни немногим более года. Теоретически потомство одной самки может превышать 100 особей. Такая стратегия сохранения вида за счет высокой плодовитости при почти полной незащищенности молодняка и его высокой смертности, называется r-стратегией.

Возрастная структура популяций у таких животных меняется в течение сезона очень существенно (рис. 10). У красной полевки, например, весной абсолютно преобладают особи, родившиеся в конце прошлого лета и перезимовавшие (*adultus*), попадаются и более старые, родившиеся весной или ранним летом прошлого года (*senex*). В конце весны – начале лета попадаются сеголетки – молодые (*juvenis*), которые быстро подрастают и переходят в категорию *subadultus 1*; они довольно быстро достигают половой зрелости и приступают к размножению (*subadultus 2*). Эта возрастная категория зверьков составляет значительную часть летней популяции. Сеголетки, родившиеся во второй половине лета и осенью, как правило, половой зрелости в год своего рождения не достигают (остаются в статусе *subadultus 1*), по общему габитусу (масса и размеры тела) схожи с взрослыми зверьками (*adultus*). Именно они составляют основу позднелетней, осенней и зимней популяции и играют роль популяционного резерва вида на следующий сезон размножения. К концу лета старые зверьки (*senex*) исчезают, а перезимовавшие взрослые (*adultus*) составляют ничтожное количество.

Если численность популяции в начале сезона довольно высокая, а в конце сезона очень высокая, и основную массу составляют молодые неразмножающиеся особи, на следующий год можно ожидать резкое снижение численности. Если весной численность невысокая, в течение сезона резко нарастала и в конце сезона преобладают молодые размножающиеся особи, то на следующий год можно

ожидать повышения численности. Так анализ возрастной структуры помогает решать важную практическую задачу – прогноз численности мышевидных грызунов, многие из которые являются, с одной стороны, вредителями сельского и лесного хозяйства, хозяевами возбудителей опасных болезней и прокормителями членистоногих переносчиков некоторых возбудителей; с другой стороны, они служат основным источником корма для ценных пушных зверей.

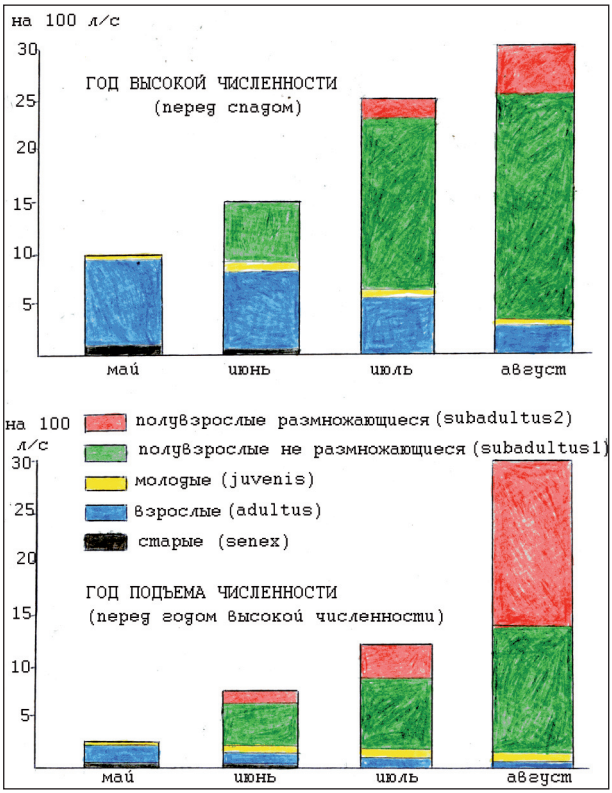

Рис. 10. Возрастная структура популяции красной полевки

Второй тип пирамиды возрастов – основание лишь немного шире вершины. Процент молодняка невысок, но выживание его хорошее, до старших возрастов доживает заметная часть популя-

ции. Такая пирамида возрастов характерна для крупных животных с низкой рождаемостью, длительным сроком жизни, хорошей защищенностью молодняка и низкой смертностью. Пример – гренландский кит (*Balaena mysticetus*). Самка рождает одного детеныша раз в 2–3 года, половая зрелость его наступает в возрасте трех лет, продолжительность жизни 20 лет. Теоретически одна самка в течении жизни может дать до восьми детенышей. У африканского (*Loxodonta africana*) и индийского слона (*Elephas maximus*) продолжительность жизни 70 лет, половая зрелость наступает в 15 лет, беременность длится 22–24 месяца, рождается один детеныш раз в 3–4 года. Теоретически одна слониха может дать до пятнадцати слонят. Такая стратегия выживания, направленная на максимальное сохранение молодняка, называется К-стратегией.

При отнесении вида к r-стратегии или к К-стратегии большое значение имеет степень защищенности молодняка. Это можно показать на примере рыб (рис. 11).

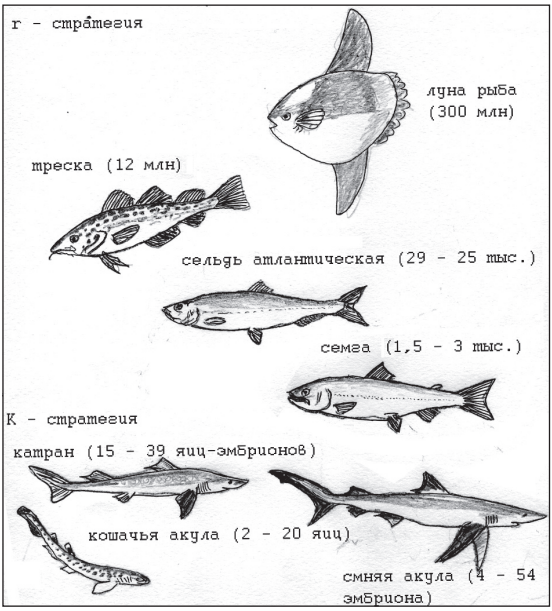

Рис. 11. Стратегии выживания на примере рыб

Луна-рыба (*Mola mola*) имеет плавающую икру и совершенно беззащитных мальков, поэтому она мечет до 300 млн икринок (рекорд плодовитости в Царстве Животных!), многие из которых погибают. Треска (*Gadus morhua*), также имеющая очень мелкое потомство, мечет до 12 млн икринок. Мальки сельди (*Clupea sp*.) крупнее, чем у трески и луны-рыбы, и она мечет до 25 тыс. икринок. Икра горбуши (*O. gorbuscha*) развивается в вырытых в песчаном дне ямках, прикрытых сверху камешками, мальки выходят довольно крупные, поэтому самка мечет до 3 тыс. икринок. Наконец, акулы (*Selachioidea*), как те, что мечут икру (например, кошачья акула, *Scyliorhinus canicula*), так и те, что рождают живых детенышей (например, синяя акула, *Prionace glauca*), рождают от 2–5 до 30–50 детенышей (или мечут такое же количество икринок). Икринки велики (с шарик для пинг-понга или даже с теннисный мячик) и покрыты плотной оболочкой, к тому же спрятаны среди подводной растительности, кораллов, камней и т. п. Молодь вполне сформировавшаяся, способная и прокормиться, и постоять за себя. В случае акул мы видим типичную К-стратегию, в остальных случаях – r-стратегию. Сравнительная характеристика стратегий выживания представлена в табл. 1.

И третий тип – пирамида с узким основанием и широкой вершиной: преобладание старших возрастов, вымирающая популяция.

Изменение возрастной структуры популяции у разных видов животных можно свести в три основных типа (рис. 12).

1. Тип с условным названием «кит» или «слон». Для него характерны низкая смертность в течение всей жизни, но гибель в короткие сроки старших возрастов.

2. Тип с условным названием «воробей» – примерно одинаковый процент гибели во всех возрастах.

3. Тип с условным названием «устрица» – высокая смертность в молодых возрастах и малая – в старших.

Таким образом, при сопоставлении популяций разных видов по возрастам и продолжительности жизни, мы должны опираться не на астрономическое время, а на биологическое, в простей-

шем случае оцениваемое числом поколений. Различия по временной шкале могут быть громадными. Так, за время жизни одного слона (70 лет) могут пройти 10^6 поколений инфузории туфельки. Заметим, что за все время существования современного человека (*Homo sapiens*) как биологического вида (по последним данным ≈ 200 тыс. лет) прошло ≈ 10^4 поколений.

Таблица 1

Стратегии выживания видов (по И. А. Шилову, 2006)

Показатель	*r-стратегия*	*K-стратегия*
Размер популяции	Изменчивый во времени, неуравновешенный, гораздо менее переносимого объема среды, ненасыщенные сообщества	Достаточно постоянный, уравновешенный, более или менее соответствует переносимому объему среды, насыщенные сообщества
Рождаемость	Высокая, возрастающая в годы низкой численности	Низкая, стабильная по годам
Смертность	Часто катастрофическая, наиболее высокая в молодых возрастах	Более постоянный уровень смертности в старших возрастах
Репродуктивный возраст	Низкий	Более высокий
Потомство	Многочисленное и мелкое, плохо защищенное или вообще не защищенное	Малочисленное, более крупных размеров, хорошо защищенное
Воспроизводство	Чаще одноразовое	Всегда многоразовое
Продолжительность жизни	Короткая, обычно меньше года	Длительное, несколько (даже много) лет
Итог использования стратегии	Увеличение продуктивности (сохранение приемлемого уровня численности за счет выживания небольшой части многочисленного потомства)	Повышение эффективности (сохранение приемлемой численности за счет сохранения малочисленного потомства)

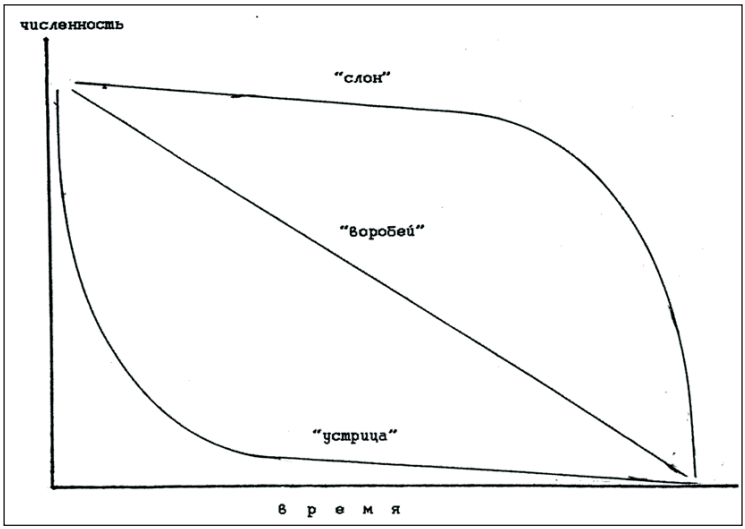

Рис. 12. Типы изменения возрастной структуры
(по Черновой, Быловой, 2007, с изменениями)

Популяции с ежегодным большим приростом могут без особого вреда для себя в значительной мере изыматься при промысле. Если же уничтожить много взрослых особей в популяции с небольшим приростом, можно сильно нарушить её структуру и даже настолько подорвать её репродуктивный потенциал, что она уже не восстановится. У рыб, созревающих на второй год жизни и дающих большое потомство – сельди, анчоусы (*Engraulus sp.*), сардины (*Sardina pilchard, Sardinops sp.)* и т. п., можно изымать до 60 % популяции ежегодно. У копытных – всего несколько процентов. У морских котиков, исходя из формальных признаков (продолжительность жизни около 15 лет, половая зрелость наступает у самок на 2-й – 3-й год, у самцов на 4-й, ежегодно рождается один детеныш; типичная К-стратегия), изымать можно ежегодно не более 5 % популяции, реально же изымается значительно больше, но репродуктивный потенциал не подрывается. Дело в том, что котики полигамны, в «гареме» одного взрослого самца от 3 до 50 самок, и большее количество молодых самцов полностью устраняется от

размножения. Тем более они ещё и обитают на отдельных лежках, поэтому охота на них почти не тревожит «гаремы».

Большое значение имеет структура популяции по половому признаку. Естественно, такая структура присуща раздельнополым животным и двудомным растениям, а остальные растения и животные-гермафродиты половой структуры не имеют. Исключение – явление возрастного гермафродитизма, когда молодые животные функционируют как самцы, а старые – как самки (реже наоборот). Тогда половая структура появляется. Группы, появившиеся в результате клонирования и повторяющие по полу особь, от которой получен клон, нельзя считать популяциями без половой структуры, так как клон популяцией не является.

У большинства раздельнополых организмов соотношение самок и самцов близко к 1 : 1, но у многих видов это соотношение нарушается, и прежде всего у полигамных видов. У них большой процент самцов гибнет в период размножения и сразу после него, как непосредственно от травм, полученных в «турнирных» боях, так и от того, что в этот период организм самцов сильно ослабляется (у многих видов самцы в период гона почти не едят), и они гибнут при похолоданиях, засухах, становятся легкой добычей хищников. Ослабевает и иммунная защита, и наступает гибель от различных болезней. Так, у сайги (*Sajga tatarica*) самцы в популяциях составляют около 18 % перед гоном и не более 12 % после него. В то же время соотношение полов у новорожденных сайгачат близко к 1 : 1.

Впрочем, и у моногамных видов часто самки преобладают, особенно в старших возрастных группах. У грызунов это связано с тем, что самцы обычно более подвижны, больше времени проводят вне укрытий и чаще становятся добычей хищников. У многих животных самцы бывают менее устойчивы к неблагоприятным факторам среды, имеют пониженный иммунитет.

При партеногенетическом размножении или при чередовании полового и партеногенетического размножения соотношение полов также нарушается в пользу самок. У тлей практически в течение всего сезона рождаются партеногенетические самки, и лишь последняя в сезоне генерация состоит из самок и самцов. После

оплодотворения самцы гибнут, и на зимовку уходят оплодотворенные самки, дающие весной потомство, состоящее только из самок, которые далее размножаются только партеногенетически.

Следовательно, кроме территориальной структуры, популяции присуща и половозрастная структура. Её ещё называют функциональной, так как разные возрастные и половые группы зачастую несут и разные функции. Простейший пример: в популяциях мышевидных грызунов взрослые особи несут преимущественно функцию размножения, а молодняк – расселения.

Самцы, самки и молодняк часто различаются по особенностям экологии (у комаров, общественных насекомых, полигамных птиц и зверей и т. п.).

Не только территориальная изоляция способствует выделению подвидов и в дальнейшем новых видов (один из вариантов аллопатрического видообразования; *allos* – чужой, *patres* – родина). Сложная функциональная структура может способствовать разделению популяции на нескрещивающиеся группы (например, отличающиеся сезонностью размножения), что может впоследствии закрепиться и изменить генетическую структуру популяции. Таким путем часто образуются внешне неразличимые расы, генетически настолько разошедшиеся, что становятся уже неспособными к скрещиванию. Их называют видами-двойниками. К ним относятся, например, некоторые тли и листоблошки (*Psyllinea*), внешне неразличимые, но питающиеся на разных видах растений. Вид малярийных комаров *Anopheles maculipennis* оказался комплексом из нескольких видов двойников, почти неразличимых морфологически, но отличающихся особенностями питания. В частности, *A. maculipennis* предпочитает питаться на крупном рогатом скоте, а *A. messae* – на людях, следовательно, имеет большее значение в эпидемиологии малярии. Также видами двойниками являются свиная (*Ascaris suis*) и человечья (*A. lumbricoides*) аскариды, внешне неразличимые, но не паразитирующие в «не своем» хозяине.

Виды-двойники представляют собой кошмар для систематиков, но благодатнейший материал для экологов и эволюционистов. На их примере видно, как разделение внутри популяции сначала

вызывает отличия в поведении, питании, сроках размножения, потом происходит закрепление отличий на генетическом уровне и лишь впоследствии могут появиться и морфологические различия (пример симпатрического видообразования; *sym* – вместе).

Необходимо отметить, что аналогично объединению мелких территориальных популяционных структур в более крупные существуют объединения элементарных популяций и на функциональной основе. Существование полузависимых, зависимых и псевдопопуляций подразумевает их связь с независимыми, за счет которых и происходит их пополнение. Независимая популяция (одна или несколько) вместе с различными полузависимыми, зависимыми и псевдопопуляциями, которые они поддерживают, а также несколько независимых популяций, находящихся между собой в интенсивном обмене особями, образуют функциональные комплексы популяций.

Все популяции, входящие в состав такого комплекса, находятся как в пространственной, так и в функциональной связи между собой. Таким образом осуществляется очень важное свойство популяции – её пространственно-функциональное единство.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ.

1. Дайте определение функциональной структуры популяции.
2. Каковы основные возрастные группы у растений?
3. Что такое поливалентность онтогенеза?
4. Какие группы выделяются у животных и у растений по количеству поколений в течение сезона и индивидуальной жизни?
5. Как строятся пирамиды возрастов?
6. Дайте определение стратегиям развития.
7. Что такое гемипопуляции и в чем их экологическое значение?
8. Что такое виды-двойники?
9. Дайте определение пространственно-функциональному единству популяции.

ГЛАВА 3
Индивидуально-семейный и групповой образ жизни. Внутрипопуляционные циклы. Численность, её изменения, основные типы динамики численности. Некоторые отличия в экологии растений и животных

Связь территориальной и возрастно-половой (функциональной) структур выражается, в частности, в различии использования территории на разных этапах жизненного цикла разными возрастно-половыми группировками и тому подобными явлениями, в сумме составляющими образ жизни того или иного вида.

Одиночный или групповой образ жизни – важнейшая популяционная характеристика того или иного вида животных.

При одиночном (индивидуальном, правильнее индивидуально-семейном) образе жизни животное (или семья) живет на обособленном участке, имеющем более-менее четкие границы, куда не допускаются посторонние особи своего вида. Это индивидуальный (семейный) участок. Семья часто образуется на сезон размножения и после его окончания распадается. Участок остается во владении одной взрослой особи (чаще самки), а молодняк расселяется в поисках незанятых мест. Но есть животные, создающие семьи и на более долгий срок. У волков, лебедей (*Cygnus sp.*), гусей (*Anser sp.*), крупных хищных птиц семьи часто образуются на всю жизнь, и с гибелью одного партнера другой обычно новую семью не заводит. В таких семьях семейный участок используется ряд лет, а после гибели взрослой пары обычно переходит к одному из её потомков.

Особый случай – индивидуальный участок одиночных прикрепленных морских животных. У актиний (*Actiniaria*) такой участок – место, занятое одной особью, а течение доставляет сюда корм с довольно большой территории и удаляет продукты обмена и половые продукты.

У полигамных животных бывает, что у самки индивидуальный участок намного меньше, чем у самца. При этом в участок самца входят участки нескольких самок. Так, у тигра (*Pantera tigris*) площадь участка самца доходит до 400 кв. км, участки же

самок в 10–20 раз меньше. Но с ростом детенышей, находящихся с матерью до полутора-двух лет, участок самки увеличивается. Бывает, что у самки индивидуальный участок есть, а у самца нет (у некоторых видов ящериц, *Lacerta sp.*). У землероек бурозубок (*Sorex sp.*) индивидуальный участок самки существует очень короткое время (всего несколько дней), но все равно сооружается временное гнездо. Затем зверьки переходят к обычному для них кочевому образу жизни, причем детеныши при передвижении первое время держатся за хвост матери.

Способы разграничения и обозначения участков различны. У певчих птиц это пение самца, сопровождающееся облетом гнездовой территории с демонстрацией ярких участков оперения. У млекопитающих это различные запаховые метки (капельки мочи, выделения специальных желез), иногда в сочетании со зрительными (кучки помета, клочья линялой шерсти на ветвях и т. п.). Величина участка может меняться у особей одного и того же вида в зависимости от погодных особенностей сезона, наличия тех или иных кормов и т. п. Меняется она и в разных частях ареала. У некоторых видов бывают индивидуальные гнездовые участки, но общие кормовые (у чибисов, *Vanellus vanellus*). Бывают индивидуальные участки в период выкармливания птенцов, но после их вылета участки нескольких пар объединяются (у канюков, *Buteo sp*.).

Индивидуальные (семейные) участки у особей одного вида не перекрываются (или перекрываются лишь в небольшой степени в период высокой численности), а у разных видов перекрываются довольно часто. Это отмечалось, например, в Приаральских степях, у канюка-курганника (*B. rufinus*) и степного орла (*Aquila rapax*) (типичный случай использования разных экологических ниш: канюки питаются в основном мышевидными грызунами, а орлы – сусликами и зайцами). У мышевидных грызунов в годы высокой численности участки частично перекрываются, и в зонах перекрытия учащаются конфликты между особями, даже разного пола.

При определении границ участка учитывается степень оседлости особи или семьи, площадь, необходимая для сбора корма, пространство, доступное для пассивного или активного расселе-

ния одного поколения – радиус активности. В понятие радиуса активности входит охотничий участок, выводковый участок, участок расселения молодняка, участок поиска самки.

У растений тоже отмечается радиус активности. В него входит расстояние, на которое может распространяться корневая система и надземные части, а также расстояние, на котором проявляется действие выделяемых особью биологически активных веществ (фитонцидов, корневых выделений, антибиотиков, эфирных масел и пр.). Однако, если рассматривать участие особи в воспроизведении вида, участок активности будет значительно более крупным и менее определенным. Это будет расстояние, на которое разносится пыльца, семена, споры, или вегетативные части, служащие для размножения. Есть данные, что пыльца сосен (*Pinus sp.*) разносится на сотни километров, а орехи кокосовой пальмы (*Cocos nucifera*) – на тысячи.

Особенно велики радиусы активности у некоторых грибов. У опят (*Armillaria mellea*) известно распространение единого мицелия на площадь 10 кв. км.

Для одиночно-семейных животных характерен гнездовой консерватизм – оседание молодняка вблизи от мест выплода. Но с гнездовым консерватизмом сочетается и заметное перемешивание популяций. Так, у воробьиных птиц, у которых гнездовой консерватизм хорошо выражен, в особенности у зрелых птиц, которые из года в год возвращаются с мест зимовки на места прошлогоднего гнездования, молодняк редко возвращается после зимовки на «малую родину». Потомство данного местообитания закономерно распределяется по другим местообитаниям. Поэтому в местообитании находится оседлое ядро зрелых птиц и ежегодно обновляющаяся часть за счет прилета «чужого» молодняка. Такое перемешивание населения обеспечивает поддержку неродственных скрещиваний и широкий обмен генами на больших территориях. Вместе с тем часть популяции остается оседлой, что гарантирует виду использование уже освоенных и проверенных местообитаний.

Те особи, которые не смогли подобрать себе индивидуальный участок, в размножении не участвуют. Процент этого «популя-

ционного резерва» может быть довольно значительным: у аистов марабу (*Leptoptilos crumeniferus*) он достигает в отдельные годы 90 %.

При выедании большей части корма, при засорении гнезда паразитами и остатками жизнедеятельности и т. п., происходит смена участка. Когда молодняк подрастает, он обычно вытесняется взрослыми, отчего происходит эмиграция и в итоге более равномерное заселение всех пригодных для обитания данного вида территорий, перераспределение генофонда популяции, обмен генами с соседними и даже отдаленными популяциями.

Но при высоких темпах размножения скоро все более-менее пригодные для обитания вида территории будут заняты, наступает перенаселение. При этом происходят столкновения отдельных особей между собой, возникают стрессовые ситуации, понижается жизнеспособность организма, снижается плодовитость, начинаются эпизоотии, иногда в итоге наступает массовая гибель животных, и их численность резко падает («крах популяции»). Оставшаяся небольшая часть животных начитает более интенсивно размножаться, заселяя освободившиеся участки, идет следующий популяционный цикл, очередная «волна жизни».Так как сохранение той или иной небольшой части предыдущей популяции носит в значительной степени случайный характер, и в ней могут отсутствовать какие-либо гены из генофонда предыдущей популяции, может произойти изменение генофонда во вновь возникшей из этой ограниченной группы животных новой крупной популяции.

Понятно, что вышеописанная схема присуща прежде всего животным, использующим r-стратегию выживания.

Индивидуально-семейные образ жизни не исключает в определенные периоды жизненного цикла, с возрастом, по сезонам, в определенных частях ареала временных скоплений. Заяц беляк (*Ltpus timidus*) почти на всем протяжении ареала живет одиночно, но в тундре зимой образует стаи. Волки летом живут семьей (выводком) или в одиночку (молодые, ещё не создавшие семьи, или старые, потерявшие свою пару), осенью же формируют стаи из одного-двух выводков и нескольких одиночек, распадающиеся с началом периода размножения. Многие виды уток в сезон раз-

множения живут выводками (селезни – отдельно), а на местах зимовок собираются в стаи.

Временные скопления «индивидуалов» связаны с тем или иным периодом жизни вида. Так, у многих насекомых: бабочка крапивница (*Aglais urticae*), некоторые виды жужелиц (*Carabidae*), божьи коровки (*Coccinellidae*) и др. – образуются большие скопления на местах зимовок. У некоторых рыб: сомы (*Silurus glanis)*, щуки (*Esox lucius*) – отмечаются скопления на зимовку в глубоких местах водоемов (омуты, ямы на дне). Скапливаются на зимовку в общем укрытии некоторые виды лягушек (*Rana sp.*), змей (гадюки, *Vipera berus*, некоторые виды гремучих змей, *Crotalus sp*.), ящериц (*Lacerta sp.*). Примеры сезонных групп, связанных с размножением, это «гаремы» котиков, колониальные гнездовья птиц, нерестовые стаи проходных рыб и т. п.

С другой стороны, некоторые животные, ведущие групповой образ жизни, могут оказаться в одиночестве. У слонов, бизонов (*Bison bison*), некоторых оленей старые самцы покидают стадо и ведут одиночный образ жизни, причем в размножении, как правило, не участвуют. Может единично встречаться и молодняк, по каким-либо причинам отставший от своего стада и не принимаемый в чужое. Обычно такие животные быстро становятся добычей хищников, что способствует отбору на закрепление стадных инстинктов и общественного поведения.

При групповом образе жизни происходит совместное добывание корма, борьба с конкурентами, защита от врагов, воспитание молодняка, иногда создание благоприятного микроклимата. Такой образ жизни возможен при совместных кочевках по территории большого участка, богатого ресурсами, или при совместном поселении подвижных животных, когда каждая особь кормится отдельно, иногда очень далеко от поселения. Групповые объединения бывают постоянные и временные (сезонные).

К групповому образу жизни можно с известной степенью осторожности отнести временные скопления животных, но более интегрированное образование – это стая, временное объединение, облегчающее выполнение определенных, но не всех биологических функций. В отличие от временных скоплений, в стаях более

совершенный обмен информацией и часто устанавливаются иерархические отношения.

Стаи бывают двух видов – без выраженного доминирования отдельных особей и с выраженным доминированием, когда имеется строгая иерархия и вожак или лидирующая группа особей. Стаи первого вида наблюдаются у некоторых насекомых: саранчовые (*Acrididae*), некоторые виды бабочек и стрекоз – мелких воробьиных птиц и у рыб; стаи второго вида – у крупных птиц: журавли (*Grus sp*.), гуси, лебеди – и у млекопитающих: некоторые псовые (*Canidae*) и ластоногие (*Pinnipeda*).

Основные функции, выполняемые в стае, – добыча пищи и миграции. Стаи многих рыб формируются в светлое время суток и распадаются на ночь. Для них характерна высокая степень согласованности действий и четкие маневры. Согласованность эта достигается путем подражания действиям соседей, при помощи звуковых сигналов и при помощи определенных химических веществ, выделяемых рыбами в воду, причем характер этих веществ меняется в зависимости от физиологического состояния рыб. Это «вещества тревоги» у многих стайных рыб, «вещество агрессии» у пираний (*Serrasalmidae*), по одиночке эти рыбы не агрессивны.

Стаи птиц формируются перед миграцией, а у оседлых видов – при осенних и зимних кормежках. В стаях птиц постоянно существует звуковая и зрительная сигнализация, связь между особями, причем более старые и опытные птицы часто берут на себя ведущую роль и управляют молодняком. Волки на осень и зиму собираются в стаю для совместной охоты на крупных копытных. У некоторых ластоногих стаи образуются для охоты на рыб, идущих на нерест (не путать со скоплениями на период размножения: там каждый «гарем» сам по себе, территория пляжа поделена между ними на индивидуальные участки и охраняется от зверей из соседних «гаремов».

При изменении условий, вызвавших образование стаи, она распадается. Так, волчьи стаи распадаются весной, когда волки разбиваются на пары и готовятся к сезону размножения, стаи перелетных птиц – при прибытии на места гнездовий (на местах зимовок у некоторых видов птиц стаи сохраняются, у других распадаются и снова собираются весной).

В отличие от стаи стадо – постоянное образование, существующее по крайней мере в течение ряда поколений, в котором совершаются все биологические отправления вида: питание, размножение, выращивание молодняка, миграции и т. п. В стаде хорошо выражены иерархические отношения, существует система сигнализации (иногда весьма сложная), согласованное поведение особей, имеется вожак (реже его роль берет на себя лидирующая группа особей). Классические примеры – стада копытных, слонов, китов, обезьян (рис. 13). Вожаки стада могут быть временными или постоянными, без учета пола и с учетом пола, это входит в характеристику вида. Так, у слонов и у оленей (*Cervidae*) вожак самка, у лошадей и зебр (*Equus sp.*), большинства обезьян – самец. Биологическое значение лидерства в том, что индивидуальный опыт одной особи используется всем стадом.

Различают пассивное лидерство, когда члены стада просто подражают поведению вожака, и активное, когда вожак направляет поведение стада звуковыми или визуальными сигналами, а иногда угрозами или применением силы к непослушным. Так, вожак жеребец подает сигнал табуну ржанием, а после этого подгоняет в нужном направлении замедливших или отставших особей толчками головы, ляганием или укусами в круп. В то же время пасущееся стадо оленей постоянно наблюдает за лидирующей самкой и повторяет за ней её движения (настораживаются, прислушиваются, следуют за ней и т. д.).

В связи с иерархическим построением стада существует определенный порядок при движении, при кормежке и определенная система сигнализации, причем, если при индивидуально-семейном образе жизни сигналы служат к разобщению членов популяции и привязке их к своим участкам, то при групповом образе жизни эти сигналы способствуют согласованному поведению. Так, белые «салфетки» в области хвоста у оленей и антилоп помогают ночью или в густых зарослях легче держать направление за вожаком. У некоторых стадных видов существует большое количество звуковых и зрительных сигналов: у шимпанзе (*Pan troglodytes*) около 90, у дельфина серой афалины (*Tursiops truncatus*) до 200.

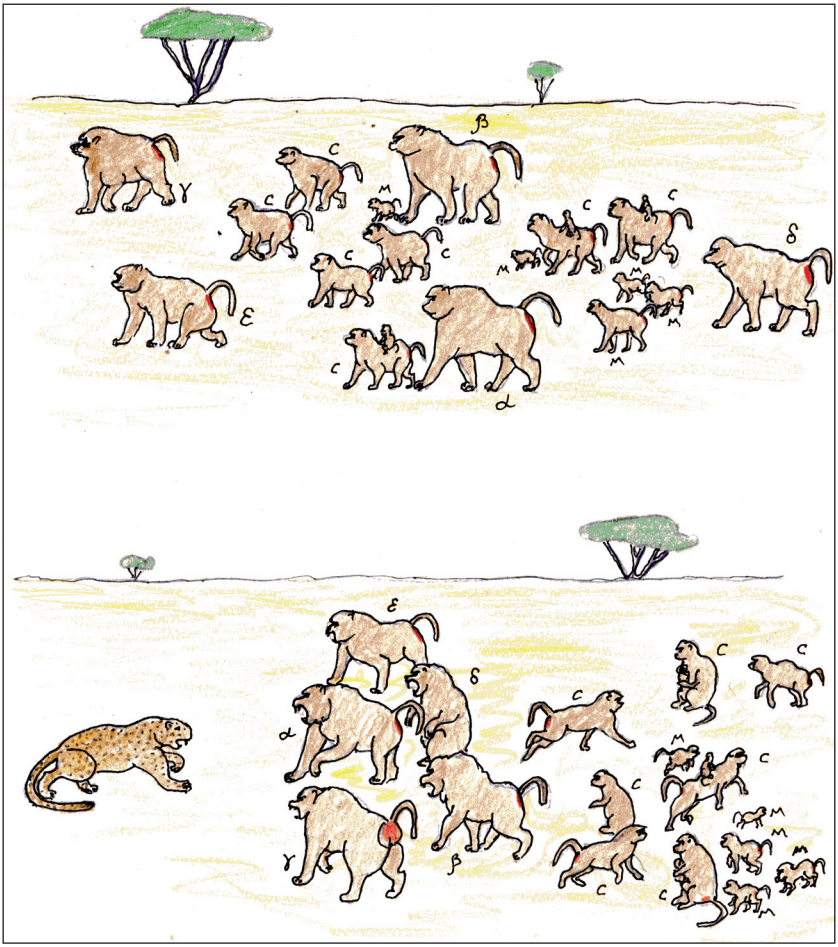

Рис. 13. Стадо павианов при обычном передвижении
и при встрече с хищником (по Де Ла Фуентес, 1972).
Греческими буквами обозначены самцы соотвественно их рангу,
с – самки, м – молодняк

У двух близких видов африканских мартышек, зеленой (*Cercopithecus sabaeus*) и гвиретки (*C. aethiops*), сигналы опасности похожи, и на них реагируют оба вида, а сигналы о найденной пищи разные, и на этот сигнал приходят только особи своего вида.

В крупных стадах могут выделяться внутренние подразделения, семейные или возрастные группы, более тесно объединенные между собой, чем с другими такими же группами стада. В таких группах могут выделяться свои отношения доминирования-подчинения, но все они безусловно подчиняются общему лидеру стада.

Стада обычно передвигаются в пределах большой, но все же определенной территории, по более-менее постоянным маршрутам. У растительноядных животных эти маршруты связаны прежде всего с наличием корма и воды, с созреванием различных видов растений в разные сезоны года или в разные годы. Так, в тундре ягельники, потравленные оленями, восстанавливаются через 20–25 лет, и маршруты кочевок оленьего стада устанавливаются в зависимости от стадии восстановления этих ягельников. Миграции стад усатых китов связаны с сезонным обилием зоопланктона («криля»), миграции стад дельфинов – с миграциями рыб и т. д.

Хотя термин «стадо» в повседневной лексике связан с травоядными копытными, есть и стадные хищники. О дельфинах уже говорилось. Гиеновые собаки (*Lycaon pictus*) – «волки Африки» – типичные стадные животные, у них не бывает распадения на отдельные выводки, как у волков, а наблюдается совместное воспитание щенков. Когда стадо, иногда насчитывающее до 60 особей, уходит на охоту, молодняк остается под присмотром нескольких взрослых животных; вернувшееся с охоты стадо кормит их вместе с молодняком.

Несколько особый характер сообществ наблюдается у львов (*P. leo*). «Прайд» львов – не стая, поскольку существует постоянно, но и не совсем стадо. Это полигамная семья, состоящая из одного, редко двух самцов, нескольких самок и молодняка, общим числом от 7 до 30 особей.

В стаях и стадах у хищников бывают совместные охоты со сложными приемами выслеживания, загонов и засад, а в стадах растительноядных и планктоноядных животных – совместная пастьба.

Колония – группа совместно живущих особей, для которых характерны совместные формы поведения и синхронность жизненного цикла. Пищу большинство колониальных видов совместно не добывают, в отличие от стай и стад. Отдельные особи в по-

исках пищи могут совершать иногда очень далекие и длительные отлучки, но все равно всегда возвращаются в колонию. Можно проследить все формы перехода от временного поселения группы особей до настоящей колонии; с другой стороны, от колонии до объединения, в котором отдельные особи выполняют, как органы в организме, различные функции.

Наиболее простые колонии – поселения водных неподвижных или малоподвижных животных (губок, кораллов, мшанок, усоногих раков, кольчатых червей, некоторых двустворчатых моллюсков и т. п.) (рис. 14). В наиболее простых случаях они просто селятся рядом друг с другом, привлекаемые подходящими условиями среды. Иногда дно моря сплошь покрыто этими животными (до 40 особей на квадратный метр у червя пескожила, до нескольких тысяч особей на квадратный метр у мелких червей сем. *Spionidae*). У таких организмов часто одновидовые поселения возникают при помощи хемотаксиса: их свободноплавающие личинки опускаются на дно вблизи поселений взрослых, привлекаемые специально выделяемыми в воду аттрактантами, которые к тому же являются репеллентами для личинок других видов (и для своих, если плотность колонии достаточно велика).

Рис. 14. Колонии губок на дне Средиземного моря (из «Жизни животных», т. 1, 1968)

Многие колонии губок, кишечнополостных, мшанок, асцидий образуются ещё и за счет бесполого размножения (почкования), когда дочерняя особь, достигнув зрелости, не отшнуровывается от

материнской. Получаются срастания, насчитывающие от нескольких десятков до (у рифообразующих кораллов, *Maderporaria*) сотен тысяч и миллионов особей. Причем, если у кораллов каждый полип – обособленный организм, то у губок несколько десятков особей могут иметь одну общую внутреннюю полость. У ряда морских организмов особи, составляющие колонию, могут образовывать общий известковый скелет – сплошную массу, в которой отдельные особи занимают отдельные ячейки (кораллы, известковые губки, мшанки и некоторые другие).

Бывает даже полное слияние особей в колонии, при этом отдельные особи выполняют функции различных органов тела (гидроидные колониальные полипы сифонофоры, *Siphonophora*) (рис. 15). Один из них образует плавательный пузырь, другие несут ловчие щупальца и переваривают добычу, третьи, сокращаясь, придают колонии поступательное движение по реактивному принципу, четвертые осуществляют выделение, пятые – размножение. Каждая из морфологических единиц колонии несет функцию определенного органа и самостоятельно жить не может. Тем не менее органами они не являются, так как каждая из особей развивается из отдельной зиготы, а не из общей зиготы, как настоящий организм.

У высших животных различают колонии и колониальные поселения. В последних случаях отдельные особи просто живут рядом друг с другом, ничем не помогая соседу (поседения леммингов в тундре). В настоящих же колониях бывает система сигнализации при опасности: у сурков, пищух (*Ochotona sp.*), в колониальных гнездовьях многих птиц и пр.), причем отдельные особи выполняют функции наблюдателя и сигнальщика, время от времени меняясь. Есть и иерархические отношения, хотя и не такие разнообразные, как в стаях и стадах, и в основном связанные с занятием более удобного места для гнезда или норы (обычно наиболее «престижные» места в центре колонии). Поэтому в колониях (особенно птичьих) часто происходят конфликты при выборе места для гнезда или из-за гнездового материала. Грачи часто воруют ветки, а пингвины камешки из соседнего гнезда, если хозяева отлучились или зазевались. В колониях млекопитающих (сурки, пищухи, летучие мыши) жизнь протекает более мирно.

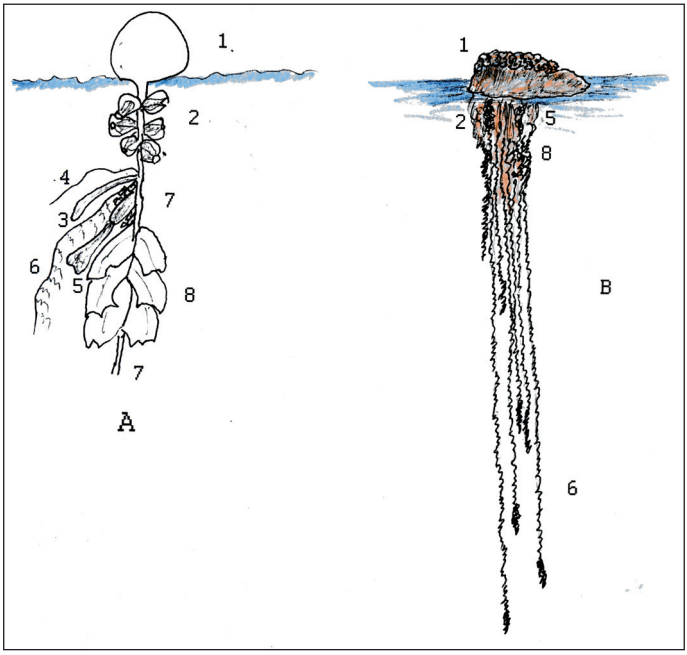

Рис. 15. Сифонофора физалия и схема её строения
(из «Жизни животных», т. 1, 1968).
А – схема строения, В – внешний вид синофоры физалии.
1 – пневматофор, 2 – нектофоры, 3 – пальпон, 4 – «голый» арканчик,
5 – гастрозоид, 6 – арканчик с батареями стрекальных клеток, 7 – ствол
колонии, 8 – гонофоры, прикрытые кроющими пластинами

Теснота общения и степень интеграции в колонии также могут быть различны. У вымершего в начале XX в. североамериканского странствующего голубя (*Ectopistes migratoria*), а также у грачей и у южноамериканского степного попугая монаха (*Myopsitta monachus*) в кроне одного дерева строится много гнезд, близко одно к другому, так что иногда под их весом обламываются ветви. Общественные ткачики (*Philetairus socius*) африканских саванн строят общую крышу на дереве, под которой потом каждая пара строит свое собственное гнездо. Южноамериканские кукушки – личинкоеды ани (*Crotophaga sulcirostris*) строят общее гнездо, в которое до

десятка самок (иногда и больше) откладывают яйца, а насиживают сразу несколько птиц, время от времени меняясь (правда, некоторые экологи считают такое образование не колонией, а полигамной семьей).

У некоторых колониальных видов поселение общее, а добыча пищи индивидуальная (ласточки, летучие мыши, сурки). У других сочлены одной колонии обычно и корм добывают вместе (грачи, многие морские и водоплавающие птицы).

Существуют и сезонные колонии, некоторые аналоги стай. У летучих мышей бразильских складчатогубов (*Tadarida brasiliensis*) самки летом летят из тропических лесов Южной и Центральной Америки на север, на расстояние 1,5 тыс. км и более в Карлсбадскую пещеру на юге США. Там ещё в 1930-е гг. собиралось до 20 млн самок (сейчас около 2 млн). Они живут колонией, рождая детенышей, и после, когда детеныши смогут самостоятельно летать и добывать пищу, улетают назад. А самцы живут оседло.

Особняком стоят семьи общественных насекомых: термитов (*Isoptera*), медоносных пчел (*Apis mellifera*), шмелей (*Bombus sp.*), муравьев (*Formicoidea*), общественных ос (*Vespidae*). Здесь четко разделены функции между разными формами и возрастными группами внутри семьи. В простейшем случае это самки, самцы и неполовозрелые рабочие. У общественных ос, например, рабочие почти не отличаются от самок и в случае гибели самки могут участвовать в размножении (правда, откладывают неоплодотворенные яйца, из которых развиваются только самцы). У медоносной пчелы рабочие отличаются от самок по внешнему виду, поведению, физиологии и уже не могут участвовать в размножении. Рабочие пчелы (неполовозрелые самки) разных возрастов попеременно убирают в улье, вентилируют его, кормят потомство, строят соты, охраняют вход; наконец, самые старшие собирают и доставляют в улей нектар и пыльцу с цветов. Половые особи – самки и самцы – лишь осуществляют размножение. У муравьев и термитов рабочие (у муравьев неполовозрелые самки, у термитов самки и самцы) разнообразны и по морфологии. Так, у многих термитов кроме рабочих есть и солдаты с большими головами и челюстями, и особые «носатые» формы, выделяющие клейкую жидкость, ис-

пользуемую как при обороне гнезда, так и при его строительстве. У ряда видов муравьев бывает до шести форм рабочих разных размеров (в зависимости от характера выполняемой работы): солдаты, «муравьи-бочки», хранящие запасы меда, и пр.

Связь между особями в такой семье настолько специфична, что многие ученые (например, французский энтомолог и зоопсихолог Р. Шовен) предложили называть такие семьи сверхорганизмами, а популяцией считать группу семей, занимающих определенную территорию.

Популяция функционирует как единое целое благодаря групповому ответу на внешние раздражения. Внутрипопуляционная конкуренция лучше выражена у одиночных животных, чем у стадных, у последних она во многих случаях регламентируется иерархическими взаимоотношениями и связанными с ними особенностями поведения.

Очень важным показателем состояния популяции является её численность. Мы можем не учитывать роль многих факторов и даже не знать их, но зная, что численность популяции со временем возрастает, можем абсолютно уверенно сказать, что факторы в целом благоприятны для популяции. Аналогично при снижении численности популяции мы можем утверждать, что некоторые факторы (или даже какой-то один) неблагоприятны. Таким образом, численность является интегрирующим показателем, наиболее полно характеризующим состояние популяции.

Численность популяции непостоянна, меняется по годам или по сезонам. Часто происходит чередование лет с высокой и низкой численностью по типу пульсаций, но бывают и необратимые изменения.

При пульсации численности размеры и границы популяции резко меняются. В годы массового размножения возникают гигантские суперпопуляции, как это наблюдается у мышевидных грызунов, бабочек коконопрядов (*Lasiocampidae*), лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*), саранчовых, некоторых сорных растений, патогенных микроорганизмов и пр. Снижение численности таких громадных популяций сопровождается их раздроблением на островки обособленных микропопуляций, сохраняющихся в убежи-

щах (рефугиумах, стациях переживания), где сохраняются благоприятные условия. У таких видов смена супер- и микропопуляций создает своеобразные условия для жизни и эволюции вида. Вышесказанное наиболее характерно для видов с r-стратегией. У видов с К-стратегией колебания численности не имеют большого размаха, структура популяций более устойчива.

Необратимые изменения связаны с более глубокими перестройками в составе сообществ. Так, после распашки в 1950-е гг. целинных степей Казахстана и юга Западной Сибири очень сильно сократилась численность грызунов, питающихся в основном зелеными частями растений и живущих в неглубоких норах под плотной дерниной: узкочерепной полевки и степной пеструшки (*Lagurus lagurus*). Эти виды, бывшие здесь наиболее многочисленными, уступили первенство видам, питающимся в основном семенами и живущими в глубоких (ниже пахотного горизонта) норах: полевая мышь, большой суслик (*Spermophilus major*). Хотя колебания численности по годам отмечались у всех этих видов, все же два последних вида превышают по численности два первых. Лишь в последние годы, в связи с сокращением площадей пахотных земель и перевода части пашен в залежи (с целью восстановления пастбищ) ситуация начала меняться.

Движение численности складывается из трех явлений: размножения, смертности и миграций. Его можно выразить следующей формулой:

$$N = N_0 + B - D + I - E,$$

где N – численность особей в данной популяции в настоящее время; N_0 – исходная численность популяции; B – число особей, отродившихся за время между N и N_0; D – число особей, умерших от разных причин за это же время; I – число иммигрантов, особей, прибывших за это же время из других популяций; E – число эмигрантов, особей, покинувших популяцию за это же время.

Движение численности – это количественное выражение связи организма со средой и отражает механизм естественного отбора (рис. 16). Рост численности «идеальной» популяции, обитающей

в неизменной среде, при постоянстве внешних условий сначала идет медленно, потом ускоряется, но при повышенной плотности населения снова замедляется. Получается так называемая логистическая кривая. В реальных условиях такая форма движения встречается редко: в банке с сенным настоем, где разводятся инфузории туфельки, в мешке с мукой, пораженной мучными жуками и ещё в некоторых таких же простых системах. У большинства же видов эта закономерность нарушается, верхняя часть кривой получается извилистой из-за периодических подъемов и спадов численности.

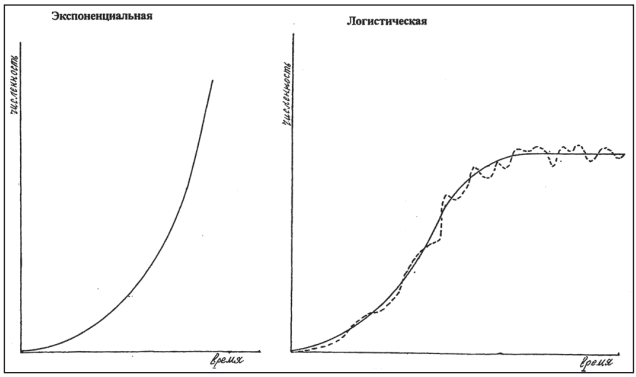

Рис. 16. Кривые движения численности
(по Гилярову, 1990, с изменениями)

Скорость роста численности описывается формулой:

$$r = \frac{dN}{N \times dt},$$

где r – скорость роста численности, N – численность, dN – прирост численности за прирост времени dt.

Если максимально возможная численность, отражающая экологическую емкость угодий, равна K, то прирост численности dN/dt равен:

$$\frac{dN}{dt} = r_{max} \times N \frac{K - N}{K}$$

Длительные, в течение ряда лет, колебания численности представляют собой суммированные сезонные колебания численности популяций. Они хорошо выражены в умеренных и холодных климатических поясах и гораздо слабее в тропиках. Также они более стабильны во влажных местообитаниях и сильнее выражены в засушливых.

Рождаемость отмечается абсолютная и удельная. Первая – это общее число новорожденных в данной популяции за определенное время, вторая – среднее количество молодняка на одну самку за это же время. Так, если в популяции красных полевок имеется 1700 самок и они за месяц родили 10 тыс. детенышей, это будет абсолютная рождаемость, а удельная рождаемость – это абсолютное количество новорожденных, деленное на количество самок (в данном случае 10000 : 1700 = 5,9).

Величина рождаемости зависит от целого ряда причин: соотношения полов в популяции, доли особей, способных в данный момент к размножению; наличия убежищ с постоянным микроклиматом; обеспеченности полноценным кормом и многого другого. Величина рождаемости у одного и того же вида может сильно колебаться в зависимости от изменения внешних условий и физиологического состояния популяции, причем эти колебания будут более существенные у видов с r-стратегией, нежели у видов с К-стратегией.

В природе большинство живых организмов редко умирают естественной смертью. Гибель вызывается многими причинами, часто случайными, но смертность в популяции, тем не менее, закономерна. Она неодинакова у разных полов, в разных возрастных группах, закономерно меняется при смене среды на разных стадиях развития самой популяции. Смертность молодняка, как правило, выше, чем у взрослых особей.

Средняя величина плодовитости каждого вида складывалась исторически как приспособление, обеспечивающее пополнение

убыли популяции от различных причин, и в значительной степени определяла стратегию выживания вида: r- или К-стратегию.

На движение численности популяции влияют две группы факторов: экзогенные и эндогенные. К экзогенным относятся все абиотические факторы и те биотические, которые касаются межвидовых отношений (гетеротипические) и отношений между разными популяциями одного вида (гомотипические). Эндогенные факторы – физиологические, биохимические, генетические особенности данного вида и внутрипопуляционные отношения (гомотипические).

Сколь бы велики не были различия во взглядах сторонников регуляционизма и стохастизма, они сходились на том, что ведущая роль в ограничении численности популяции принадлежит факторам внешней среды (нехватка пищи, пресс хищников, эпизоотии, неблагоприятные погодно-климатические условия и пр.). Однако в 1950 – 1960-е гг. была предложена (Д. Читти, Дж. Кристиан, И. Шилов и др.) завоевавшая вскоре большую популярность концепция саморегуляции популяций, согласно которой в процессе роста плотности популяции изменяется не только и не столько качество среды, в которой существует эта популяция, сколько качество самих составляющих её особей. Это изменение свойств особей направлено на то, чтобы затормозить дальнейший рост популяции, и выражается в конечном счете в снижении плодовитости, удлинении сроков полового созревания, возрастании смертности и миграционной активности.

Данное положение можно проиллюстрировать на примере мышевидных грызунов. При повышении численности происходит уменьшение площадей индивидуальных участков и учащаются контакты зверьков на их границах. В этот период размножение угнетается и даже контакт разнополых особей вызывает сильный стресс и реакцию тревоги («аларм-реакцию»). Она характеризуется увеличением надпочечников, гипергликемией, гипотермией, сдвигами в формуле крови, изменениями в гормональной сфере, иногда даже изъязвлениями желудочно-кишечного тракта.

Ни один организм не может долго находиться в состоянии аларм-реакции, поэтому животное может погибнуть, а если этого

не случилось, наступает период резистентности (адаптации). При этом в кровь выделяется много аденокортикотропного гормона (АКТГ), который нормализует содержание адреналина в крови и стимулирует выделение адаптационных гормонов коры надпочечников – кортизона и гидрокортизона. Если же стрессовое состояние при увеличении частоты контактов между зверьками повторяется, то адаптивный резерв организма сокращается и адаптации после очередной аларм-реакции не происходит. Организм переходит в стадию истощения, которое неизбежно приводит к его гибели (рис. 17).

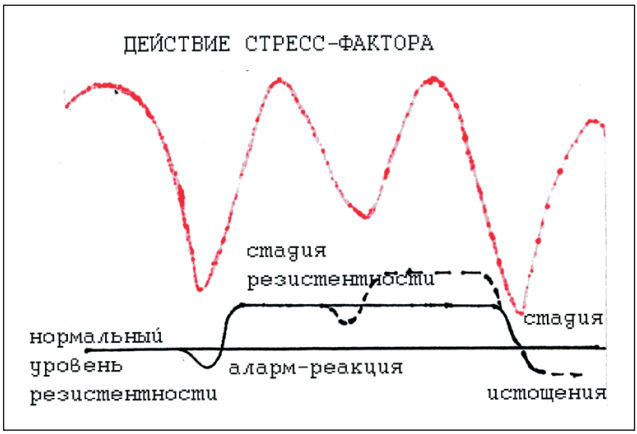

Рис. 17. Схема развития стресса (по Г. Селье, 1972)

Следовательно, гибель может наступить в результате единичной аларм-реакции в стадии истощения, наступающей после повторения нескольких аларм-реакций, а также от заболеваний, вызванных стрессом, но развивающихся даже после устранения стрессовых факторов (например, диабет); от заразных заболеваний, возбудители которых в нормальных условиях нейтрализуются иммунной системой организма, а при стрессе иммунная система ослабевает; от неблагоприятных метеоусловий, устойчивость организма к которым (процессы термо- и гигрорегуляции) также снижается в результате стресса.

В оптимуме ареала чаще преобладают положительные для данного вида значения факторов, в пессимуме – отрицательные. Поэтому в зоне оптимума рождаемость, как правило, преобладает над смертностью, а в зоне пессимума рождаемость лишь в наиболее благоприятные годы только компенсирует гибель.

Чем благоприятней условия существования, тем меньше амплитуда колебаний численности, тем устойчивей популяция. В Западной Сибири, в природных очагах клещевого энцефалита, в предгорьях Алтая численность таежных клещей колеблется по годам в 3–5 раз, а в средней тайге на севере Томской области в 15–18 раз. Ясно, что в предгорьях Алтае условия существования для клещей более благоприятны.

Колебания численности бывают нескольких типов (рис. 18).

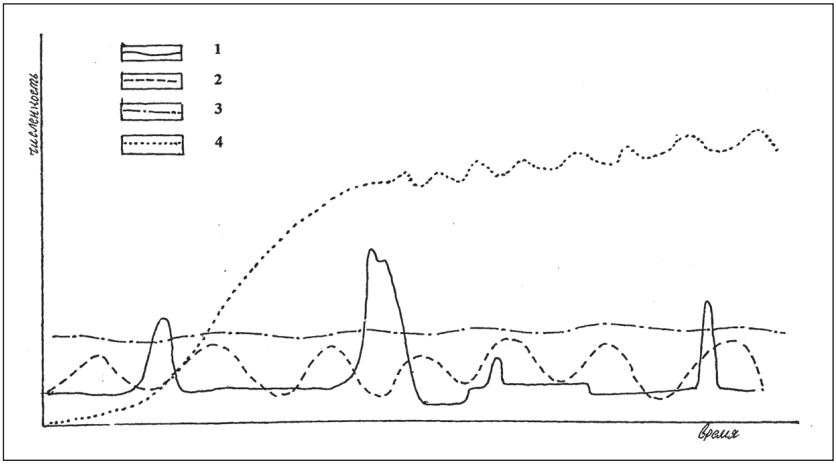

Рис. 18. Различные типы многолетнего движения численности

1. Непериодические колебания. Происходят редко, возникают внезапно, под влиянием случайного совпадения некоторых обстоятельств. Пример: массовое размножение в 1960–1970-х гг. морской звезды «терновый венец» (*Acanthaster planci*), губителя рифообразующих кораллов, и такое же внезапное сокращение её численности до прежних значений (рис. 19). Правдоподобная

Рис. 19. Морская звезда «терновый венец» (Acanthaster planci) (из «Жизни животных», т. 2, 1968)

гипотеза о причине такой вспышки численности была высказана лишь после того, как было обращено внимание на личинки этих звезд, ведущие планктонный образ жизни и потому традиционно относимых к другой экосистеме. Повышение выживаемости личинок вследствие улучшения их питания приводит к повышению численности взрослых звезд через три года (продолжительность развития личинок до взрослой стадии). Улучшение же условий питания связано с массовым развитием фитопланктона, происходящего за счет усиления стока биогенных элементов с суши. Вспышки численности «тернового венца» происходили в среднем через три года после особенно обильных (часто катастрофических) ливней над островами Тихого океана (Гуам и некоторые другие).

2. Циклические колебания с периодом в несколько лет, обычно связанные с солнечными циклами или с производными от них климатическими явлениями. Пример: с 1845 по 1935 г. были проанализированы материалы заготовок пушнины в Канаде. Было установлено, что колебания численности канадского зайца беляка (*L. americanus*) имеют периодичность 9–12 лет, причем максимумы приходились на годы низкой солнечной активности ± 3 года, а минимумы – на годы максимума солнечной активности ± 3 года. Численность канадской рыси (*Lynx canadensis*) колебалась с той же периодичностью, но с запозданием на 2 года (обычное запаздывание размножения хищника по сравнению с жертвой) (рис. 20, 21).

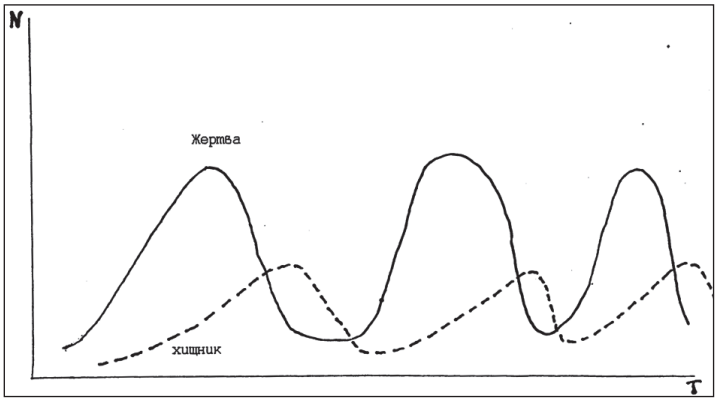

Рис. 20. Совместное движение численности хищника и жертвы (по Вольтерра, 1976)

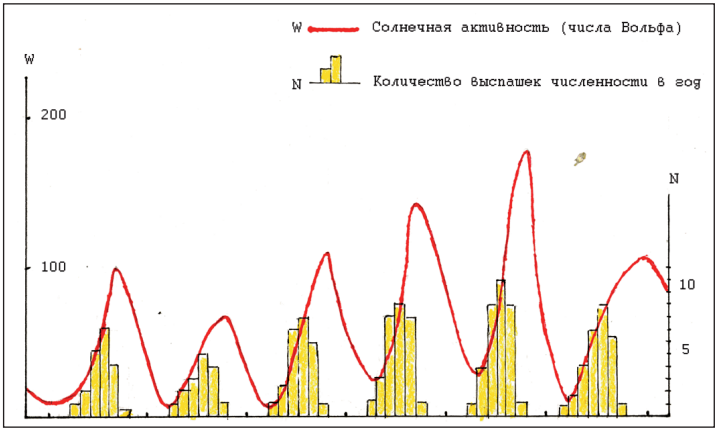

Рис. 21. Влияние солнечного цикла Вольфа на развитие вспышек численности непарного шелкопряда в Новосибирской области (по Максимову, 1984)

3. Колебания численности вокруг какого-то среднего уровня, с очень небольшой амплитудой. Этот тип колебаний характерен для зрелых популяций, живущих в условиях экологического оптимума, наиболее типичен для видов с К-стратегией.

4. Резкий подъем численности вселенцев, нашедших на новом месте благоприятные условия: подходящий климат, обилие пищи, отсутствие врагов и конкурентов. Классические примеры: вселение в XIX веке кроликов в Австралию, в начале XX века – элодеи в реки Европы, водяного гиацинта (рис. 22) в реки юга США, ондатры в Европу и др.

Рис. 22. Водяной гиацинт (Eihchornia crassipes) (фото В. Г. Никоновой)

5. В отличие от предыдущих типов многолетних колебаний, выделяются сезонные колебания, связанные с размножением. Они особенно хорошо заметны у организмов с r-стратегией (грызуны, насекомые). Весной их численность невелика, практически вся популяция состоит из перезимовавших взрослых особей (грызуны, некоторые насекомые) или из перезимовавших яйцекладок, личинок или куколок (насекомые). Если размножение однократное в течение сезона (моновольтинный вид), численность нарастает к осени постепенно или скачком в начале-середине сезона, если размножение многократное (поливольтинный вид), то в течение сезона отмечается несколько повышений численности, причем каждая следующая волна больше предыдущей. Перед уходом на зимовку отмечается спад или спад происходит весной за счет гибели многих особей при зимовке (рис. 23).

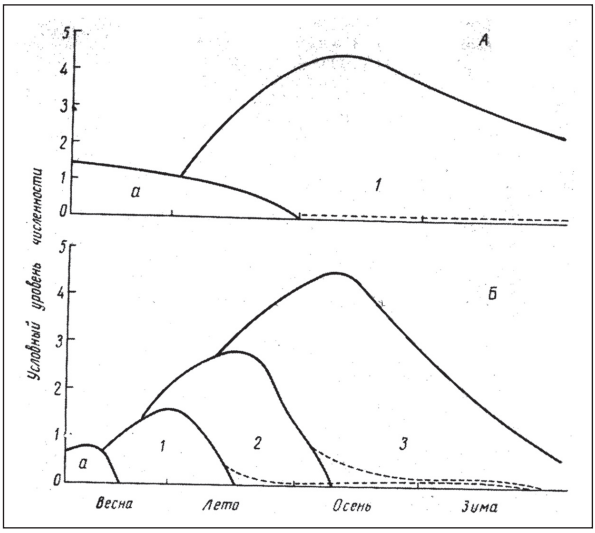

Рис. 23. Сезонные изменения движения численности (по Бей-Биенко, 1970)

Итак, факторы, способствующие увеличению численности популяции: рождаемость, способность к расселению, способность к захвату новых местообитаний, защитные механизмы, способность выдерживать неблагоприятные условия. Факторы, способствующие уменьшению численности популяции: нехватка питания, нехватка воды, нехватка подходящих местообитаний, неблагоприятные погодные условия, хищники, болезни, паразиты, конкуренты.

Излагая учение о популяциях, мы чаще приводим примеры из Царства Животных, нежели из Царства Растений. Особенности популяционной экологии растений несколько отличаются в связи с тем, что, во-первых, растения автотрофы, следовательно, им не свойственно всё, что говорилось о животных в части поиска пищи и конкуренции за неё. В популяциях растений особый характер носит конкуренция за абиотические факторы: свет, воду и минеральные соли. Во-вторых, растения неспособны к активным перемещениям. Значит, к ним неприменимо всё, сказанное о миграциях. В то же время, не имея возможности мигрировать при увеличении

плотности популяции, растения имеют массу приспособлений для широкого расселения своих семян и пыльцы.

Некоторое значение, впрочем, имеет и то, что идеи популяционной структуры вида первоначально разрабатывали зоологи, прежде всего Ч. Элтон. Ботаники же пришли к популяционным взглядам несколько позже.

У растений численность популяции определяется числом генеративных особей, их побегов, потенциальной и реальной семенной и вегетативной продуктивностью, всхожестью семян и выживаемостью подроста. Семенная продуктивность заметно меняется в разных возрастах и по годам, в зависимости от абиотических факторов, от воздействия фитофагов и т. п.

У большинства луговых и степных растений колебания численности всходов значительны как в течение сезона, так и по годам: от 1–2 до 100–1000 на квадратный метр. В степях в отдельные годы всходы вообще могут не появиться (засуха, угнетение взрослыми растениями, поедание фитофагами). Последний фактор имеет двоякое значение. При умеренном поедании растений как раз и освобождается пространство для молодых всходов. У древесных растений состав популяции стабилен, молодые всходы (если они не попадают на новую территорию вырубок, гарей и т. п.) большей частью угнетаются взрослыми деревьями с плотными кронами, в сплошных насаждениях – такими, как ель (*Picea sp.*), бук (*Fagus sylvatica*) и др. У деревьев с относительно редкой листвой и достаточным проникновением света к почве образуется более-менее заметный подлесок из деревьев основных пород: у березы (*Betula sp.*), осины (*Populus tremulae*), кленов (*Acer sp.*), сосен и др.

В древесных насаждениях, в общем, происходит постепенное, регулярное, но относительно небольшое замещение стареющих растений молодыми, при этом сохраняется спектр по возрастам. У травянистых растений происходит быстрое замещение старых растений молодыми, при этом возрастная структура может резко меняться, быть разорванной, неполночленной.

Для растений свойственны свои виды жизненной стратегии: виолентность, эксплерентность и патиентность. Виоленты – конкурентноспособные виды с высокой жизненностью. Энергично раз-

виваясь, они захватывают территорию и удерживают её за собой, подавляя и заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования среды. Это «львы» и «слоны» растительного мира – деревья, кустарники, высокие травы: крапива (*Urtica sp.*), иван-чай (*Epilobium angustifolium*), тростник (*Phragmites communis*) и ряд других. В фитоценозах – явные доминанты

Патиенты – виды, устойчивые к неблагоприятным условиям и поэтому способны осваивать местообитания, недоступные для многих других видов. В борьбе за существование берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временным. Это «верблюды» растительного мира. Делятся на два подтипа: экотопические патиенты приспособлены к жизни в исходно бедных местообитаниях (тундры, пустыни, высокогорья, пещеры), где стресс создают абиотические факторы, и фитоценотические патиенты, которые растут в благоприятных местах, где стресс создают виоленты.

Эксплеренты – виды, способные к быстрому размножению, активно расселяющиеся и осваивающие места с нарушенными ассоциациями. Это «шакалы» растительного мира. Имеют очень низкую конкурентную мощность, но способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными растениями, но так же легко они и вытесняются последними. Большинство эксплерентов – однолетники или малолетники с высоким репродуктивным потенциалом. Многие имеют эффективные приспособления для распространения семян и плодов: одуванчик (*Taraxacum sp.*), бодяк (*Cirsium arvense*), лопух (*Arctium sp.*), череда (*Bidens sp.*) и др. Это растения пустырей, обочин дорог, гарей, побережий, мусорные виды вытаптываемых участков, сорняки. Обычно первыми восстанавливают растительный покров после нарушения: семена их или переживают в почве, или быстро заносятся ветром или другими способами. Также они в массе появляются в экотопах с суровыми условиями, при внезапном появлении ресурсов, которые патиенты не могут или не успевают освоить. Например, пустынные эфемеры, появляющиеся в массе в период весенних дождей и образующие сплошной покров, не испытывая конкуренции с разреженным пологом кустарников.

Таким образом, виолентность и патиентность – некоторые аналоги К-стратегии у животных, а эксплерентность – аналог r-стратегии.

Подводя итог всему изложенному, нужно отметить, что популяция функционирует как единое целое благодаря групповому ответу на внешние раздражители. Внутрипопуляционная конкуренция лучше выражена у однолетних растений, чем у многолетних, и у одиночных животных, чем у стадных, у последних она во многих случаях регламентируется иерархическими взаимоотношениями и связанными с ними особенностями поведения. Все сложные процессы, протекающие в популяциях, и все воздействия на популяцию внешних факторов, благоприятных или неблагоприятных, в итоге приводят к изменениям численности. Изменения численности имеют разный характер у растений виолентов, патиентов и эксплерентов и у животных с r- и К-стратегией, могут носить циклический характер с разной периодичностью или не подчиняться правильным циклам.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ.

1. Дайте определение индивидуально-семейному и групповому образу жизни.
2. Как используется, маркируется и охраняется индивидуальный участок?
3. Дайте определения стаи, стада, колонии. Приведите примеры.
4. Почему семьи общественных насекомых называют сверхорганизмами?
5. Из каких явлений складывается движение численности?
6. Приведите формулы роста численности популяции.
7. Что такое абсолютная и удельная рождаемость?
8. Каковы экзогенные и эндогенные факторы движения численности?
9. В чем заключается явление саморегуляции популяций?
10. Каковы типы движения численности?
11. В чем основные отличия в популяционной экологии растений и животных?
12. Каковы основные свойства виолентных, патиентных и эксплерентных растений?

ГЛАВА 4
Сохранение устойчивых и жизнеспособных популяций. Понятие о максимальной жизнеспособной популяции. Причины вымирания популяций. Проблема сохранения популяций

Знание закономерностей устойчивости популяций позволяет на научной основе решать задачи их сохранения.

Специалистам по охране природы все чаще приходится решать вопрос: до каких размеров можно сократить площадь местообитания того или иного вида, чтобы этот вид все-таки мог выжить? Особую остроту приобретает эта проблема, если вид, находящийся под угрозой исчезновения, играет важную роль в функционировании своей экосистемы. В таком случае вымирание вида может повлечь за собой не только нарушение многих биоценотических связей, но и деградацию всей экосистемы, исчезновение других видов. Для сохранения устойчивого состояния природных экосистем требуется благополучное существование всех входящих в них популяций всех видов. Второстепенные и немногочисленные виды также могут иметь немаловажное значение, представляя собой резервный фонд экосистемы, её запасные элементы. Соотношение жизнеспособных популяций является важнейшим условием поддержания устойчивости экосистемы.

Понятие минимальной жизнеспособной популяции. Сколько особей достаточно для выживания популяции в естественной среде? Древние считали, что для выживания рода достаточно двоих. В библейской легенде о Всемирном потопе Ною достаточно было взять с собой в ковчег «всякой твари по паре». Возможно, ему фантастически повезло: в его распоряжении была чистая, плодородная планета. Но отдельные особи реальных видов в природе постоянно испытывают негативное воздействие со стороны самых разных факторов внешней среды. Удачное или необычное стечение обстоятельств, влекущее за собой благоприятный исход, скорее исключение, чем правило. В данном случае «везение» – это выживание популяции в том количестве, которое обеспечило бы сохранение её жизненной силы и возможности продолжения существования

в далеком будущем. Определение размера популяции, способной выжить и поддерживать стабильным свое состояние достаточно долгое время – первостепенная и в то же время труднейшая задача в природоохранной практике.

Минимальная жизнеспособная популяция – это такая популяция, которая обеспечивает длительное выживание вида и сохранение его жизнестойкости в данной экосистеме. Почему бы не рассчитать размеры оптимальной или даже максимальной её численности? Почему говорят именно о минимальной популяции? Все дело в том, что, зная минимум, будет намного легче определить и оптимум, и максимум. Рассчитывая численность, плотность и размещение минимальной популяции, мы определяем также нижние границы, за пределы которых численность снижаться не должна. При этом необходимо определить также и степень достоверности выживания с вероятностью 95 % (нижний предел статистической достоверности). Чем точнее установлена эта вероятность, тем надежнее будет и расчетная модель. При расчете минимальной численности для каждой конкретной популяции следует учитывать особенности её существования. В благоприятных условиях существования минимальная численность особей для выживания может быть гораздо ниже, чем в экстремальных.

Разнообразие условий существования, жизненных циклов и стратегий, биологии и экологии видов делает индивидуальным определение минимального размера популяции для каждого вида. Для растений и для животных методы расчета будут существенно отличаться. Но тем не менее есть определенные закономерности, которые необходимо учитывать при расчете риска вымирания во всех случаях.

Проблема сохранения популяции тесно связана с проблемой сохранения вмещающей её экосистемы. Многие виды находятся под угрозой исчезновения именно потому, что нарушены привычные условия их существования. Например, сокращение степных площадей привело к исчезновению многих видов крупных копытных животных. Акклиматизация новых видов ведет к нарушению равновесия в экосистемах и к сильному снижению численности аборигенных видов, которые часто не могут выдержать условия

жесткой конкуренции. Для сохранения среды существования жизнеспособных популяций требуется соблюдение нескольких важных условий.

1. Сохранение видов-эдификаторов, а также ключевых видов, которые образуют основу трофической сети экосистемы.

2. Сохранение видов, которые своей жизнедеятельностью создают условия, необходимые для существования других видов.

3. Сохранение видов, положительное взаимодействие с которыми повышает жизнестойкость других видов. К ним относятся виды мутуалисты, вступающие в положительное взаимодействие с охраняемыми видами.

4. Сохранение хищников и паразитов, которые регулируют численность популяций и поддерживают устойчивость системы.

Тесное переплетение задач охраны экосистемы и жизнеспособных популяций приводит к необходимости их совместного решения. Создание не только отдельных резерватов, но и целой системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) – важнейший шаг в решении этих проблем в современную эпоху. Но придание статуса ООПТ ещё не означает решения проблемы сохранения жизнеспособных популяций. В этом плане особенно ценно изучение островной экологии, так как часто ООПТ являются своеобразными «островами» дикой природы среди территорий, сильно измененных антропическим воздействием.

Заселение островов малочисленными переселенцами демонстрирует в полной мере возможности выживания вида в небольшом пространстве при отсутствии привычных условий существования. Островная экология позволяет выявить эти возможности выживания, а также оценить роль факторов, определяющих это выживание. Необходимо только точно рассчитать размеры острова, достаточные для выживания того или иного вида. Разные виды нуждаются в разных по масштабам территориях, по-разному реагируют на вмешательство человека. Именно поэтому создание резерва для сохранения вида требует учета всех негативных факторов среды, влияющих на существование вида в природе.

Причины вымирания популяций. Случайности происходят на протяжении жизни каждой особи постоянно. Но случайная смерть

отдельной особи – незначительное явление для популяции, состоящей из множества подобных ей индивидуумов. Сама же популяция, какой бы ни была её численность, также подвержена определенному риску вымирания в результате каких-либо случайностей. Это происходит в случае, когда смертность особей в популяции резко возрастает и уже не компенсируется рождаемостью. Однако непостоянство природных систем только на первый взгляд кажется зависящим от случайного стечения обстоятельств, связанных с действием множества абиотических факторов. В своей основе эти факторы детерминированы, а случай приносит лишь некоторую неопределенность. Часто процессы нам кажутся беспричинными и непредсказуемыми лишь потому, что они нам непонятны. Флуктуации различных абиотических факторов, таких как осадки, температура, продолжительность сезонных явлений, сочетаясь в различных вариантах, сказываются на урожае кормов, вегетации, интенсивности размножения особей, их миграциях и т. д. Насколько влияет течение всех этих разнообразных случайных событий на продолжительность существования популяции?

Конечно, вымирание популяций может зависеть от случайного, «рокового» стечения обстоятельств. И все же есть закономерности, влияющие на вероятность вымирания. Это, во-первых, численность популяции. Известно, что малочисленная популяция гораздо чувствительней к воздействию любых негативных факторов, чем многочисленная (эффект Одли). Во-вторых, это время. Чем дольше время существования популяции, тем вероятнее наступление многих опасных событий, таких как эпизоотии, катастрофы, дрейф генов и пр. Таким образом, вероятность вымирания или выживания зависит как от численности популяции, так и от времени её существования. При этом временны́е рамки сохранения минимальной жизнеспособной популяции значительно раздвигаются, что обусловлено непостоянством среды.

Все проявления стохастичности во внешней среде можно примерно распределить по четырем весьма обширным классам, предложенным М. Шафером в 1989 г., которые он назвал *неопределенностями* (рис. 24). Это демографическая, средовая, катастрофическая и генетическая неопределенности. Эти неопределенности,

зависящие от стохастичности среды, в свою очередь могут стать вполне определенными причинами вымирания той или иной популяции. Но при этом следует учитывать, что их влияние на вымирание популяции неодинаково.

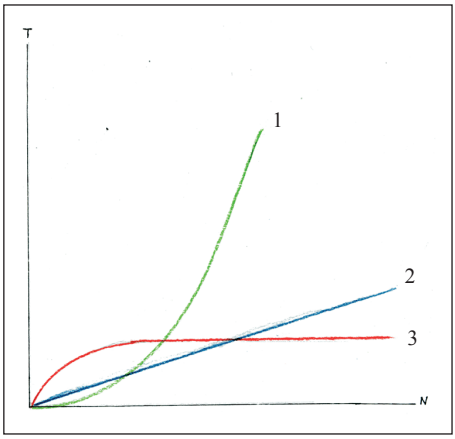

Рис. 24. Средовые неопределенности (по Шаферу, 1989)
1 – демографическая неопределенность; 2 – средовая неопределенность; 3 – катастрофическая неопределенность

Неопределенность демографическая связана с динамикой численности популяции, т. е. с гибелью и воспроизводством особей. Вероятны случаи, когда невысокая численность позволяет существовать популяции достаточно долго. Однако для продолжительного выживания популяции при непостоянстве внешних условий необходима достаточно высокая численность. Например, если в популяции мелких грызунов, подверженной сезонным колебаниям численности почти на два порядка, весенний спад численности пришелся на поздние заморозки, кроме того, совпал с неурожаем кормов предыдущего года и бурным весенним паводком, то такое неблагоприятное стечение обстоятельств может роковым образом сказаться на всех особях популяции, особенно если их число сравнительно невелико. При отсутствии иммиграции с других территорий, данная популяция может полностью исчезнуть.

Изучая какую-либо популяцию, нужно обязательно учитывать её «виды на жизнь». Это поможет правильно разработать план управления популяцией при организации ООПТ. В условиях изменчивой среды, расчетная численность особей минимальной жизнеспособной популяции может значительно возрастать, особенно для видов, чувствительных к факторам среды. Построенные модели зависимости между численностью и продолжительностью сроков существования популяции с учетом демографической неопределенности отражают экспоненциальное распределение (см. рис. 24). Такая зависимость означает, что при некоторой достаточно высокой численности популяции демографическая неопределенность перестает играть сколько-нибудь значимую роль в её выживании.

Неопределенность средовая возникает в результате действия случайных, непредсказуемых внешних факторов, таких как резкая перемена погоды, неурожай кормов, пресс со стороны хищников и т. д. В отличие от предыдущей, эта неопределенность не связана с уровнем численности: негативные факторы способствуют вымиранию популяции независимо от её величины. Эти негативные факторы непредсказуемы только для вполне конкретной популяции и для вполне конкретного момента времени. На самом деле они не являются для данной среды чуждыми и их проявление можно предсказать с известной долей вероятности.

Действие средовой неопределенности постоянно. Ожидаемый срок существования популяции с учетом средовой неопределенности при росте численности популяции тоже возрастает. Однако эта зависимость возрастает уже не по экспоненте, как в предыдущем случае, а скорее линейно (см. рис. 24). Крутизна линейного графика зависимости связана со средним значением удельной скорости роста численности. Линейный характер зависимости среднего срока выживания от численности означает, что никакого критического значения численности популяции, при котором средовой неопределенностью можно было бы пренебречь, просто не существует. Поэтому опасность вымирания от негативных факторов среды обитания всегда присутствует, но её величина снижается при больших значениях численности данной популяции.

Следует отметить тесную связь между факторами демографической и средовой неопределенности. Если условия существования непостоянны, то при любом снижении численности популяции резко увеличивается вероятность её вымирания. Избежать вымирания в данном случае можно двумя путями: либо созданием большого числа самих популяций (в этом случае вымирание их всех одновременно становится маловероятным), либо поддержанием очень многочисленной одной популяции.

Неопределенность катастрофическая связана с масштабными природными катастрофами, в том числе наводнениями, пожарами, засухами и т. д. Такие катастрофы могут происходить когда угодно и через какие угодно промежутки времени. Зависимость срока существования популяции с учетом катастрофической неопределенности носит логарифмический характер (см. рис. 24). В любой ситуации, чреватой катастрофами, средняя продолжительность существования следует закону «убывающей прибыли»: при дальнейшем приращении численности она «отзывается» все меньшими приращениями. По сути, эта кривая является теоретическим подтверждением неизбежности вымирания в результате возможных катастроф.

Поддерживая минимальную жизнеспособную популяцию какого-либо вида, мы обязательно должны учитывать вероятность её вымирания в результате какой-либо катастрофы. Избежать вымирания вида в этом случае можно только, если предусмотрена возможность восстановления популяции переселенцами с других территорий.

Неопределенность генетическая порождается случайными ненаправленными изменениями генофонда популяции, связанными с дрейфом генов (разрушающие мутации) или с близкородственным скрещиванием (инбридинг). От этих изменений снижается вероятность выживания и размножения отдельных особей. К сожалению, никакой модели, которая демонстрировала бы зависимость выживания от численности популяции с учетом генетической неопределенности (генетических процессов, происходящих в популяции) на сегодняшний день не разработано и определенной зависимости не выявлено.

Примеров снижения жизнеспособности популяции в результате близкородственного скрещивания или появления генов-разрушителей достаточно много, однако генетическая неопределенность остается наименее изученным фактором вымирания. Снижение действия генетической неопределенности может происходить, если существует обмен генами с соседними популяциями данного вида.

Считается, что жизнестойкость популяции повышается при увеличении гетерозиготности, которая способствует росту генетического разнообразия и повышению адаптивных возможностей. Например, для обеспечения краткосрочного выживания у крупных млекопитающих эффективная численность должна составить хотя бы 50 особей, но для того, чтобы происходил естественный отбор и возникали адаптации, необходимо примерно 500 особей.

Продолжительность существования популяции подвержена одновременному влиянию неопределенностей нескольких типов.

Демографическая неопределенность бывает настолько велика, что средовая и катастрофическая составляющие уже не оказывают сколько-нибудь заметного влияния на выживаемость популяции. В некоторых случаях основным ограничением сроков существования популяции становится неопределенность средовая, превосходящая даже катастрофическую. И хотя факторы взаимосвязаны, они не подменяют друг друга, а действуют одновременно. Как правило, наименьшую угрозу представляет демографическая, а наибольшую – катастрофическая неопределенность. Что же касается средовой, то она занимает промежуточное положение между двумя первыми.

Конечно, описываемая модель М. Шафера не идеальна. Любая модель, поддающаяся математическому анализу, как правило, чрезмерно упрощена и не учитывает всех сторон жизни популяции. Как говорил М. Сулей, «модели – оружие мыслителей, а не костыли для тех, кто не хочет думать». В идеале возможно создание единой модели, которая отобразила бы зависимость сроков жизни популяции в условиях сочетания всех четырех видов неопределенности, включая генетическую.

Проблемы сохранения популяций. Некоторые популяции численностью в несколько сот особей существуют в течение несколь-

ких столетий, а иногда и тысячелетий. Это происходит с видами, обитающими в очень стабильных условиях (древние озера, пещеры, острова и т. п.). Они выживают даже в том случае, когда большая часть их генетического разнообразия утрачена. Такова, например, популяция розового голубя (*Alectroenas roseus*) на острове Маврикий в Индийском океане: со времени открытия острова европейцами в XVI веке она держится в пределах 100–150 особей, вполне вероятно, что такой же была её численность и гораздо раньше.

Можно привести также некоторые уникальные случаи выживания малочисленных популяций и их успешного расселения. Так, первая европейская популяция ондатры произошла от пяти особей, сбежавших из частного зоопарка в одном из имений в Чехии, несколько южнее Праги. Низкое генетическое разнообразие в современной популяции африканского гепарда (*Acinonyx jubatus*) также свидетельствует о том, что этот вид, возможно, пережил период критически низкой численности. До недавнего времени популяция дальневосточного леопарда (*Pardus pardus orientalis*) оценивалась в 20–30 особей и считалось, что она обречена на вымирание. Но данные учетов с применением фотоловушек, проведенных в 2011 году, показали, что численность популяции не менее 60 особей. Возможно, произошел её рост в результате ужесточения мер по её охране. Но такие случаи не часто встречаются в природе в наше время. Гораздо чаще мы сталкиваемся с таким состоянием популяции, которое в лучшем случае внушает тревогу, а в худшем – граничит с вымиранием. Именно поэтому так необходимо научное обоснование для сохранения хотя бы минимально жизнеспособных популяций.

Когда речь заходит о сохранении жизнеспособной популяции, встает вопрос о необходимом числе особей в этой популяции. Следующий вопрос возникает по поводу территории, которая необходима для существования данной популяции. Итак, минимальная численность и минимально необходимая территория – вот два краеугольных камня в практике сохранения видов.

Естественно, что для каждого вида необходимо свое минимальное число особей для длительного выживания. Располагая

данными об особенностях динамики численности вида, условиях среды его обитания, размерах тела особей и способов их питания, можно предположить минимально возможный набор особей вида, способных с достаточной вероятностью (не ниже 95 %) поддерживать популяцию в течение неопределенно долгого срока.

Заметную роль при этом играют размеры организмов. Возрастание смертности, соответствующее потере биомассы у крупных и мелких животных на одну и ту же относительную величину, приводит к гораздо более быстрому вымиранию крупных животных, нежели мелких. При этом у крупных животных остается гораздо меньше особей, что уменьшает шансы на встречу самцов и самок, и в то же время увеличивает шансы на встречу близкородственных особей (устойчивость к неблагоприятным факторам часто наследственно обусловлена, и среди выживших будет больше родственников), что ухудшает качество потомства.

Приведем пример. Популяция бурых медведей из 200 особей имеет биомассу 40 т и занимает территорию в 20–40 тыс. кв. км; численность – одна особь на 100–200 кв. км. Биомасса красных полевок в 40 т состоит примерно из 2,5 млн особей и занимает территорию площадью около 800 кв. км (численность – одна особь на 300–350 кв. м). При гибели половины популяции у медведей остается одна особь на 200–400 кв. км, что вдвое снижает вероятность встречи самца и самки (перемещение со своего на соседний индивидуальный участок может длиться несколько недель, а то и месяцев). При уменьшении вдвое популяции красных полевок остается одна особь на 600–700 кв. м, перемещение со своего участка на соседний занимает несколько минут, максимум около часа. Теоретически популяция медведей восстановится не менее чем за четыре года, популяция полевок – не более чем за год.

Немаловажно также учитывать генетическую изменчивость, перекрывание поколений и другие генетические особенности популяции. Конечно, с учетом всего разнообразия видов, решение этих задач потребует немалых затрат труда и времени, а также усилий многих специалистов. К настоящему времени немало накопленных в этой области знаний. Можно предположить, что модели, уже разработанные для некоторых видов, представляющих

особый интерес, могут быть использованы и для других, близких по экологии и биологии видов.

Американский ученый Г. Беловски в 1989 г. построил модели, позволяющие оценить минимальную численность жизнеспособной популяции и минимальную необходимую ей территорию в зависимости от размеров тела животных. В результате приблизительных оценок им было установлено, что при изменении массы тела млекопитающих на 6 порядков (от 10 г до 10^6 г, т. е. до 1 т) минимальная численность популяции изменяется от миллионов до сотен особей. При этом минимальная территория возрастает от десятков до миллионов квадратных метров.

Кроме того, рост степени непостоянства условий окружающей среды может потребовать увеличения численности животных с любой заданной массой тела на целых два порядка (т. е. в 100 раз). Обобщая эти результаты, можно сказать, что с увеличением массы тела животного численность минимальной жизнеспособной популяции убывает, но размеры территории, необходимой для сохранения устойчивой популяции, напротив, существенно возрастают.

В понятие необходимой территории следует включить весь набор ресурсов среды обитания, необходимых для жизнеобеспечения данной популяции. Следует учитывать также и то, что в естественных условиях емкость среды, как правило, используется видом не полностью. Разница между используемой емкостью и максимально возможной обеспечивает запас прочности популяции на случай вспышки численности или возникновения неблагоприятных условий. Поэтому отведенная виду территория резервата должна быть несколько больше, чем расчетная. Территория, необходимая виду для поддержания жизнеспособной популяции, будет возрастать у хищников, так как их кормовые ресурсы более рассеяны в пространстве, чем у растительноядных животных. Именно поэтому проблема сохранения крупных хищных млекопитающих стоит особенно остро и кажется порой практически неразрешимой.

Далее Г. Беловски сопоставил два ряда величин площадей территорий, необходимых млекопитающим для выживания, и раз-

меры имеющихся во всем мире ООПТ. Это позволило ему сделать следующие выводы: в течение ближайших 100 лет крупные хищные млекопитающие сохранятся максимум в 22 % ООПТ, а в течение 1000 лет вымрут все. Будущее крупных растительноядных млекопитающих не столь беспросветно. В течение 100 лет они могут сохраниться на всех ООПТ, а в течение 1000 лет – на 22 % всех ООПТ. Естественно, что с учетом этих результатов способы охраны животных нуждаются в коренном пересмотре. В противном случае крупных млекопитающих в природе не останется.

Такой прогноз не внушает оптимизма. Выход есть: создание продуманной системы ООПТ, способных поддержать минимальные жизнеспособные популяции крупных видов. Конечно, организация больших по площади ООПТ часто крайне затруднительна. Хозяйственная деятельность человека ведет к необратимому отчуждению земель. Возможны два пути решения проблемы малых ООПТ. Первый путь – создание обширной буферной зоны вокруг такой ООПТ, которая может служить источником пополнения особей, необходимых для формирования стабильных популяций. Второй путь – создание множества дробных ООПТ, связанных между собой путями миграций. В этом случае территории, где происходит случайное вымирание, могут заселиться мигрантами с соседних территорий. Обязательным условием такого пополнения является наличие путей миграции, представляющих собой естественные «коридоры», по которым животные могут беспрепятственно передвигаться.

Конечно, такая система тоже не является идеальной и требует обязательного контроля и управления для того, чтобы не допустить одновременного исчезновения охраняемого вида сразу во всех изолятах.

Группировки особей в малых резерватах правильнее будет назвать не популяциями, а субпопуляциями (микропопуляциями, ядрами популяций). В то же время не следует принижать роль таких малых, пусть даже нежизнеспособных микропопуляций в поддержании общей численности популяции. Часто находясь под надежной охраной, они в совокупности обеспечивают сохранение всей популяции в целом. Внимание, которое необходимо уделять

небольшим группировкам, будет зависеть от особенностей жизненного цикла, динамики численности и генетической изменчивости вида. Это в первую очередь относится к нестабильным популяциям, испытывающим сильные флуктуации численности. Виды, долгоживущие и не подверженные значительным колебаниям, должны рассматриваться в рамках всей популяции или даже мегапопуляции (суперпопуляции).

Хорошим примером является сохранение жизнеспособной популяции медведя гризли (американский подвид бурого медведя – *Ursus arctos horribilis*) в дробных резерватах. В Йеллоустонском национальном парке США сохранена небольшая популяция гризли, однако если её рассматривать в отрыве от остальных групп особей данного вида из других мест, то её вряд ли можно признать жизнеспособной. «Материком» для относительно изолированных популяций гризли является гораздо более обширное местообитание в Канаде, которое простирается и в США в районе национального парка Гласьер и его окрестностях. Популяция медведей гризли занимает всего 1 % территории своего первоначального ареала и размещается на шести участках. В ней насчитывается 700–900 особей. Йеоллустонская популяция состоит примерно из 200 особей, такая численность находится значительно ниже уровня жизнеспособности. Продолжительность существования такой группы невелика, предположительно всего несколько десятилетий. Очевидно, что выживание медведя гризли возможно только при условии естественного или искусственного контакта этих животных на различных территориях.

Аналогичную программу сохранения слонов осуществляют сейчас в Анголе и в пограничных с ней государствах. Производится охрана животных не только в пределах ООПТ, но и в «миграционных коридорах» между ними.

Особое внимание при разработке мероприятий по охране вида должно уделяться сотрудничеству между разными странами, а также между разными структурами и ведомствами в пределах одного государства. Природные экосистемы и популяции не признают административных границ, подчиняясь естественным законам существования. Сохранение медведя гризли в США и Ка-

наде – пример такого сотрудничества. В межведомственный комитет по охране гризли, созданный в 1983 г., вошли такие структуры США, как Управление национальных парков, Управление рыбного, охотничьего и заповедного хозяйства, Бюро по охране земель, Управление лесного хозяйства, четыре ведомства по охране дикой природы, два индейских племени, Бюро США по делам индейцев, а также представители провинций Британской Колумбии и Альберта в Канаде, занимающиеся охраной дикой природы. Кроме того, в экономических вопросах восстановления численности медведей задействованы некоторые частные и общественные природоохранные организации, кафедры многих университетов и др.

Конечно, нерешенных проблем охраны популяций гораздо больше, чем решенных. Предложенные рядом американских ученых модели позволяют провести грубые оценки по расчету минимальной численности для охраняемых популяций животных, а также минимально необходимую для их существования территорию с учетом экологических особенностей вида и условий обитания. Но как и всякие модели, они содержат очень много упрощений. В моделях часто не учитываются такие факторы, как оседлость и миграции, неоднородность индивидуумов, агрегированность и рассредоточение их на территории и т. п. Кроме того, эти модели большей частью разработаны для млекопитающих. Много вопросов возникает при разграничении понятий «сохранение» и «состояние, внушающее тревогу». До сих пор не установлено, с какой точностью необходимо определять вероятность выживания при составлении прогнозов (95, 99 или 99,9 %) и на какой срок необходимо составлять прогнозы: 20, 100 или 1000 лет.

В этом плане интересен опыт сибирского энтомолога В. Гребенникова, разработавшего систему охраны насекомых путем создания энтомологических заказников площадью от 1 до 10 га, часто среди сильно измененных деятельностью человека территорий, на клочках так называемых «бросовых» земель. Его наблюдения на таких участках в Омской и Новосибирской областях показали большую эффективность «малых заказников» в сохранении многих редких видов насекомых и массового размножения насекомых-опылителей, что позволило даже получить определенный

экономический эффект от размещения таких заказников среди сельскохозяйственных угодий.

Основная причина вымирания видов в современной биосфере – нарастающая утрата природных местообитаний. Следовательно, охрана местообитаний и управление ими приобретают особое значение, являясь ключевыми составляющими любой системы мероприятий, направленных на то, чтобы сдержать снижение биологического разнообразия в биосфере. Для этого необходимо создание новых ООПТ и реконструкция уже имеющихся, сведение их в единую систему, в которой должны быть строго рассчитаны их число, размеры, размещение на обширном пространстве. Но создать такую систему ещё не означает полного решения проблем сохранения жизнеспособных популяций. Требуется дальнейшее активное поддержание экосистем ООПТ для увековечения их природной динамики.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ.

1. Что такое минимальная жизнеспособная популяция?
2. Каковы основные условия сохранения необходимой среды для существования устойчивой популяции?
3. Что такое эффект Одли?
4. Что такое демографическая неопределенность популяции?
5. Что такое средовая неопределенность популяции?
6. Что такое катастрофическая неопределенность популяции?
7. Что такое генетическая неопределенность популяции?
8. Какова связь между размерами животных и сроками восстановления популяций после катастрофического снижения их численности?
9. Какова основная причина вымирания видов в современной биосфере?

ГЛАВА 5
Понятие о биоценозе. Пищевые цепи и сети. Экологические пирамиды. Типы биоценотических связей. Основные трофические связи: растение – фитофаг, жертва – хищник, хозяин – паразит

Совокупность популяций различных видов микроорганизмов, грибов, растений и животных, населяющих участок суши или водоема, способных обитать в данных условиях образует естественное сообщество – биоценоз (*bios* – жизнь, *koinos* – сообщество). Биоценозы – взаимосвязанные комплексы, основанные прежде всего на пищевых отношениях. Образно говоря, экология биоценозов – наука о том, кто, кого, когда и где ест.

Ряд живых организмов, в котором одно живое существо поедает своего предшественника в ряду и, в свою очередь, служит пищей для последующего, называется пищевой цепью. В пищевых цепях осуществляется перенос и преобразование энергии от её источника – растения (продуцента) через ряд других организмов, вплоть до потребителей мертвой органики (редуцентов), которые, в свою очередь, являются пищей для других организмов.

Есть *два типа пищевых цепей*: первые начинаются зелеными растениями, вторые – мертвым органическим веществом растительного или животного происхождения Цепи первого типа называются пастбищными, второго – детритными. Вот примеры наиболее простых цепей первого типа (рис. 25 и 26): трава → заяц (*Lepus sp*.) → волк (*Canis lupus*); цепи посложнее: ель (*Picea abies*) → тля еловый хермес (*Sacchiphantes viridis*) → синица (*Parus sp.*) → ястреб (*Accipiter sp*.); цветок → бабочка крапивница (*Aglais urticae*) → стрекоза (*Sympetrum flaveolum*) → лягушка (*Rana viridis*) → уж (*Natrix natrix*) → коршун (*Milvus korschun*).

Как правило, в каждой цепи бывает 3–5, редко 6 звеньев (почему – об этом несколько позже). А пока заметим, что в пищевых цепях хищников каждый последующий консумент по размерам больше предыдущего (синица больше тли, ястреб больше синицы и т. д.). В пищевых цепях паразит-хозяин наоборот: береза (*Betula verrucosa*) → непарный шелкопряд (*Lymantria dispar*) → муха та-

хина (*Tachina sp.*), которая откладывает яйца в гусеницу шелкопряда → наездник хальцида (*Chalcididae gen. sp.*), который откладывает яйца в яйцо тахины.

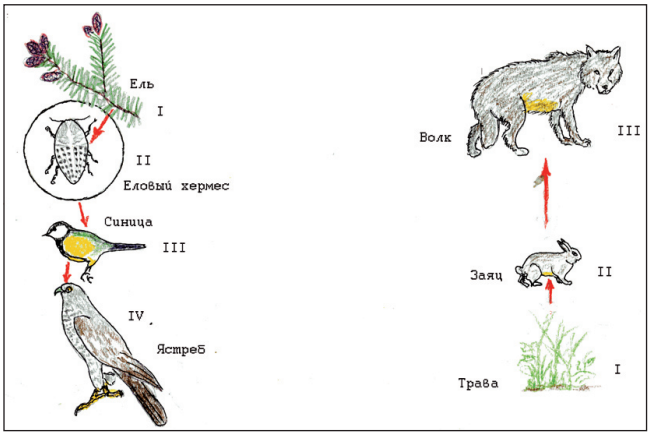

Рис. 25. Пищевые цепи первого (пастбищного) типа (цифры обозначают трофические уровни)

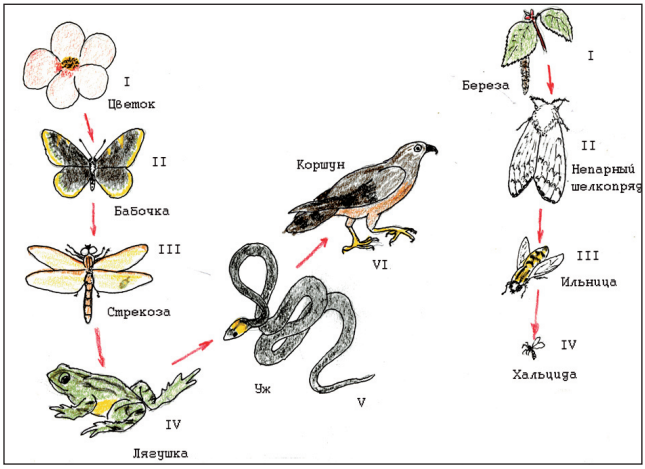

Рис. 26. Пищевые цепи первого (пастбищного) типа; (цифры обозначают трофический уровень)

К продуцентам это не относится: на двадцатиметровой сосне питаются насекомые размером в несколько мм, а мелкую траву щиплют быки весом в полтонны.

Теперь примеры пищевых цепей второго типа (рис. 27):

Почвенный детрит (гумус) → дождевой червь (*Lumbricus sp.*) → крот (*Talpa sp.*).

Донный ил → кольчатый червь пескожил (*Arenicola marina*) → полярная камбала (*Liopsetta glacialis*) → полярная акула (*Lamna nasus*).

Растения в пищевых цепях первого типа и мертвая органика в цепях второго образуют первый трофический уровень. Далее на одном и том же уровне – втором, третьем и т. д. – находятся те организмы, которые отделены от первого уровня одним и тем же количеством звеньев пищевой цепи. Надо помнить, что классификация по трофическим уровням делит не сами организмы, а типы их жизнедеятельности.

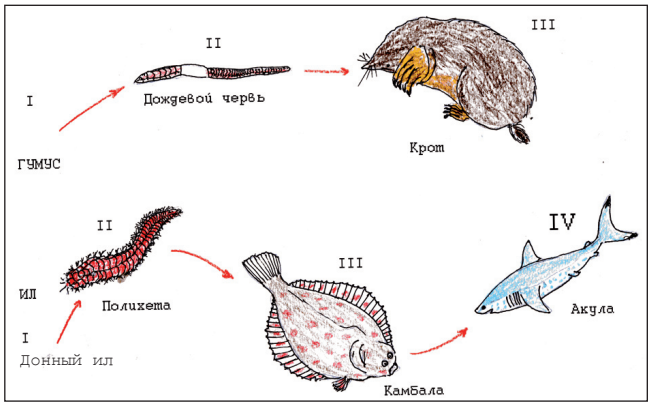

Рис. 27. Пищевые цепи второго (детритного) типа (цифры обозначают трофический уровень)

Лишь на больших глубинах в море (более 600 м), да ещё в глубоких пещерах, куда не проникает солнечный свет, существуют только цепи второго типа (в последнее время на больших глубинах обнаружены пищевые цепи первого типа, в основе которых находятся хемосинтезирующие бактерии – например, экосистемы

«черных курильщиков», рис. 28). Обычно же цепи обоих типов существуют одновременно, и во взаимосвязи замыкают круг биологического круговорота.

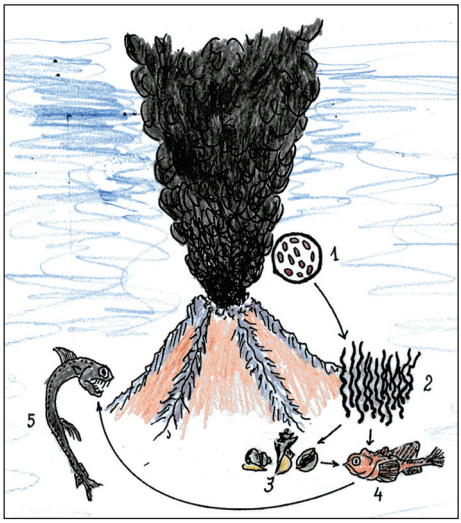

Рис. 28. Пищевая сеть «черного курильщика». 1 – бактерии, окисляющие сероводород, 2 – логонофоры (вестиментиферы), 3 – глубоководные брюхоногие моллюски, 4 – глубоководные бендосоядные рыбы, 5 – глубоководные хищные рыбы

В реальных сообществах пищевые цепи в чистом виде не существуют. Взаимодействуя между собой, они образуют пищевые сети: ведь каждый сочлен любой пищевой цепи входит в другие цепи (зайцы, кроме травы, едят ветви и кору различных деревьев и кустарников, грибы; зайцев, кроме волков, едят лисицы, рыси, орлы, филины; траву, ветви, кору, кроме зайцев, едят олени, грызуны, насекомые; волки, кроме зайцев, едят оленей, грызунов, коров, овец и т. д., до бесконечности). Чем больше различных растений и животных входят в состав биоценоза, тем сложнее пищевая сеть и тем устойчивей весь биоценоз в целом как естественная система.

Пример сравнительно простой пищевой сети – птичий базар на острове Преображения в море Лаптевых, в Арктике (рис. 29). Первый трофический уровень образует фитопланктон (в основном одноклеточные диатомовые водоросли *Diatomeae*). Второй трофический уровень – зоопланктон: морские простейшие (*Foraminiferida* и др.), низшие ракообразные *Calanus sp*. и др.), личинки сидячих или малоподвижных донных животных). Третий трофический уровень составляют мелкие рыбы: мойва (*Mallotus villosus*), сайда (*Pollachius virens*), сайка (*Boreogadus saida*) и более крупные ракообразные (*Euphausidae*). Крупные рыбы (преимущественно

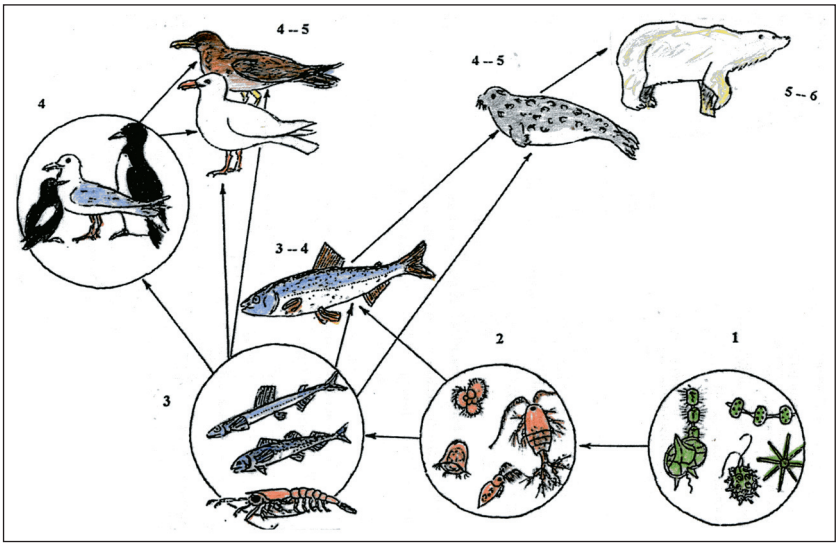

Рис. 29. Пищевая сеть птичьего базара острова Преображения (цифры обозначают трофический уровень)

сиговые, *Coregonus sp.*) образуют третий и четвертый трофические уровни, так как питаются и зоопланктоном, и мелкой рыбой. Четвертый трофический уровень образуют многочисленные колониальные птицы: толстоклювая кайра (*Uria lomvia*), чайка моевка (*Rissa trydactila*) и чистик обыкновенный (*Cepphus grylle*). Четвертый и пятый трофические уровни представляют немногочисленные крупные птицы: средний поморник (*Stercorarius pomarinus)*, чайка бургомистр (*Larus hyperboreus*), питающиеся как мелкой рыбой, так и яйцами и птенцами колониальных птиц, и кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), которая питается мелкой и крупной рыбой. Наконец, пятый и шестой трофические уровни занимает белый медведь, питающийся крупной рыбой и нерпой.

Уже намного сложнее пищевая сеть материковой тундры, а пищевые сети лесов умеренного пояса, и в особенности тропического леса, изобразить на рисунке практически невозможно.

Если представить себе пищевую цепь в виде расположенных один над другим прямоугольников равной высоты, длина которых

пропорциональна числу особей каждого трофического уровня, мы получим экологическую пирамиду чисел (20 млн травинок в течение года прокармливают 240 зайцев, что достаточно для прокормления одного волка). Если вместо количества особей указать содержащуюся в них биомассу (в граммах, килограммах или тоннах) получится пирамида биомасс (8000 кг травы, 960 кг зайцев и 47 кг волка). Если указать содержащуюся в организмах энергию в калориях (или джоулях), получится пирамида энергий (15 млн ккал в траве, 150 тыс. ккал в зайцах и 15 тыс. ккал в волке) (рис. 30).

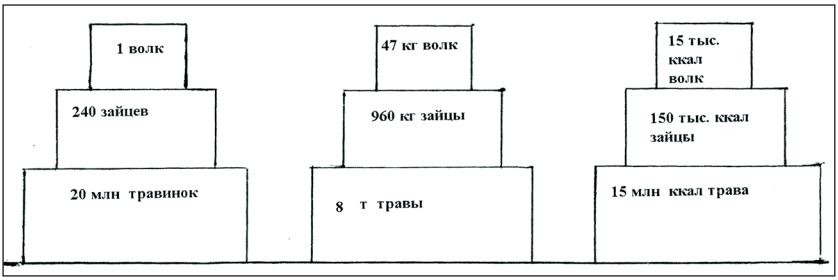

Рис. 30. Экологические пирамиды (по Одуму, 1975, с изменениями)

Пирамида биомасс предпочтительнее пирамиды чисел. Если представить себе ситуацию, когда одно дерево кормит несколько сот (или даже тысяч) насекомых, то на первом уровне будет единица, а на втором – тысячи. Пирамида же биомасс ставит все на свои места, так как во всех случаях биомасса потребителя пропорционально уменьшается по сравнению с массой пищи *(правило Семпера)*; иная картина наблюдается в водных экосистемах (см. далее). Но ещё более показательна пирамида энергий. Ведь биомасса содержит, кроме питательных веществ, также большое количество балластных веществ. Так, большинство растительноядных животных не усваивают целлюлозу, составляющую значительную часть растительной биомассы. Если сравнить численность, биомассу и поток энергии в популяциях животных одного трофического уровня (например, почвенных бактерий, веслоногих рачков, растительноядных моллюсков, кузнечиков, полевок и оленей),

то их численность на 1 кв. м будет отличаться в 10^{17} раз (10^{12} бактерий, 10^5 рачков, 10^2 моллюсков, 10 кузнечиков, 10^{-2} полевок и 10^{-5} оленей). Биомасса будет отличаться в 10^5 раз (0,001 г бактерий, 0,6 г полевок, 1 г кузнечиков, 1,1 г оленей, 2 г рачков и 10 г моллюсков), а поток энергии только в 5 раз (0,4 ккал/м^2 в день у кузнечиков, 0,5 у оленей, 0,7 у полевок, по 1 у бактерий и моллюсков и 2,5 у рачков).

Растения – не только основа для пищевых цепей, но и субстрат для передвижения, убежища для многих животных, материал для построения гнезд, а самое главное – растения в значительной степени определяют тот или иной микроклимат и даже мезоклимат конкретного местообитания. Ярусность растительного сообщества определяет распределение животных в биоценозе. Наличие в одном и том же местообитании участков, занимающих различные ярусы с различным микроклиматом позволяют существовать там видам с очень различными требованиями к внешним условиям, что создает внутри биоценоза систему определенных структур и повышает видовое богатство. Так, среди певчих насекомоядных птиц, обитающих в лесах умеренного пояса, мы отмечаем гнездящихся на земле: лесной конек (*Anthus trivialis*), соловей (*Luscinia luscinia*); на кустарниках: различные славки (*Sylvia sp.*); в дуплах: синицы, мухоловки (*Muscicapa sp.*); в кронах подлеска: дрозды (*Turdus sp.*); в кронах высоких деревьев: иволга (*Oriolus oriolus*).

Значит, кроме пищевых (трофических) связей есть ещё и связи другого типа – связи местообитания, топические (*topos* – место).

Кроме трофических и топических связей, являющихся первостепенными, в биоценозах существуют и второстепенные связи. Это форические (*foreo* – нести) связи, перенос одних живых организмов другими, и фабрические (*fabro* – производить), использование живых организмов, их частей или продуктов жизнедеятельности для построения гнезд и других убежищ.

На базе этих четырех типов биоценотических связей возникают все типы отношений между живыми организмами: нейтрализм, конкуренция, аменсализм, пищевые отношения и симбиоз.

Отношения между животными-фитофагами и растениями гораздо сложнее, чем вышеописанные биоценотические связи.

Поедая растения, животные становятся фактором естественного отбора, стимулируя их эволюцию. Растения приспособились вырабатывать вещества, ядовитые для многих животных. Это, в свою очередь, оказало влияние на животных, которые в процессе коэволюции (совместной эволюции) выработали способность нейтрализовать эти вещества (отсюда и частота монофагии: не может один вид животного выработать противоядия ко всем ядам всех растений данного местообитания). Цикута (вех ядовитый, *Cicuta virosa*) содержит яд, смертельный для человека и многих позвоночных, но водяная полевка (*Arvicola terrestris*) свободно её поедает.

Растения выработали шипы, колючки, твердые покровы, восковой налет, а животные – мощные зубы и грубую выстилку пищевода. Пример – верблюжья колючка (*Alhagi pseudalhagi*) и верблюд (*Camelus bactrianus*). Птицы в процессе приспособления к полету для облегчения массы тела утратили зубы и для них вроде бы стали запретны грубые корма, в частности семена многих растений в твердой кожуре. Но у птиц развился мускулистый желудок с роговой выстилкой, да еще многие из них стали заглатывать мелкие камешки, которые в комбинации с мускулатурой и роговой выстилкой желудка отлично справляются с такими семенами.

Растения очень быстро отращивают объеденные животными ветви и листья. В то же время наиболее ценные части растений, содержащие ростовые почки, часто находятся под землей (корневища, клубни, луковицы). В свою очередь, многие животные приспособились к их добыче, выработав соответствующие органы и специфическое поведение: кабан (*Sus scrofa*) выкапывает их клыками, медведь когтями, барсук (*Meles meles*) использует и когти, и зубы, многие грызуны и личинки некоторых насекомых перешли к подземному образу жизни.

При питании большеобъемным и малокалорийным кормом (трава) у многих копытных усложнился желудок: одна его часть превратилась в своеобразный мешок для запасания почти непереваренной пищи (рубец), которая затем отрыгивается, пережевывается («жвачка»), попадает ещё в два промежуточных отдела (сетка и книжка) и лишь затем попадает в настоящий желудок (сычуг).

У растительноядных сильно удлиняется кишечник (у коровы он в 20 раз превышает длину тела). Обилие клетчатки в растительной пище и отсутствие у большинства фитофагов ферментов, её расщепляющих, привело к поселению в кишечнике симбиотических микроорганизмов (бактерий, инфузорий, жгутиковых), расщепляющих клетчатку до крахмала. Такие симбионты имеются у животных, очень далеко отстоящих друг от друга на филогенетическом древе, у термитов и у лошадей к примеру.

Но возникают и формы взаимопомощи, прежде всего это форические связи. Семена многих растений имеют специальные зацепки, благодаря которым они разносятся на шерсти зверей и перьях птиц, а семена с толстой кожурой проходят неповрежденными через пищеварительный тракт животных и высеваются иногда очень далеко от материнского растения да ещё и с порцией «органического удобрения».

Очень многие насекомые, а также некоторые птицы: колибри (*Trochili fam. gen. sp.*), цветочницы (*Coerebidae gen. sp., Drepanididae gen. sp.,*) нектарницы (*Nectariniidae*) – и летучие мыши (длинноязычные крыланы, *Macroglossus minimus*), питаясь нектаром и пыльцой, переносят пыльцу растений с цветка на цветок. В связи с этим развиваются многочисленные приспособления. У растений это крупные, ярко окрашенные цветы или крупные соцветия из мелких цветов, сильный запах, обильное выделение нектара, особенности строения цветков, благодаря которому некоторые цветы посещают лишь некоторые немногочисленные виды или, наоборот, очень многие. Цветы и соцветия зонтичных (*Apiaciae*) и розоцветных (*Rosaceae*) умеренного пояса опыляются многими видами насекомых, а цветки инжира (*Ficus carica*) – только осами из рода *Blastophaga*. В последнем случае цветки спрятаны в сильно разросшемся цветоложе с очень узким входом: и у ос, и у инжира развился сложный цикл, приводящий к оплодотворению в короткие и строго определенные сроки. У многих бобовых (*Fabaceae)* и орхидных (*Orchidaceae*) сложное строение цветков препятствует проникновению в них многих насекомых, и лишь для немногих видов «делается исключение». У некоторых тропических растений, опыляемых крыланами, над цветком вырастает особый шип,

на который, как на насест, усаживается летучая мышь, чтобы попить нектар.

Развиваются сложные приспособления и у опылителей. У пчел и шмелей тело в многочисленных ветвистых волосках, в которых застревает пыльца. Длинные хоботки бабочек хорошо приспособлены для всасывания нектара из глубоких венчиков. Аналогично – длинный клюв у колибри. Некоторые особо мелкие колибри даже спят в цветах и, перемазавшись пыльцой, переносят её на другие цветы. Щеткообразный хоботок пчел и шмелей имеет аналогом язык со щеточкой у колибри, нектарниц, цветочниц, а также у длинноязычных крыланов.

Тесные взаимоотношения сложились в степях и саваннах между дерновинными злаками и копытными. В условиях сухого климата редуценты не справляются с отмершей травой. Поедая надземные части растений, копытные освобождают место для прорастания молодых побегов, которым было бы непросто пробиться через сухой войлок прошлогодней травы. Это происходит в случае, если копытных не больше некоторого (разного для разных местообитаний) количества на единицу площади. В Аскании-Нова в 1911 г. был поставлен эксперимент: на огороженном участке в три десятины (3,27 га), где не косили траву и не пасли животных, через три года погибла вся растительность. Аналогичные отношения между растительностью и фитофагами устанавливаются в тундре, где из-за холода редуценты не справляются с отмершей травой, и её в основном поедают лемминги.

Масса растительности, которую могут съесть фитофаги без вреда для сообщества, колеблется в разных биоценозах от 30 до 50 % ежегодного прироста. У диких копытных обычно существует равновесие между их плотностью и запасами кормов. Но при интенсивной пастьбе домашнего скота трава съедается полностью, с уничтожением скрытых ростовых почек. Наступает перевыпас и гибель пастбища.

Очень большое влияние на жизнь растений оказывают животные, обитающие в почве. Многочисленные редуценты перерабатывают колоссальное количество мертвой органики в неорганические вещества, усваиваемые растениями. В почве живут

простейшие и мелкие многоклеточные животные – до 10 млн на кв. м в лесных почвах умеренного климата, бескрылые насекомые коллемболы и почвенные клещи – от 50 тыс. до 400 тыс. на кв. м, другие насекомые, моллюски, черви – до 50 тыс. на кв. м. Дождевые черви перерабатывают в год от 6 до 210 т органики на га. Более крупные роющие животные – кроты, роющие грызуны, а в тропиках ещё и некоторые земноводные и пресмыкающиеся, крупные насекомые вроде медведки (*Gryllotalpa gryllotalpa*) и личинок певчих цикад (*Cicadidae*) перекапывают почву, меняют местами поверхностные и глубокие слои, удобряют почву своими экскрементами и неиспользованными запасами пищи. Правда, некоторые из них подрывают корни растений и даже питаются ими, но в целом польза от их деятельности превышает вред.

Обильно размножившись, фитофаги могут местами полностью уничтожить большую часть растительности. На некоторых островах Средиземного моря, где не было хищников, одичавшие козы (*Capra hirtus*) уничтожили почти всю растительность. Но в нормальных сообществах размножение фитофагов сдерживается хищниками и паразитами.

Отношения хищников и жертв также тесны и обоюдны, как и связи фитофагов с растительностью. В процессе длительной эволюции возникли взаимные приспособления в морфологии, физиологических особенностях, поведении. У хищников (млекопитающих, рептилий, рыб) строение зубной системы и пищеварительного тракта хорошо отличается от растительноядных. У хищников пищеварительный тракт менее объемен, чем у растительноядных, а преобладающие ферменты – не амилазы, расщепляющие крахмал, а пептидазы, расщепляющие белки. Отличается и тип поступления пищи. Фитофаги питаются почти непрерывно, а хищники – с большими перерывами и нерегулярно, иногда один раз за много дней.

Жертвы хищников в процессе эволюции выработали свои, весьма разнообразные методы защиты: механические (панцири у черепах, плотные надкрылья у жуков, шипы и колючки у многих рыб, насекомых, ящериц и некоторых млекопитающих), химические (ядовитые железы у многих рыб, насекомых, змей); пахучие

выделения у клопов (*Hemiptera*), землероек (*Soricidae*), скунсов (*Mephitis mephitis*) и др. Выработалось и соответствующее поведение. Черепаха втягивает голову и ноги под панцирь, еж свертывается клубком, скрывая незащищенное иглами брюшко, дикобраз (*Hystrix indica*) поворачивается к противнику задом, норовя ударить его своей колючей «метлой», скунс, прежде чем пустить в ход струю пахучей жидкости, распускает черно-белый хвост и топочет передними лапками. Гремучие змеи (*Crotalus sp.*) стрекочут своей погремушкой на хвосте, прежде чем укусить, кобра (*Naja sp.*) раздувает шею, приподнимается над землей и шипит (конечно, они ведут себя так при встрече с человеком или крупным животным, а на мелких животных, свою добычу, нападают без предупреждения.

Очень разнообразны примеры параллельной эволюции хищников и их жертв, в которых совершенствовались средства нападения и защиты. Многие мелкие животные спасаются от хищников в укрытиях: грызуны в норках, насекомые под корой и среди листьев, под комками почвы; птицы в густых кронах и в дуплах; мелкие рыбки в подводной растительности, среди рифов и др. А хищники выработали в ответ очень острое зрение и тонкое чутье. Другие потенциальные жертвы перешли к ночному образу жизни. У хищников в ответ ночное зрение (совы, *Strigiformes*), эхолокация (летучие мыши и дельфины), термолокация (гремучие змеи). Многие растительноядные, спасаясь от хищников, развивают большую скорость, хищники отвечают тем же, и рекордсмены в скорости среди животных – именно хищники. Гепард развивает скорость до 105 (по другим данным до 120) км/час, сокол чеглок (*Hypotriorchis subbuteo*) и черный стриж (*Apus apus*) – до 300 км/час, меч рыба до 120 км/час, крупные стрекозы коромысла (*Aeschnidae*) до 96 км/час.

У стадных и колониальных животных часто выставляется «караул»: пасущиеся животные по очереди следят за возможной опасностью и своевременно предупреждают стадо (колонию) сигналом тревоги. В ответ хищники маскируются, незаметно подкрадываются, нападают из засады: кошки (*Felidae*), ястребы, крокодилы (*Crocodylia*), щуки (*Esox lucius*) и многие другие), устраивают коллективные охоты с загонами и засадами: волки, ги-

еновые собаки (*Lycaon pictus*) и др. Развиты приспособления для схватывания и удержания добычи: когти, зубы, «сачок» пеликана (*Pelecanus sp.*), «выстреливающийся» язык у лягушек, выбрасывающаяся вперед «маска» у личинок стрекоз и мн. др. Делаются и специальные ловчие приспособления: паутинные сети у пауков, ловчие воронки у муравьиного льва (*Myrmeleon formicfrius*) и т. п.

А у жертв – коллективное поведение, прямая оборона от хищников при помощи рогов, копыт. Муравьи, обороняя свой муравейник, брызгают в нападающего муравьиной кислотой, скунс использует свои пахучие железы.

Крупный размер – сам по себе хорошая защита от хищников. Слоны, носороги (*Rhinocerotidae*), бегемоты (*Hippopotamus amphibious*), африканские буйволы (*Bubalus caffer*) почти не имеют врагов. Но и у хищников крупный размер не редкость: белые и бурые медведи, тигры, львы, крокодилы, некоторые питоны (*Python sp.*) и удавы: боа (*Constrictor constrictor*), анаконда (*Eunectes murinus*); из морских обитателей – некоторые акулы, кашалоты (*Physeter catodon*), косатки (*Orcinus orca*), гигантские кальмары (*Architeutis sp.*). Они нападают на жертвы достаточно большого размера. Более мелкие хищники получают возможность добыть крупную добычу, недоступную для одной особи, при коллективных охотах.

Рис. 31. Пример покровительственной окраски: птенец тундренной куропатки (Lagopus mutus) (фото автора)

Очень большую роль при защите от хищников играет маскирующая окраска (рис. 31). Большинство мелких животных, живущих в толще воды, прозрачны. На севере многие из остающихся здесь на зиму зверей и птиц белеют: белая (*Lagopus lagopus*) и тундренная (*L. mutus*) куропатки, заяц беляк). В лесах появляется камуфлирующая окраска – яркие полосы или пятна расчленяют силуэт живот-

ного, делают его малозаметным (пятнистый олень, *Cervus nippon*). В сухих степях и пустынях многие животные окрашены под цвет сухой травы и песка (грызуны, ящерицы, змеи, насекомые, птицы), а на лугах и болотах преобладает серо-зеленая или желто-зеленая окраска (лягушки, ящерицы, кузнечики, мелкие певчие птицы). Наконец, некоторые животные могут произвольно менять окраску в зависимости от фона, на котором они находятся: хамелеоны (*Chamaeleonidae*), камбалы (*Pleuronectidae*), осьминоги (*Octopoda*).

Хищники тоже пользуются маскирующей окраской. Можно сравнить такие пары (рис. 32): заяц беляк – песец (*Alopex lagopus*); тундренная куропатка – полярная сова (*Nyctea scandiaca*); пятнистый олень – тигр; мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta*) – каракал *(Felis caracal*); и др.

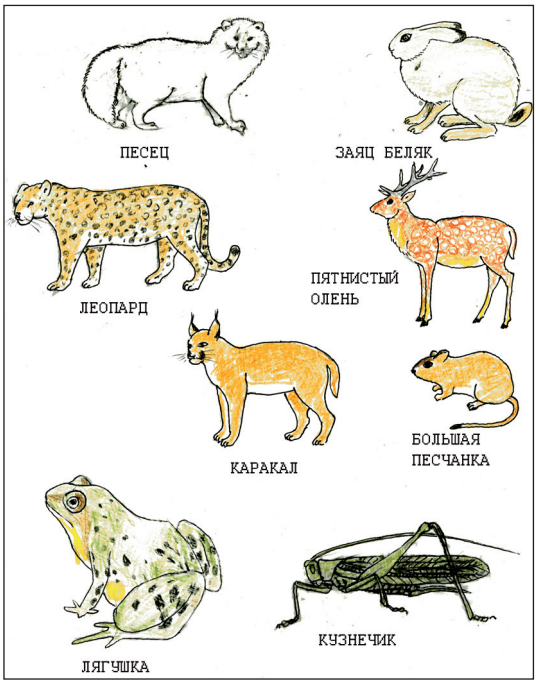

Рис. 32. Параллели в покровительственной окраске хищников и их жертв

Кроме маскирующей, бывает предупреждающая окраска (рис. 33): яркая, бросающаяся в глаза черно-красная, черно-белая или черно-желтая окраска ядовитых и жалящих насекомых (ос, пчел, некоторых жуков и клопов). Бывает и мимикрия (рис. 34) – подражание в окраске, форме тела и поведении ядовитым животным или несъедобным предметам. Так, некоторые тропические бабочки белянки (*Pieridae*) по окраске похожи на ядовитых геликонид (*Heliconidae*), беззащитные мухи пчеловидки (*Syrphidae*) окрашены под ос, шмелей и пчел, насекомые палочники (*Phasmaptera*) похожи на сухие сучки, травинки, а бабочка калима (*Kallima sp.*) – на сухой лист.

Все эти приспособления относительны. Они только с большей или меньшей степенью вероятности позволяют поймать добычу или избегать нападения, но 100 % гарантии не дают.

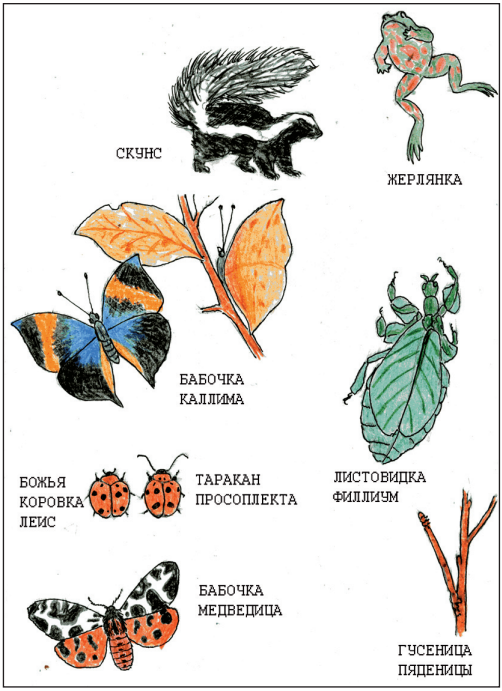

Рис. 33. Примеры предупреждающей окраски

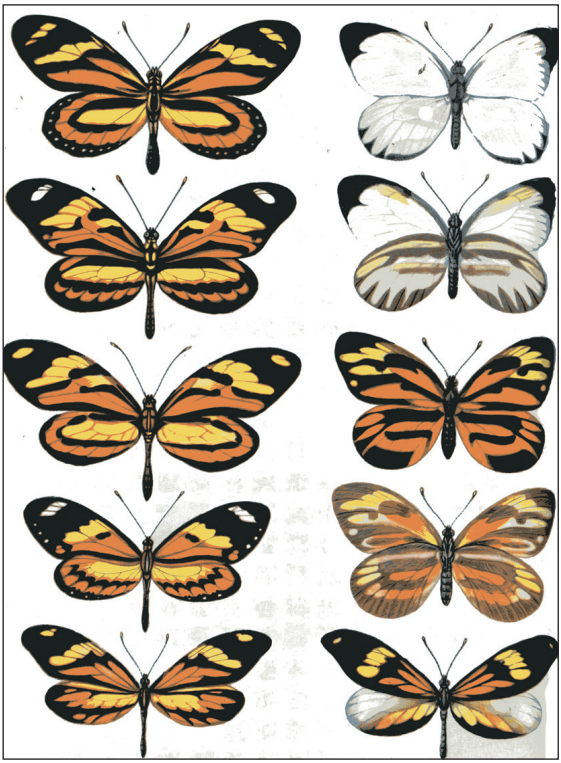

Рис. 34. Пример мимикрии: бабочки белянки и гелиониды (из «Жизни животных», т. 3, 1969)

Численность и распределение хищников зависят от обилия их добычи, но увеличение смертности хищников при неблагоприятных условиях идет медленнее, чем их жертв, так как хищники обычно могут откочевать туда, где добыча ещё есть, часто они бывают полифагами и могут переключиться на другой корм. Избирательное истребление хищниками отдельных возрастов (чаще молодняка) и полов (чаще самцов) сокращает продолжительность жизни популяции жертвы и снижает интенсивность её размножения. Это влияние незаметно в годы обилия добычи, но при её низкой численности весьма существенно.

Вероятность поимки хищником добычи возрастает быстрее, чем растет сама численность. Растущая обеспеченность кормом усиливает размножение хищников: в годы высокой численности леммингов растет численность песцов, длиннохвостых поморников (*S. longicfudus*), мохноногого канюка (*Buteo lagopus*), полярной совы. Увеличивается давление хищника на жертву, происходит сокращение её численности, а затем и численности хищника. Но это позволяет жертве снова размножаться, благодаря чему весь цикл повторяется снова (схема Лотки – Вольтерра, рис. 20). Это идеальная модель отношений «хищник – жертва», полезная для понимания механизма колебаний численности, но объясняет этот механизм далеко не полностью, так как в природе действует одновременно много факторов, которые в реальных условиях сильно нарушают эту закономерность.

Хищники часто оказывают положительное влияние на популяцию жертв, так как в первую очередь поедают слабых и больных животных. При исследовании погадок (непереваренных пищевых остатков хищных птиц) на Таймыре было установлено, что от 30 до 70 % съеденных птицами леммингов были заражены туляремией. В то же время среди зверьков, отловленных ловушками, зараженных было лишь 0–3 %. В 1940–1950-е гг. в Канаде и на Аляске в целях сохранения стад домашних северных оленей проводилось массовое истребление волков. В результате в стадах диких северных оленей начались массовые эпизоотии некробациллеза, бруцеллеза, глистных инвазий, а вслед за ними стали болеть и домашние олени. Пришлось объявить запрет на добычу волков и даже завести некоторое количество волков из тех районов, где они ещё сохранились.

Такие отношения между различными видами, как комменсализм, синойкия, мутуализм, хищничество в определенных условиях могут привести к возникновению паразитизма. В отличие от хищника, паразит не убивает хозяина, а использует его в течение длительного времени, часто в течение всей жизни – своей и (или) хозяина. Хозяин служит для паразита не только источником пищи, но и местом постоянного или временного обитания, обеспечивает постоянный микроклимат, часто является и местом размножения.

Следовательно, хозяин для паразита – среда обитания, а отношения паразита и хозяина не только трофические, но и топические, и форические.

В начале становления отношений «паразит – хозяин» их связь может быть случайной. Например, живущий в гнезде грызуна хищный клещ может иногда слизывать кровь на ранках или расчесах. Питание кровью повышает плодовитость, и приспособившиеся к нему виды клещей получают эволюционное преимущество. Впоследствии ротовые органы клещей видоизменяются, становятся лучше приспособленными для прокалывания кожи зверьков. Питание кровью становится уже необходимым для размножения (но наряду с ним сохраняется ещё хищничество или сапрофагия), и, наконец, оно становится единственно возможным для данного вида. Произошел переход от случайного питания кровью через факультативный (возможный) паразитизм к облигатному (обязательному).

По типу своих взаимоотношений с хозяином паразиты делятся на ряд групп:

1. Свободноживущие кровососы, нападающие на хозяина на очень короткое время, а большую часть времени живущие в природе вне тела хозяина: комары (*Culicidae*), слепни (*Tabanidae*), мошки (*Simulidae*) и т. п. (рис. 35).

2. Гнездово-норовые (убежищные) паразиты, постоянно обитающие в убежище хозяина и питающиеся на его теле также очень короткое время (блохи, некоторые клещи) (рис. 36).

3. Временные эктопаразиты, питающиеся на теле хозяина довольно длительное время (несколько суток, даже недель), но затем покидающие его и остальную часть жизненного цикла проводящие в природе (некоторые блохи и клещи) (рис. 37).

4. Постоянные эктопаразиты, весь жизненный цикл которых проходит на теле хозяина, лишь у некоторых видов происходит уход сытых самок для яйцекладки, а отродившиеся личинки вновь нападают на хозяина (вши, некоторые блохи и клещи) (рис. 38).

5. Эндопаразиты, постоянно обитающие в полостях тела, органах, тканях и клетках хозяина (некоторые клещи, все гельминты, простейшие, бактерии, риккетсии и вирусы) (рис. 39).

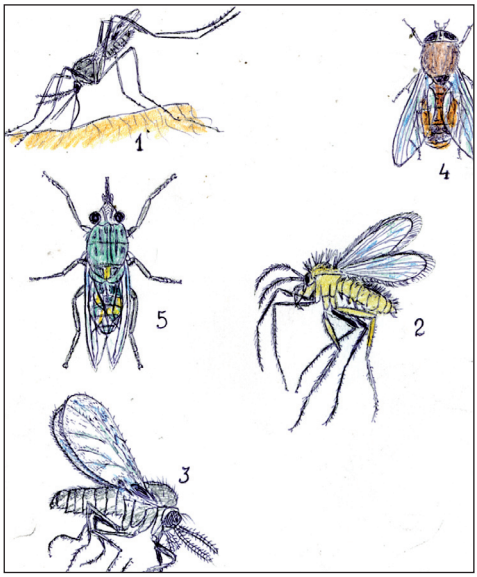

Рис. 35. Свободноживущие кровососы
1 – малярийный комар Anophtlts messae; 2 – москит Phltbotomus papatasi;
3 – мокрец Culicoides obsoletus; 4 – слепень Hybomitra shineri;
5 – муха «це-це» Clossina longiptnnis

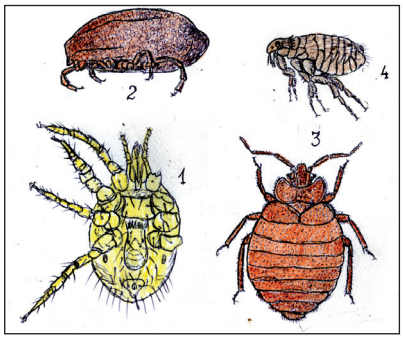

Рис. 36. Гнездово-норовые кратковременно питающиеся эктопаразиты. 1 – гамазовый клещ Androlaelaps glasgowi; 2 – аргасовый клещ Ornithodoros papillipes; 3 – постельный клоп Cimex lectularius; 4 – блоха грызунов Amalareus peniciliger

Рис. 37. Длительно питающиеся эктопаразиты.
1 – гамазовый клещ Ornithonyssus bacoti; 2 – иксодовый клещ Ixodes persulcatus; 3 – ластовочкая кровососка Steropteryx hirundinis

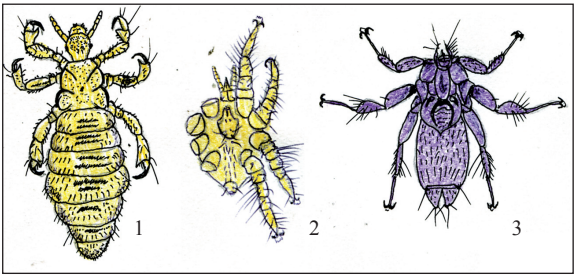

Рис. 38. Постоянные эктопаразиты
1 – платяная вошь; 2 – клещ Spinturnix sp.; 3 – муха Nicteribya

У ряда паразитов паразитическими являются все стадии жизненного цикла (кроме яйца), причем, по ходу развития разные стадии могут паразитировать или на одном виде хозяина, или на нескольких. У таежного клеща и других иксодовых клещей паразитируют личинки, нимфы и взрослые клещи. Иногда бывает одна непаразитическая стадия. Так, у кошачьей двуустки (описторха) первая личиночная стадия (мирацидий) непаразитическая, вторая (редия) паразитирует в теле моллюсков рода *Bithynia*, третья (церкарий) – в теле некоторых карповых рыб: ельца (*Leuciscus leuciscus*), язя (*L. idus*), плотвы (*Rutilus rutilus*) и некоторых других, а взрослая стадия паразитирует в печени человека, кошки, выдры (*Lutra lutra*), медведя, росомахи (*Gulo gulo*), если они питаются этими видами рыб.

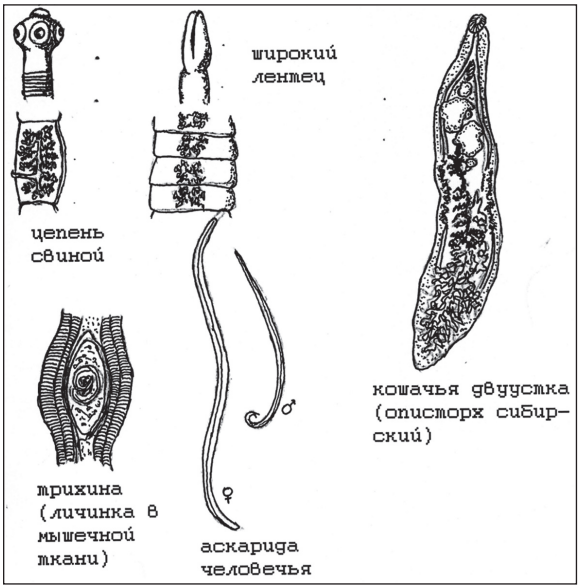

Рис. 39. Эндопаразиты

Другие паразиты ведут паразитический образ жизни на одной стадии: у комаров это взрослые самки, у оводов (*Gasterophilidae, Oestridae, Hypodermidae*) личинки.

Паразитизм привел к выработке у паразитов множества приспособлений к паразитическому образу жизни: появление различных органов для фиксации на теле (или в теле) хозяина (присоски, крючки и пр.), очень высокая плодовитость, при этом яйца, цисты или споры могут долгое время находиться вне тела хозяина. В то же время исчезают органы и структуры, при паразитизме лишние. Эндопаразиты и некоторые эктопаразиты лишились зрения. У ленточных червей (*Cestoda*) исчезли органы зрения, пищеварительная и нервная системы. Вирусы же вообще могут жить только внутри живой клетки – вне её они просто белковые кристаллы без признаков жизни.

Хозяин, в котором обитает половозрелая стадия паразита (или проходит половой цикл при чередовании полового и бесполого

размножения) называется основным. Хозяин, в котором обитают неполовозрелые стадии или проходит бесполая часть цикла размножения, называется промежуточным. Так, для малярийного плазмодия малярийный комар является основным хозяином, а человек промежуточным. Для описторха основной хозяин – человек (кошка, выдра, медведь), а моллюски и рыбы – промежуточные.

Хозяева, в свою очередь, вырабатывают защитные приспособления против паразитов прежде всего иммунитет против болезнетворных микроорганизмов и некоторых многоклеточных паразитов. Часто строение кожных покровов (хитин, чешуя) препятствует (или по крайней мере затрудняет) нападению паразитов. В слюне, слезах содержатся вещества. убивающие многих бактерий (лизоцим и др.). Есть и формы поведения, позволяющие избавляться от паразитов. Многие млекопитающие очесывают с себя (или друг с друга) блох, вшей и клещей. Некоторые птицы: глухари (*Tetrao urogallus*), тетерева (*Lyrurus tetrix*), белые куропатки и др., «купаются» в песке, избавляясь таким способом от пухоедов и перьевых клещей. Сойки (*Garrulus glandarius*), набрав в клюв муравьев, запускают их в свое оперение, где они поедают различных паразитов и отмершие части перьев. Медведи, оседлые птицы из отряда курообразных, а также многие перелетные птицы осенью едят растения, имеющие глистогонные свойства.

В результате коэволюции паразитов и хозяев выработался так называемый «щадящий паразитизм», или паразитоносительство, при котором хозяин не испытывает особых неудобств от присутствия паразитов и, в свою очередь, не уничтожает и не отторгает их. Паразитоносительство чаще наблюдается у хозяев, живущих в оптимальных условиях. Но при неблагоприятных условиях (ухудшение погоды, недостаток корма, авитаминоз, стрессы, заражение другими паразитами и пр.) паразитоносительство может перейти в выраженное заболевание. Кроме того, паразитоносительство может быть источником заражения других особей при рассеивании яиц гельминтов, спор бактерий, цист простейших и т. п. Все это в полной мере относится и к человеку!

Факторы внешней среды влияют на паразитов двояко. Во-первых, непосредственно, причем влияние это действует прежде всего

на тех паразитов, которые значительную часть жизни проводят вне тела хозяина. Во-вторых, косвенно, через влияние этих факторов на хозяина. При этом эндопаразиты и постоянные эктопаразиты защищены от неблагоприятных факторов организмом хозяина. Таким образом, организм хозяина является для паразитов внешней средой первого порядка, а сами факторы среды – средой второго порядка.

Паразитизм широко распространен в живой природе. Паразитами являются все вирусы и риккетсии, многие бактерии, некоторые грибы и небольшое количество видов высших растений – повилика *(Cuscuta campestris*), омела (*Viscum album*) и др. Среди простейших паразиты встречаются во всех типах, а тип споровиков целиком паразитический. Среди животных паразиты встречаются в основном среди беспозвоночных. Целиком паразитическими являются классы сосальщиков и лентецов в типе плоских червей, а тип скребней целиком паразитический. Много паразитов среди круглых червей, клещей, насекомых. Крайне мало паразитов среди губок, моллюсков, иглокожих. Из хордовых частично паразитический образ жизни ведут круглоротые: миноги (*Pteromyzoniformes*) и миксины (*Myxiniformes*), да среди рыб удильщиков (*Lophiiformes*) самцы паразитируют на самках. В целом среди животных 4–5 % всех видов частично или полностью паразитические.

Среди паразитов есть моно-, олиго- и полифаги. Только их именуют моно-, олиго- и полигостальными паразитами (*hostum* – хозяин). Пример моногостального паразита – платяная вошь (*Pediculus hominis*), которая ни на ком, кроме человека, не питается. Пример олигогостального – кошачья двуустка, у которой весь список основных и промежуточных хозяев насчитывает 2–3 десятка видов. Пример полигостального – таежный клещ, он отмечен более чем на 300 видах хозяев.

Роль паразитов в биоценозах сродни роли хищников. Они могут вызвать заметное снижение численности своих хозяев. Но в некоторых условиях паразиты могут быть защитниками своих хозяев от конкурентов. В саваннах Африки домашний скот в массе гибнет от болезни наганы (возбудитель жгутиковое *Trypanosoma brucei*, переносчик – мухи из рода *Glossina* («це-це»). Дикие же копытные наганой не болеют, являясь лишь носителями трипаносом.

Возбудители многих болезней и их переносчики являются естественными сочленами природных биоценозов и постоянно циркулируют в них, переходя от одного хозяина к другому (вирус клещевого энцефалита – многие лесные позвоночные животные и иксодовые клещи; бактерии чумы – блохи и грызуны; вирус желтой лихорадки – обезьяны и комары и многие другие). Популяция возбудителя вместе со всеми поддерживающими её существование факторами внешней среды (включая членистоногих переносчиков и позвоночных хозяев) называется природным очагом болезни. Если человек контактирует с таким очагом, он может заболеть или стать носителем. Часто население территорий, занятых природными очагами каких-либо болезней, в результате постоянного контакта «проэпидемичивается» (получает иммунитет) и не болеет, или болеет в легкой форме в небольшом числе случаев. Но при попадании на эту территорию неиммунных людей, особенно больших контингентов (экспедиции, лесозаготовители, воинские части, строители и т. п.), могут возникать эпидемические вспышки заболевания.

В целом отношения между фитофагами и растениями, хищниками и жертвами, паразитами и хозяевами хорошо показывают механизмы взаимной приработки жизненных циклов, появление многообразных адаптаций как результат естественного отбора и являются прекрасным подтверждением эволюционной теории.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Дайте определение биоценоза.
2. Назовите основные типы биоценотических связей.
3. Что такое пищевая цепь и пищевая сеть?
4. Охарактеризуйте пищевые цепи первого и второго типов.
5. Что такое экологическая пирамида?
6. Назовите и охарактеризуйте три типа экологических пирамид.
7. Охарактеризуйте коэволюционно возникшие взаимоотношения в парах: растение – фитофаг, жертва – хищник, хозяин – паразит.
8. Что такое природный очаг болезни?

ГЛАВА 6
Свойства биоценозов. Виды-эдификаторы. Устойчивые и циклические биоценозы. Экосистемы и их иерархия. Краевой эффект. Флуктуации и сукцессии. Законы развития экосистем.

Биоценоз всегда состоит из нескольких видов, чаще многих и очень многих, и никогда – из одного. Даже во вроде бы вполне однородном пшеничном поле кроме пшеницы (*Triticum sp.*) обитают многочисленные сорные растения, насекомые, грызуны, почвенные микроорганизмы и многие другие. В составе биоценоза всегда имеются продуценты, консументы и редуценты, осуществляющие круговорот веществ и преобразования энергии. Если мы имеем дело с биоценозами океанских глубин (глубже 600 м), то там продуцентов или вообще нет, или это хемосинтезирующие бактерии, неспособные обеспечить энергией всю пищевую сеть биоценоза океанских глубин. Поэтому глубинные биоценозы оказываются в трофической зависимости от биоценозов поверхностных вод, откуда поступают питательные вещества.

Биоценозы – не просто сумма особей разных видов, а в первую очередь системы, т. е. разнообразные формы взаимодействия между видами, которые выводят биоценоз как сообщество на более высокий уровень организации. Образно говоря, мука, вода, соль, дрожжи – это одно, а хлеб, получаемый из них, – совсем другое. Поэтому биоценоз отличается от одновидовой системы (популяции) характеристиками, популяции не присущими. Основные из них следующие.

Видовой состав или набор видов, видовое богатство. Общее количество видов, входящих в биоценоз. Реально определить видовое богатство, особенно в многовидовых биоценозах затруднительно, часто практически невозможно. Поэтому мы обычно говорим о видовом богатстве применительно к какому-либо таксону или группе таксонов (оцениваем видовое богатство птиц, или грызунов, или бабочек, или хвойных и лиственных деревьев и т. д.).

Видовое разнообразие. Соотношение между количеством видов и показателями их удельной встречаемости в биоценозе. На-

пример, в некоем гипотетическом биоценозе имеется 100 видов, причем численность всех видов одинакова, каждый вид составляет 1 % от общего количества. В другом подобном биоценозе обитают те же 100 видов, но один вид составляет 90 % всего сообщества, а остальные – 99–10 %. В третьем биоценозе первый вид составляет 70 %, второй – 20 %, а остальные – 98–10 %. Разнообразие видов в первом биоценозе больше, чем во втором и третьем, а в третьем меньше, чем в первом, но больше, чем во втором. Первый биоценоз является абсолютно выровненным (число особей каждого вида одинаково). Второй и третий биоценозы невыровненные (есть один-два вида, резко превышающие по численности остальные), причем невыровненность второго биоценоза больше, чем первого. Так же, как и в случае видового состава, практически мы оцениваем видовое разнообразие отдельных таксонов или их групп.

В биоценозе оценивается наличие (или отсутствие) видов-доминантов (наиболее многочисленных видов) и субдоминантов (довольно многочисленных, но уступающих в численности доминантам). Первый биоценоз из предыдущего примера не имеет доминантов, второй имеет один доминант, третий один доминант и один субдоминант.

Биомасса. Совокупная масса всех живых существ данного биоценоза.

Биологическая продуктивность. Величина биомассы, произведенной биоценозом в единицу времени, абсолютная или удельная (на единицу площади или объема).

Преобладающий вид (доминант) является центром, с которым так или иначе связаны остальные виды биоценоза посредством биоценотических связей, прежде всего трофических и топических. Такой вид, играющий ведущую роль в структуре и функционировании биоценоза, без которого он не может существовать, называется видом эдификатором (*eydos* – лицо, облик). Например, в сосновом бору видом эдификатором будет сосна. Её преобладание в биоценозе создает соответствующий микроклимат, среди обитателей биоценоза наиболее обильны будут виды, связанные с сосной трофическими и топическими связями. В многовидовых, сложных биоценозах, например в тропическом лесу, виды эдификаторы выделить сложно.

В отличие от эдификаторов, виды индикаторы могут быть и субдоминанитами, и даже малочисленными, но они характерны именно для данного биоценоза. Так, в ельниках долгомошниках и в ельниках кисличниках эдификатором будет ель, а индикаторами в первом случае мох кукушкин лен (*Polytrichyum communis*), а во втором – трава кислица (*Oxalis acetosella*).

Взаимозаменяемость компонентов биоценоза такова, что изменения, касающиеся одного вида, отражаются на всем биоценозе и в отдельных случаях даже могут вызвать его распад. Особенно это проявляется в недавно возникших неустойчивых биоценозах с малым количеством видов. В старых, многовидовых, хорошо сбалансированных биоценозах выпадение одного вида может компенсироваться систематически и экологически близкими видами викариатами (*vicarius* – замещающий).

Биоценозы – как бы организмы более высокого порядка, а их возникновение и уничтожение напоминают рождение и смерть индивида. Но аналогия эта не полная. Если мы изымем из организма какой-либо орган, мы этот организм убьем или искалечим. Популяция более устойчива – из неё мы можем изъять часть особей, иногда значительную (в популяциях быстро размножающихся организмов до 50–60 %), но, если изъятие не превышает репродуктивного потенциала данной популяции (т. е. количество изъятых особей не превышает количество вновь отродившихся), популяция будет продолжать свое существование. Еще более стоек биоценоз, так как из него возможно выпадение отдельных видов и замещение их видами викариатами. Но есть предел: невозможно выпадение или замена вида эдификатора. Если это произойдет, биоценоз будет уничтожен, и на его месте возникнет другой. Так, при вырубке соснового бора на его месте обычно вырастает березовый или осиновый лес со своими видами эдификаторами и с комплексами им сопутствующих видов.

Биоценозы бывают естественные и искусственные (агроценозы, урбоценозы). Как те, так и другие могут быть устойчивыми и циклическими. Первые существуют в относительно постоянном виде по меньшей мере десятки лет, вторым свойственны регулярные изменения с периодичностью по годам, суткам, даже

часам. Пример естественного устойчивого биоценоза – лес, искусственного – плодовый сад. Пример естественного циклического биоценоза – приливно-отливная зона моря, в которой дважды в сутки бывает отлив, дважды – прилив. Пример искусственного – поле, на котором в результате севооборота цикл повторяется раз в 7 лет.

Основой наземного биоценоза является его растительная составляющая – фитоценоз, с которым тесно связаны население животных (зооценоз), грибов (микоценоз) и микроорганизмов (микробоценоз).

Биоценоз существует не в безвоздушном пространстве; он занимает тот или иной элемент ландшафта, имеющий определенный микроклимат (или мезоклимат), определенный тип почвы и т. п. Такое относительно однородное по абиотическим факторам пространство, занятое одним биоценозом, именуется биотопом – «местом жизни». Не может быть биоценоза, не занимающего какой-либо биотоп; в то же время на Земле практически нет биотопов, не занятых биоценозами.

Биотоп и биоценоз в сумме образуют эволюционно сложившуюся, длительно самоподдерживающуюся однородную природную систему, функционально взаимосвязанный комплекс живых организмов и окружающей их абиотической среды, характеризующийся относительно самостоятельным круговоротом веществ и особым типом использования энергии – экосистему (рис. 40).

В русскоязычной литературе для обозначения такого комплекса используется еще термин «биогеоценоз». Эти термины – «экосистема» и «биогеоценоз» – абсолютно идентичны, можно пользоваться и тем, и другим. В настоящее время все чаще используют термин «экосистема», но не потому, что он был предложен раньше (А. Тэнсли сформулировал его в1936 г., а термин «биогеоценоз» был предложен В. Н. Сукачевым в 1942 г.) или он чем-то лучше, а потому, что он короче (язык человека ленив, и разница в один слог может стать решающей для предпочтения одного термина другому). Кроме того, по созвучию «биогеоценоз» можно спутать с «биоценозом», а это совсем разные вещи!

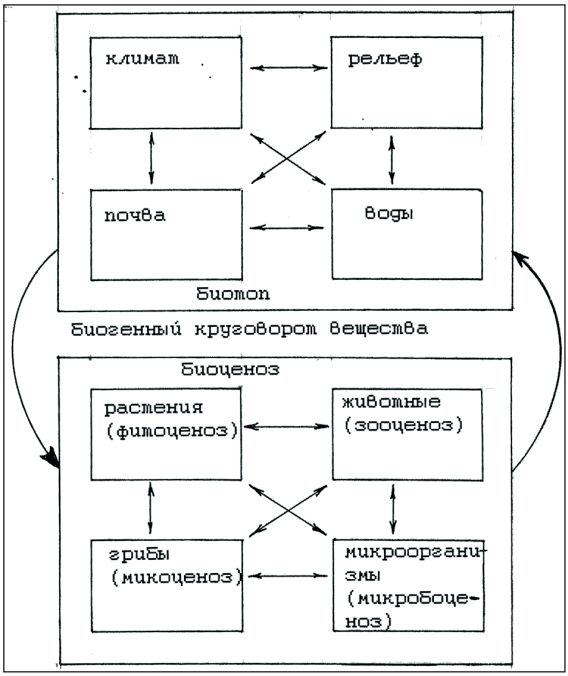

Рис. 40. Строение экосистемы (биогеоценоза)
(по Сукачеву, 1967, с изменениями)

Место каждого вида в экосистеме характеризуется его экологической нишей. Чем больше экологических ниш в какой-либо экосистеме, тем выше степень использования ею ресурсов своего биотопа, тем она богаче видами, тем сложнее в ней пищевые сети, тем разнообразнее пути биологического круговорота веществ и переноса энергии, и тем она устойчивей к внешним и внутренним воздействиям.

Экосистемы образуют сложноподчиненные иерархии, в которых экосистемы меньшего размера объединяются в более крупные (принцип «матрешки»). Все экосистемы Земли в сумме образуют единый живой покров Земли, именуемый биосферой. Биосфера – наибольшая экосистема Земли, в которую объединяются все экосистемы более низких рангов. Биосфера удерживает, накапливает

и переносит энергию Солнца путем обмена веществ между живыми организмами и абиотической средой. При этом поддерживается динамическое равновесие (гомеостаз) между всеми биотическими и абиотическими её составляющими.

Каждая экосистема, как живая «клеточка» биосферы тесно и непрерывно связана с соседними экосистемами, но вместе с тем каждая экосистема в части использования солнечной энергии, формирования почвы, образования специфических биоценотических связей довольно автономна. В этом заключается диалектическое единство прерывности и непрерывности. Непрерывность приводит к созданию единой биосферы Земли, прерывность обусловливает её сложную структуру, наличие иерархий экосистем.

Биосфера разделяется на биогеографические царства – материковые блоки и океаны, характеризующиеся общностью времени и места происхождения, эволюционно сложившейся единой флорой и фауной, резко отличные от других царств. Всего по одной из наиболее распространенных систем классификации выделяется 10 биогеографических царств – 6 континентальных и 4 океанических (рис. 41).

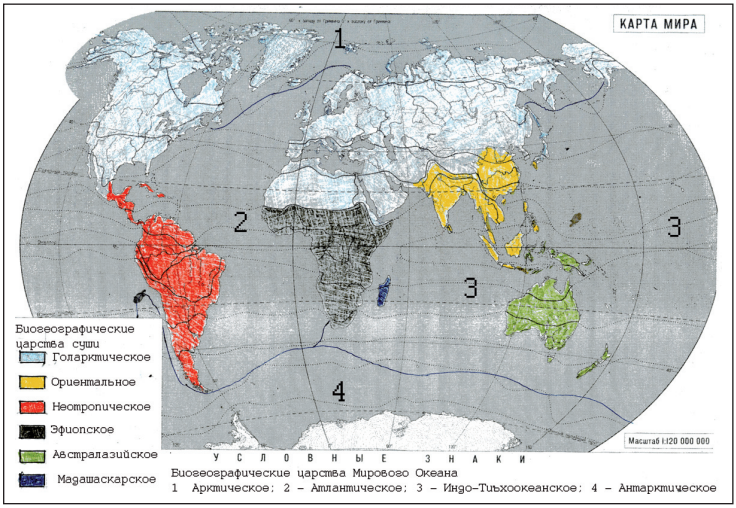

Рис. 41. Биогеографические царства (по Абдурахманову и др., 2009)

Крупные экосистемы, занимающие территории целых ландшафтно-климатических зон или подзон, структура которых определяется макроклиматом, рельефом и почвами соответствующей зоны (подзоны) называются биомами (рис. 42).

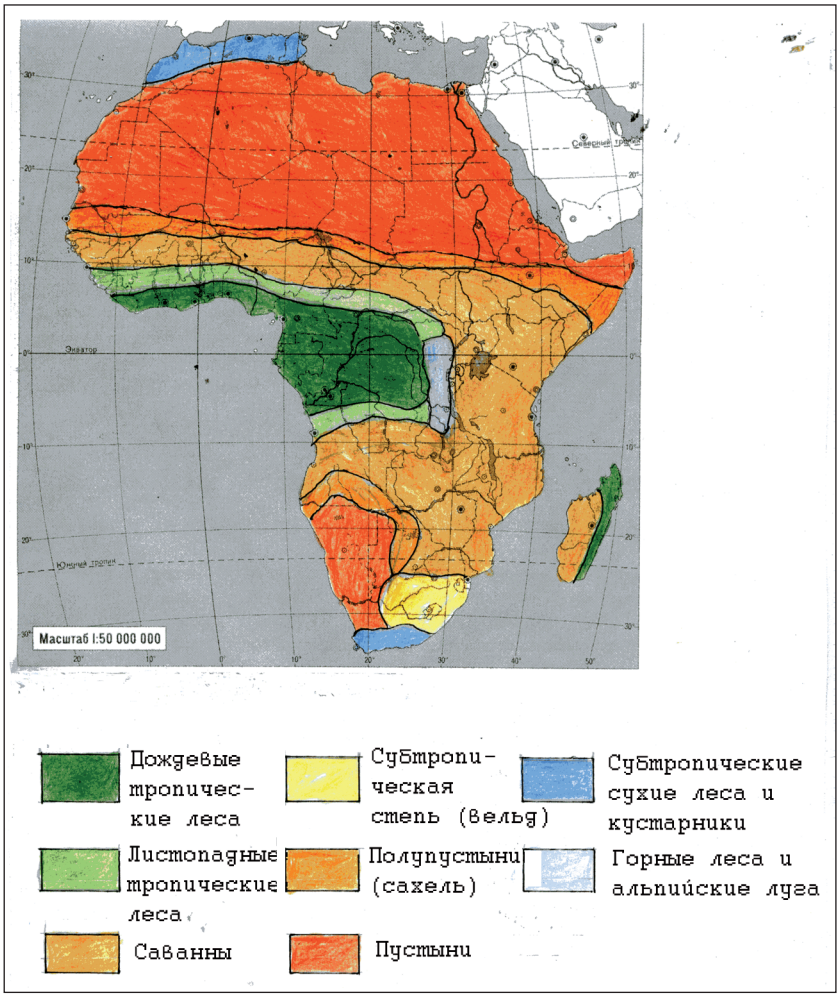

Рис. 42. Биомы на примере Африки (по Одуму, 1975)

По одной из наиболее общепринятых классификаций выделяют 21 биом: 14 на суше и 7 в Мировом Океане. Основными биомами суши считаются тундра, тайга, лиственные леса умеренного пояса, степи, пустыни, дождевые тропические леса и саванны. Переходными биомами являются лесотундра, смешанные леса умеренного пояса, лесостепь, полупустыня, субтропики и листопадные тропические леса. Особо выделяются горные биомы. В Мировом Океане выделяют литораль (приливно-отливную зону), шельф (материковую отмель), батиаль (материковый склон), абиссаль (большие глубины), пелагиаль (открытое море), коралловые рифы и устья крупных рек, включая их зоны выноса.

Несколько сходных биомов составляют биохор. Так, выделяют биохор лесов умеренного пояса (тайга, смешанные и лиственные леса), биохор лесов тропического пояса (дождевые и листопадные тропические леса) и некоторые другие.

В пределах биомов выделяют ассоциации – экосистемы, связанные с отдельными элементами ландшафта, структура которых определяется мезоклиматом и типом почвы соответствующего элемента ландшафта. Так, в биоме лесостепи в Западной Сибири можно выделить естественные ассоциации: осиново-березовые колки, межколочные луга, озера и болота, и искусственные – поля сельхозкультур, искусственно высаженные полезащитные лесополосы, выгоны, огороды, пустоши и др. (рис. 43)

В ассоциациях существует разделение на более мелкие экосистемы по вертикали и по горизонтали. Вертикальные подразделения называются ярусы, а горизонтальные – синузии.

В осиново-березовом колке мы можем выделить следующие ярусы (счет ведется сверху вниз): кроны деревьев, подлесок, кустарниковый ярус, травостой, напочвенный покров и почву (рис. 44). Каждый ярус имеет свои особенности микроклимата и свое характерное население. В кронах гнездятся крупные хищные птицы, в подлеске – дрозды, в кустарниках – мелкие певчие птицы; в травостое обитают многие дневные бабочки, на поверхности почвы – ящерицы, жужелицы, полевки и др., в почве – дождевые черви, личинки некоторых насекомых, микроорганизмы и т. д.

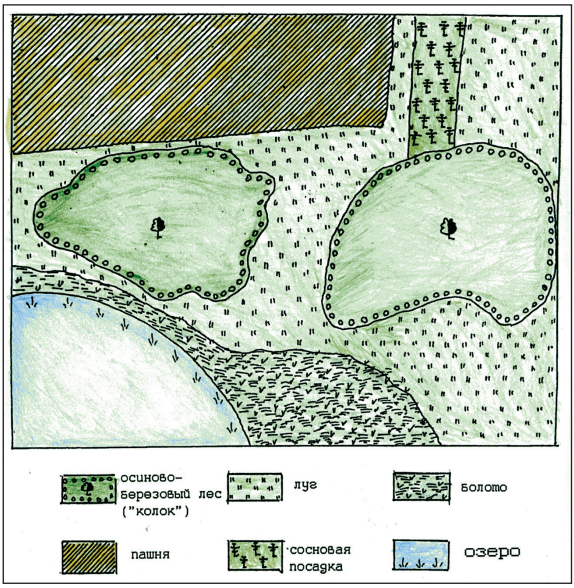

Рис. 43. Ассоциации на примере западно-сибирской лесостепи

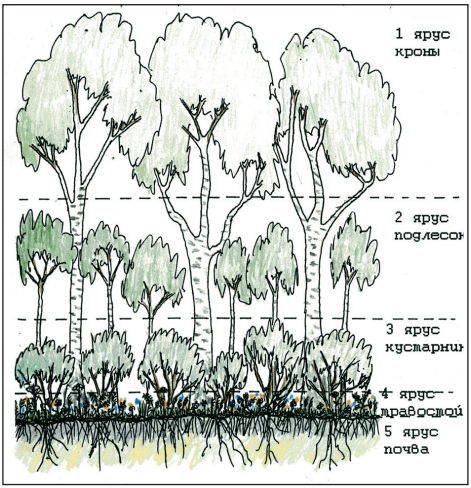

Рис. 44. Ярусное строение березово-осинового колка западно-сибирской лесостепи

Ярусность экосистем наиболее четко выражена в лесах, но она существует и в безлесных сообществах. Так, на межколочном лугу есть ярусы высокотравья, основной травяной ярус, напочвенный покров и почва. В наземных экосистемах нижний ярус всегда почва, в водоемах – придонный слой ила или грунта. Ярусы тесно связаны, изменения в одном из них отражаются на всем сообществе.

Горизонтальное членение ассоциации на синузии, более-менее однородные её части, можно тоже показать на примере осиново-березового колка (рис. 45). В центре колка обычно бывают участки старых деревьев с плотными кронами, под которыми не выражен подлесок и кустарниковый ярус, а травостой часто угнетен. На других участках может быть, наоборот, очень густой подлесок, на опушке часто имеются заросли кустарников, во влажных понижениях развиваются ивняки, небольшие кочкарные болотца. Наконец, в колке может быть и открытая поляна. Все это разные синузии.

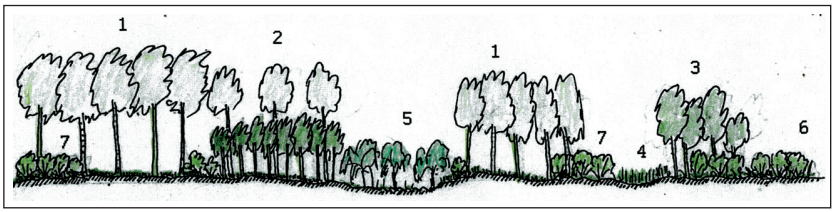

Рис. 45. Синузии березово-осинового колка западно-сибирской лесостепи.
1 – старый лес без подлеска и кустарника; 2 – лес с подлеском; 3 – молодой лес с кустарником; 4 – поляна, 5 – заболоченная низина с ивняком; 6 – опушка, 7 – пятна кустарника

Ярусы и синузии, в свою очередь, разделяются на микробиоценозы (микроэкосистемы): мелкие, более-менее ограниченные сообщества (крона отдельного дерева, куртинки более густой травы среди разреженной, бочажина с остатками талой воды, нора грызуна, дупло и т. п.). В конечном счете все экосистемы более высокого ранга состоят из таких микробиоценозов. Ярусы, синузии, микробиоценозы характеризуются специфическим микроклиматом.

Подразделения от ассоциаций и ниже введены в основном ботаниками, так как именно фитоценозы в силу неподвижности растений имеют более-менее четкие границы, и именно к фитоценозам определенного вида приурочены зоо-, мико- и микробоценозы. Но существуют группы животных, не вписывающиеся в такие подразделения из-за своей величины и подвижности. Полевка может перемещаться в пределах нескольких синузий, заяц – нескольких ассоциаций, а лось – нескольких биомов (из тайги лоси при зимних кочевках часто заходят в лиственные леса и в лесостепь). Грачи гнездятся в колках, а пищу собирают на полях и лугах, зайцы обитают и в колках, и в полях, и на лугах, и т. д. Таким образом осуществляется связь между экосистемами различного иерархического ранга и между экосистемами одного ранга. Виды, регулярно перемещающиеся между экосистемами до уровня ассоциаций, называются трансграничными, а между биомами – трансзональными.

Переход от одной экосистемы к другой того же ранга может быть постепенным, а может быть и очень резким. Бывают и очень большие, и очень мелкие зоны перехода: опушка леса, переход между лесом и лугом имеют ширину несколько метров, а переходный биом между лесом и степью (лесостепь) на территории Омской области имеет ширину порядка 300 км.

Переходная зона между двумя экосистемами одного ранга называется экотон. Примеры экотонов между ассоциациями: уже упомянутая опушка леса, займище (заболоченная полоса вокруг озера); экотоны между двумя основными биомами это упоминавшиеся выше переходные биомы (лесотундра, лесостепь, полупустыня). Население экотона и количественно, и качественно богаче, чем население разделяемых им экосистем. Это явление называется краевым эффектом. На опушке леса встречаются и лесные, и луговые виды растений, насекомых, птиц и т. д. В лесостепи Омской области обитает 54 вида млекопитающих из 72, зарегистрированных в области в целом, в то время как в лесной зоне их 47, а в степной 41.

Сообщества разного ранга взаимно подчинены, а сообщества одного ранга взаимно проникают друг в друга в экотонах. Механизмы этой связи – трансграничные и трансзональные виды.

В отличие от биомов, ассоциаций, ярусов, понятие «биота» не имеет четкого экологического смысла. *Биота* – исторически сложившаяся совокупность живых организмов, обитающая на какой-нибудь крупной территории, как природной, так и административной. Часто термин «биота» употребляют для характеристики группы живых организмов, если не проведен более-менее точный экологический анализ данной совокупности. Поэтому говорят «биота леса», «биота озера», «биота области» и т. д.

Особым проявлением биоценотических связей является консорция – система разнородных организмов, связанных каким-либо одним видом в сообщество. Основу консорции составляет популяция вида автотрофа, которая именуется детерминант (определитель), а все связанные с ним трофическими и топическими связями виды именуются консорты. Консорты, непосредственно связанные с детерминантом, называются консортами первого порядка. С ними могут быть связаны консорты второго и третьего порядка, для которых предыдущий консорт будет уже детерминантом. Так, белка – консорт ели, но детерминат куницы, а куница – консорт белки первого порядка и консорт ели второго порядка. Индивидуальными консорциями именуют население, связанное с одним экземпляром растения; популяционными – население в пределах рассматриваемого пространства, заселенного популяцией того или иного вида-детерминанта (консорция березы); синузиальными – когда детерминантом является группа близких видов (елово-пихтовая консорция).

Стация – участок пространства, характеризующийся совокупностью экологических факторов, необходимых для существования конкретного вида. Следовательно, этот термин применяется лишь в отношении того или иного вида, но не сам по себе. Нельзя сказать «еловый лес – стация», а нужно говорить «еловый лес – стация белки» (или клеста-еловика, *Loxia curvirostra*. или соснового усача, *Monoyamus pistor* и т. д.).

Принцип стациальной верности – свойство вида заселять определенные стации. В разные сезоны вид может заселять разные стации (водяная полевка летом живет в болотах и на озерах, а зимует на плакорных участках). Бывают стации размножения, расселения, переживания, откорма и т. д. У грачей в Западно-Сибир-

ской лесостепи стация размножения – березовый колок, а стации откорма – межколочные поляны и поля сельхозкультур; у лесных мышевидных грызунов стации переживания и размножения – захламленные участки леса, имеющие много укрытий, стации расселения – практически все лесные биоценозы, а в годы массового размножения – и участки за их пределами.

Один и тот же вид в разных частях своего ареала может занимать разные стации (принцип смены стаций Гилярова и Бей-Биенко). Луговой клещ (*Dermacentor reticulatus*) в Омской области на севере своего ареала занимает открытые стации (опушки, поляны), а на юге – закрытые (глубина колков, кустарники), но уровень температуры и влажности в них один и тот же.

Северные влаголюбивые организмы вблизи южных границ ареалов располагаются на северных склонах и в понижениях рельефа, а южные засухоустойчивые вблизи северных границ ареала – на южных склонах и возвышениях рельефа (принцип предварения Алехина).

Смена стаций – один их ведущих факторов эволюции, так как при ней не наблюдается полная аналогия условий в старой и новой стации, что может послужить толчком к формообразованию, вплоть до появления нового вида.

Совокупность экосистем одного ранга, располагающихся соответственно убыванию или увеличению действия какого-либо фактора, образует экологический ряд. Пример экологического ряда: глубина колка – его опушка – влажный луг – сухой луг – пустошь. В этом ряду убывает величина влажности, но возрастает степень освещенности.

Основное свойство любых экосистем – их динамизм. Под влиянием различных факторов происходят изменения в строении экосистем. Они бывают двух родов: обратимые и необратимые.

Обратимые изменения в экосистемах называются флуктуациями (*fluctuation* – колебание). Они связаны с изменениями значений факторов внешней среды различной периодичности. Наиболее характерные примеры флуктуаций – сезонные изменения в экосистемах, связанные с сезонными изменениями температуры, освещенности или количества осадков. Есть и более длительные флуктуации. Так, в таежных лесах четко выражены колебания численности

многих видов животных, связанные с изменениями урожая семян хвойных деревьев, имеющими трех-четырехлетнюю цикличность. Хорошо известны также трех-четырехлетние колебания численности многих тундровых животных, связанные с внутрипопуляционными циклами у леммингов, вызывающими резкие колебания их численности. Имеются флуктуации, связанные с действием циклов электромагнитной активности Солнца, с периодичностью 9–12 лет (цикл Вольфа) и 30–40 лет (цикл Брикнера) В любом случае флуктуации обратимы, и экосистемы возвращаются к прежнему соотношению видов и к прежнему уровню их численности.

Необратимые изменения в экосистемах называются сукцессиями (*successio* – наследовать, идти по следу) (рис. 46). Процесс сукцессии гораздо сложнее, чем процесс флуктуаций. Все сукцессии делятся на первичные и вторичные. Первичные сукцессии – это освоение живыми организмами ранее ненаселенных мест. В настоящее время первичные сукцессии происходят редко, так как незаселенных мест на Земле практически нет. Лишь на недавно образовавшихся вулканических островах, вытаявших из-под ледников моренах, да на песчаных барханах и дюнах при их закреплении растительностью происходят первичные сукцессии.

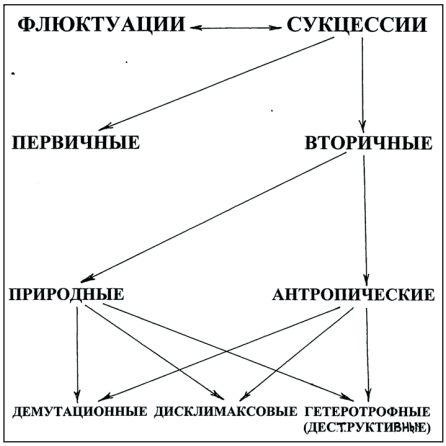

Рис. 46. Классификация динамических изменений в экосистемах (по Дажо, 1975)

Сначала на таких участках появляются пионерные сообщества – лишайники, некоторые травы; из животных – пауки, коллемболы, тихоходки и т. п. В результате их деятельности создается первичный почвенный покров. Затем пионерное сообщество сменяется другим, более богатым видами. Уникальные наблюдения за первичной сукцессией велись в национальном парке Глейшер-Бей (Аляска, США). С 1750 по 2000 г. ледник отошел от берега на 100 км. Первыми на моренах появились мхи и отдельные сосудистые растения с поверхностной корневой системой (дриада, *Dryas sp.*). Затем появились ивы (*Salix sp.*), сначала стелющиеся формы, затем кустарники. Следом появляется ольха (*Alnus fructicosa*), за 50 лет её заросли выросли до 10 м в высоту и были очень плотные. Потом стали появляться единичные осинолистные тополя (*Populus tremuloides*), затем ситхинская ель (*Picea sitchensis*), тсуга (*Tsuga heterophylla*), и в итоге через 200 лет образовался постоянный смешанный лес.

Но самой крупной первичной сукцессией в истории Земли был выход жизни из Мирового Океана на сушу.

Последовательно сменяющие друг друга в процессе сукцессии сообщества называются сериями (*series* – ряд).

Вторичные сукцессии возникают на местах, где какая-либо экосистема уже существовала, но была разрушена в результате природных процессов или в результате деятельности человека. В первом случае мы говорим о природных сукцессиях, во втором – об антропических.

Наиболее наглядным примером вторичной природной сукцессии является заболачивание озера. В процессе седиментации (накопления осадков) озеро постепенно мелеет. При этом прибрежное, все время расширяющееся мелководье быстро зарастает водно-болотной растительностью, эта растительность наступает на зеркало озера, которое все время уменьшается. В итоге озеро сначала превращается в болото, но и болото постепенно обсыхает с берегов, превращаясь сперва в заросли ивняков, а в последствии в лес. Осиново-березовые колки Западно-Сибирской лесостепи в большинстве своем бывшие озера.

Пример вторичной антропической сукцессии – восстановление леса на месте бывшей вырубки или гари (рис. 47). Начальной

серией такой сукцессии является луг с преобладанием однолетних трав, постепенно все увеличивается число видов многолетников, затем появляется поросль кустарников и молодых деревьев светолюбивых видов (береза, осина). По мере того, как деревья растут и под их кронами появляется густая тень, появляются хвойные породы (ель, пихта). Постепенно подрастая, они образуют средневозрастной смешанный лес, а затем восстанавливается полноценный хвойный лес, бывший здесь до вырубки.

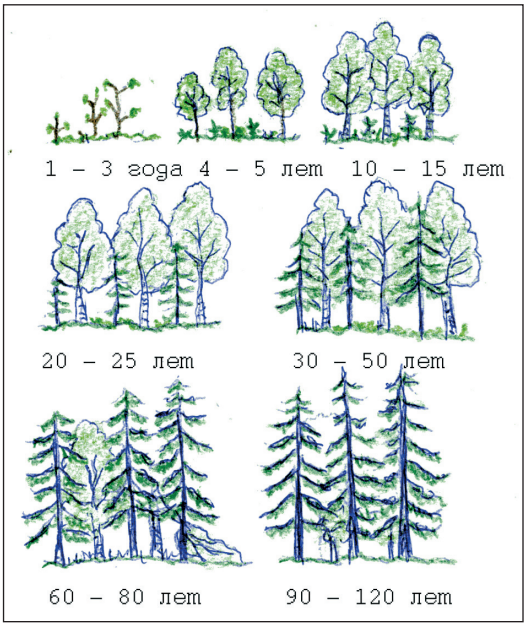

Рис. 47. Демутационная сукцессия: восстановление леса после вырубки (по Новикову, 1979)

В ходе сукцессии каждая последующая серия богаче видами, чем предыдущая. Так, появление деревьев вызывает увеличение числа видов животных, связанных с деревьями трофическими и топическими связями. Сукцессия завершается образованием последней стадии, которая называется климаксовой, или климаксом (*klima* – ступень, лестница; подразумевается верхняя «ступень»

сукцессии). Климаксы существуют неопределенно долгое время, пока их не разрушит человек или природный катаклизм.

Сукцессия данного типа, когда восстанавливается та же экосистема, что была до начала сукцессии, называется демутационной (*mutatio* – изменяться, *de* – частица отрицания). Если же в результате сукцессии появляется другой климакс, не тот, что был до начала сукцессии, как в случае с заболачиванием и дальнейшим зарастанием озера, то такая сукцессия называется дисклимаксовой.

Часто дисклимаксовые сукцессии возникают в результате деятельности человека. Так, во Вьетнаме во время американо-вьетнамской войны американцы выжигали гербицидами дождевые тропические леса, в которых скрывались партизаны-вьетконговцы. На месте уничтоженных тропических лесов поселяется бамбук. Он растет очень быстро, достигая в первый же год высоты 2–3 и более метров. Семена бамбука далеко разлетаются по ветру, разносятся животными и дождевыми потоками. Кроме того, бамбук размножается также и ростовыми почками на корневищах. Если семена деревьев и попадают в плотные бамбуковые заросли, они быстро заглушаются и гибнут на стадии проростка. В результате вместо многовидовой экосистемы тропического леса возникают сравнительно бедные по видовому составу бамбуковые заросли («джунгли»).

Сукцессии могут и не завершаться климаксом. Погибшее дерево или труп животного, разрушаемые редуцентами, проходят последовательно через ряд серий, и в итоге превращаются в неорганические вещества. Такая сукцессия называется деструктивной, или гетеротрофной. При утилизации трупов животных в природе их сначала поедают птицы-некрофаги и млекопитающие: гиены (*Crocuta crocuta, Hyaena hyaena*), шакалы (*Canis aureus, C. mesomelas*), грифы *Gyps sp.*) и др., потом остатки их трапез уничтожают жуки: могильщики и мертвоеды (*Silphidae)*, личинки падальных мух (*Luscinia sp.* и др.) и другие насекомые. Далее в этот процесс вступают представители почвенной биоты – гамазовые, тироглифоидные и другие клещи, многоножки, некоторые насекомые. Заканчивается гетеротрофная сукцессия деятельностью бактерий и грибов, в результате образуются вода, углекислый газ и минеральные соли, исходные продукты для питания автотрофов.

Аналогично идет и утилизация мертвой древесины. Упавшее дерево сначала населено теми же видами ксилофагов, что и живое: личинками жуков усачей (*Cerambycidae*), короедов (*Ipidae*), пилильщиков (*Cimbicidae, Argidae* и др.) и пр., но вскоре запасы питательных веществ в нем истощаются, усиливается деятельность шляпочных грибов: трутовиков (*Coniphora sp.*), опят (*Armillaria sp., Hypholoma sp*.) и пр., и бактерий, и гниющее дерево заселяют личинки жуков златок (*Buprestidae*) и чернотелок (*Tenebrionidae*). Но вскоре и им уже не хватает пищи, и остатки древесины полностью разлагаются бактериями и плесневыми грибами.

Экологическая сукцессия – закономерный, направленный процесс, который можно предвидеть. Он оказывается результатом изменений, вносимых в среду обитания самим сообществом. Продукты жизнедеятельности организмов одной серии изменяют среду так, что она уже не годится для существующей серии, но прекрасно приспособлена для организмов следующей за ней серии.

Климаксовая экосистема, которой заканчивается сукцессия, отличается максимальной величиной биомассы, наибольшим разнообразием видов и наиболее сложными и многосторонними связями между видами, образующими климакс. Она максимально защищена от неблагоприятных внешних влияний, находится в равновесии как с внешней средой, так и внутри себя. Изменения, происходящие в климаксе, носят характер флуктуаций, причем, как правило, с небольшой амплитудой. Такое состояние именуется гомеостазом (*homoios* – равный, *stasis* – состояние).

Наиболее гомеостатичные климаксовые экосистемы на Земле – дождевые тропические леса, коралловые рифы, смешанные и лиственные леса умеренной зоны, реликтовые глубоководные озера (Байкал) и некоторые другие.

Основные свойства экосистем изменяются от серии к серии по направлению к климаксу закономерно при любом типе сукцессии (кроме деструктивных) следующим образом:

1. Первоначально простые линейные пищевые цепи пастбищного типа превращаются в сложные разветвленные пищевые сети, в которых все большую роль начинают играть потребители детрита.

2. Размеры организмов, видовое и биохимическое разнообразие растут, усложняется биологический круговорот.

3. Общая биомасса экосистемы растет, экологические ниши суживаются, но число их увеличивается.

4. Устойчивость экосистемы к внешним воздействиям (гомеостаз) возрастает.

Успехи, достигнутые в рамках функционального подхода к изучению экосистем, определяются прежде всего способностью его дать обобщенную, интегрирующую оценку результатов жизнедеятельности сразу многих отдельных организмов разных видов. Возможно, это благодаря тому, что по своим биохимическим функциям, т. е. по характеру осуществляемых в природе процессов превращения вещества и преобразования энергии, организмы гораздо более однообразны, чем по своему строению (морфологии). Так, все высшие растения потребляют воду, углекислый газ, сходный набор биогенных элементов (азот, фосфор, серу, калий и др.) и все они используют солнечную энергию; в ходе фотосинтеза образуются близкие по составу органические вещества и выделяется кислород.

Таким образом, экосистема – комплекс физико-химико-биологических процессов, протекающих в пределах некоторой пространственно-временной единицы любого ранга, сложная природная система, форма единства организма и окружающей среды, которую они в значительной степени преобразуют для своих нужд. Организмы, составляющие экосистему, находятся в диалектическом единстве, составляют непрерывный комплекс, в котором нет «полезных» и «вредных» видов, все виды взаимосвязаны и взаимозависимы. Такая же связь существует и между живыми и неживыми компонентами экосистемы. «Лишние» вода, энергия, химические вещества так же нежелательны для экосистемы, как и «посторонние» животные и растения.

Историю развития жизни на Земле можно представить себе, как все более усложняющиеся формы круговорота веществ и переноса энергии, на базе которых и возникали различные, все более усложняющиеся экосистемы. Механизмами осуществления круговорота веществ и переноса энергии становились взаимоотношения организмов внутри экосистемы.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ.

1. Дайте определения биоценоза, биотопа, экосистемы.
2. Что такое иерархия экосистем?
3. Дайте определения биома, ассоциации, яруса, синузии, микробиоценоза.
4. Что такое экотон? В чем сущность краевого эффекта?
5. Что такое флуктуации?
6. Дайте определение сукцессии и назовите основные виды сукцессий.
7. Что такое климаксовая экосистема и в чем сущность гомеостаза?
8. Каковы основные законы развития сукцессий?

ГЛАВА 7
Энергетика экосистем. Принципы преобразования энергии в живых организмах и системах. Затраты энергии. Валовая и чистая продуктивность. Энергетическая эффективность. Скорость переноса энергии. Зрелость экосистем. Законы энергетики экосистем

Энергию определяют как способность совершать работу во время изменения своего состояния. Это единая мера различных форм движения материи. Свойства энергии определяются законом сохранения энергии и двумя законами термодинамики.

Закон сохранения энергии: энергия может переходить из одной формы в другую, но не создается заново и не исчезает.

Первое начало термодинамики: количество теплоты, полученной системой, затрачивается на изменение её внутренней энергии и выполнение работы над окружающими телами.

Второе начало термодинамики: процессы, связанные с превращениями энергии, могут происходить самопроизвольно только при одном условии: энергия переходит из концентрированной формы в рассеянную.

Согласно второму началу термодинамики, тепловая энергия от более теплого предмета переходит к более холодному, но никогда – в обратном направлении. Поскольку при любых преобразованиях энергии часть её превращается в тепло, которое рассеивается в окружающем пространстве, эффективность самопроизвольного преобразования кинетической энергии (например, энергии солнечного света) в потенциальную (например, в энергию химических соединений в протоплазме) всегда меньше 100 %.

Поэтому важнейшее следствие из второго начала термодинамики – в результате всех преобразований энергии в замкнутой системе энтропия (мера внутренней неупорядоченности системы) всегда возрастает.

Важнейшая термодинамическая характеристика организмов, экосистем и биосферы в целом – способность создавать и поддерживать высокую степень внутренней упорядоченности, т. е. состояние с низкой энтропией, за счет преобразования легко ис-

пользуемой энергии (например, света) в энергию, используемую с трудом (тепловую).

Для этого необходим постоянный приток энергии извне (т. е. система должна быть открытой). В условиях биосферы Земли это энергия Солнца, приходящая на Землю в количестве 5×10^{20} ккал ($20{,}95\times10^{20}$ кДж) в год, или 1,96 кал (8,21 кДж/см^2 в минуту). Она усваивается растениями в процессе фотосинтеза в количестве 674 ккал (2824 кДж) /моль. Создавая из простых неорганических веществ со слабо энергетически нагруженными химическими связями сложные органические вещества с богатыми энергией химическими связями, автотрофы не только снабжают себя необходимой химической энергией, но и создают запас, который используется на следующих трофических уровнях.

Все разнообразие проявлений жизни – рост, размножение, синтез сложных органических веществ – сопровождается превращениями энергии. Без этих превращений, сопровождающих данные процессы, не было бы жизни. Соотношение между продуцентами и консументами, жертвами и хищниками, паразитами и хозяевами, изменения численности, видового состава в каждой экосистеме и т. д., и т. п. управляется теми же законами физики и химии, которые правят и неживыми системами (движение планет, перемещения масс воздуха и воды, действие созданных человеком машин и механизмов и многое другое).

Основные единицы энергии, используемые в экологии, следующие:

1. Джоуль (Дж) – производная единица системы SI. Количество энергии, необходимое для производства работы в 1 кг/м^2/сек^2.

2. Калория (кал.) – внесистемная, но часто используемая единица. Количество энергии, необходимое для нагревания 1 г воды на 1 °С (точнее – от 15 до 16 °С).

Чаще используются единицы килоджоуль (кДж), равная 1 тыс. Дж, и килокалория (ккал), равная 1 тыс. калорий.

Лэнгли (л) – единица потока энергии, равная 1 кал/см^2. Поток солнечной энергии на Землю составляет 1,96 л/мин.

Для перевода калорий в джоули надо величину в калориях умножить на 4,19, для перевода джоулей в калории надо величи-

ну в джоулях разделить на 4,19 (при упрощенных расчетах можно умножать и делить на 4).

Попадающая на Землю энергия солнечного света в основном превращается в тепловую, наибольшая её часть рассеивается в атмосфере, гидросфере и литосфере, также заметная часть уходит обратно в космическое пространство. Лишь ничтожная часть её (0,02 %) поглощается зелеными растениями, далее по пищевым цепям усваивается и на более высоких трофических уровнях. На каждом переходе с одного уровня на другой большая часть энергии переходит в тепло и рассеивается в воде или в воздухе.

Любая естественная система с проходящим через неё потоком энергии, будь то биосфера или какая-нибудь небольшая экосистема, склонна развиваться в сторону устойчивого состояния, в ней вырабатываются механизмы саморегуляции. В случае кратковременного воздействия на эту систему извне, эти механизмы обеспечивают возврат к стабильности. Когда устойчивое состояние достигнуто, перенос энергии идет обычно в одном направлении и с постоянной скоростью.

Затраты энергии на поддержание жизнедеятельности как в любой экосистеме, так и в отдельном организме определяются *соотношением Шредингера*. Это отношение затрат на поддержание жизнедеятельности или, что то же самое, отношение общего дыхания к биомассе: R/B; где R – дыхание, B – биомасса, выраженные в калориях или в джоулях. Чем больше структурные единицы, из которых состоит биомасса, тем относительно меньше затрат на её содержание. Затраты на существование одного дерева меньше, чем на содержание равного ему по массе скопления одноклеточных водорослей. Здесь некоторая аналогия с правилом Бергмана: одно дерево имеет меньшую поверхность, чем водоросли, поэтому происходит меньшая потеря энергии в виде тепла. При этом, чтобы возместить потерю энергии, дыхание усиливается и соотношение R/B растет. Теоретически оно может достигнуть единицы, а при превышении единицы система разрушится.

Для перевода биомассы из единиц массы в единицы энергии необходимо знать энергетическую ценность основных органических веществ и суммарное энергетическое содержание для различных групп организмов.

Энергетическая ценность основных компонентов пищи следующая: углеводы содержат 4 ккал на 1 г сухого веса; белки – 4,5–4,8 ккал; жиры – 9,2 ккал. Зная удельное содержание этих веществ в различных тканях живых существ, можно подсчитать, что наземные растения содержат 4,5 ккал на 1 г сухого веса, семена растений – 5,3 ккал, водоросли – до 5 ккал, большинство беспозвоночных – 3 ккал, насекомые – 5,4 ккал, позвоночные – 5,6 ккал.

Среднесуточная потребность в пище составляет у человека и крупных млекопитающих 40 ккал на 1 кг живого веса, у насекомых 500 ккал, у птиц и мелких млекопитающих 1000 ккал.

Для того чтобы жить, каждый организм должен получить и истратить определенное количество энергии. Она высвобождается при окислении сложных органических веществ (дыхание). Тканевое дыхание – процесс окисления органических веществ в клетках тканей; поглощение кислорода из внешней среды и выделение углекислого газа (внешнее дыхание, газообмен) – внешнее выражение этого процесса. Дыхание как бы «откачивает» энтропию из организма (сообщества).

Дыхание с участием кислорода называется аэробным, без кислорода – анаэробным. При дыхании обоих типов окисляются углеводы, жиры, в меньшей степени белки, а выделяющаяся при этом энергия накапливается в молекулах аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) в количестве 30,6 кДж/моль АТФ. Отдавая одну фосфорильную группу (H_3P –), АТФ превращается в аденозиндифосфорную кислоту (АДФ). При этом выделяются те же 30,6 кДж/моль, а АДФ, присоединяя фосфорильную группу, снова превращается в АТФ и снова запасает 30,6 кдж/моль. Этот механизм фиксации и расходования энергии един у всех живых существ, от микроорганизмов до высших растений и высших животных, включая человека. Это важнейшее доказательство физико-химического единства всего органического мира, единства его происхождения.

При фотосинтезе при участии пигмента хлорофилла из углекислого газа, воды и минеральных веществ синтезируется органическое вещество, при этом в его химических связях накапливается солнечная энергия:

$$6CO_2 + H_2O \leftrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

При аэробном дыхании реакция идет в обратном направлении.

Полученное органическое вещество удерживает 674 ккал/моль (2824 кДж/моль), при этом «нагружается» 38 молей АТФ. Следовательно, КПД аэробного дыхания (38 × 30,6) : 2824 = 41,2 %.

При анаэробном дыхании (спиртовое брожение) свободный кислород не выделяется:

$$C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_5OH + 2CO_2$$

При этом свободная энергия выделяется в количестве 210 кДж/моль и «нагружается» 2 моля АТФ. КПД анаэробного дыхания в данном случае (2 × 30,6) : 210 = 29,1 %.

Накопление молочной кислоты в мышцах вызывает усталость, а при отдыхе она удаляется из мышц и в печени превращается в пировиноградную кислоту (молочнокислое брожение). При этом выделяется свободная энергия в количестве 150 кДж/моль, и «нагружается» 2 моля АТФ.

$$CH_3CHOHCOOH = CH_3COCOOH + H_2$$

КПД анаэробного дыхания в этом случае (2 × 30,6) : 150 = 0,8 %. Для сравнения: КПД бензинового двигателя 25–39 %, парового – 8–12 %.

Количество свободной энергии, выделяемой при анаэробном дыхании, меньше, чем при аэробном. Это происходит из-за того, что значительная часть энергии остается «закрытой» в молекулах спирта или молочной кислоты. Энергия спирта далее живыми существами не извлекается (но спирт может гореть). Энергия из молочной кислоты может быть извлечена, так как пировиноградная кислота в присутствии кислорода окисляется до углекислого газа и воды, в результате чего идет дальнейшая «нагрузка» молекул АТФ.

$$CH_3COCOOH + 7O_2 = 5CO_2 + 4H_2O.$$

Полученная организмом энергия расходуется на четыре группы потребностей:

1. На основной обмен (поддержание жизнедеятельности).
2. На передвижение (затраты активности).
3. На рост и развитие.
4. На формирование элементов размножения (яйцеклетки, сперматозоиды, эмбрионы, семена, споры и т. п.).

Первые три вида расходов являются затратами на самосохранение, четвертый – затраты на сохранение вида. В итоге вся эта энергия расходуется в виде дыхания. Если организм получает больше энергии, чем требуется на эти расходы, излишек её запасается в виде запасных питательных веществ: у растений это в основном углеводы (крахмал), в меньшей степени жиры, а у животных в основном жиры, в меньшей степени углеводы (гликоген и некоторые другие).

Количество вещества, произведенное живым организмом или экосистемой в течение определенного времени (обычно года) зависит от трофического уровня и называется *валовой продукцией* (P). Разница между валовой продукцией и дыханием (R) называется *чистой продукцией* (P_0).

$$P - R = P_0$$

Продуктивность организма зависит от трофического уровня, на котором он находится. Продуктивность экосистемы зависит от разнообразия видового состава, сложности строения, возраста и многих других факторов.

Автотрофы используют солнечную энергию, усваивая небольшую её часть, и за счет неё создают валовую продукцию первого трофического уровня. Произведенное на нем вещество, за вычетом потраченного на дыхание самих автотрофов, называется чистой первичной продукцией первого трофического уровня. Лишь небольшая часть этой продукции потребляется на втором трофическом уровне консументами 1-го порядка. Большая же часть этой

продукции не используется, и после смерти организма перерабатывается редуцентами. Консументы 2-го порядка образуют третий трофический уровень, консументы 3-го порядка – четвертый и т. д.

Поток энергии, проходящий через различные трофические уровни, можно представить следующим образом (рис. 48).

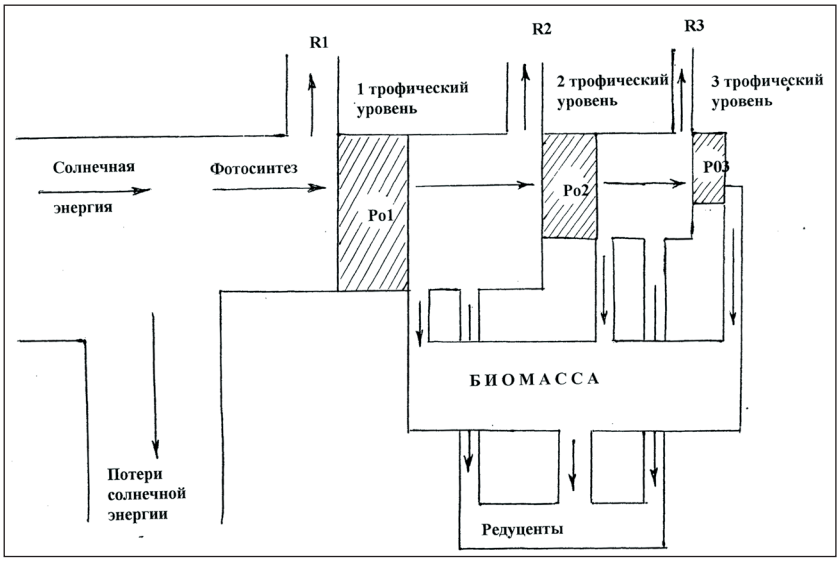

Рис. 48. Преобразования энергии в экосистемах (по Дажо, 1975, с изменениями)

Продуценты используют солнечную энергию, небольшая часть которой связывается при помощи хлорофилла, а остальная часть не используется. Поглощенные лучи частично рассеиваются в форме тепла, а их остаток идет на синтез первичной валовой продукции. Значительная часть её расходуется на дыхание самими продуцентами, а остаток переходит на 2-й трофический уровень.

Часть чистой продукции 1-го уровня служит пищей консументам 1-го порядка (фитофагам), которые получают с ней определенное количество энергии, а остальная часть первичной валовой продукции не используется и, прежде чем стать добычей реду-

центов, накапливается в биомассе растений. За вычетом энергии, потраченной на дыхание фитофагами, и энергии, накопленной в выделениях организмов, остается чистая продукция 2-го трофического уровня, которая используется консументами 2-го порядка (хищниками), и т. д.

Поток энергии, пересекающий каждый трофический уровень, равен всей энергией, ассимилированной данным уровнем, т. е. сумме первичной продуктивности и затратам на дыхание, и энергии, заключенной в отмершей органике (детрите, экскретах и пр.).

Отношение потребления продукции (ассимиляции) на каждом трофическом уровне по отношению к предыдущему называется экологической эффективностью.

Эффективность 1-го трофического уровня определяется количеством солнечной энергии, освоенной на нем растениями. Из полученных растениями 1000 ккал солнечной энергии в среднем фиксируется 10 ккал, а остальные 990 ккал рассеиваются в окружающей среде. Таким образом, экологическая эффективность фотосинтеза в среднем 1 %.

Реально зеленые растения используют от 0,5 до 5 % падающей на их поверхность солнечной энергии: в тропических лесах 1–3 %, в лесах умеренного пояса 0,6–1,2 %, в посевах сельхозкультур – до 1 %, у морских водорослей 3–5 %. Есть исключение – водоросль хлорелла. Некоторые её расы имеют экологическую эффективность до 30 %.

При дыхании растений разрушается 80–90 % синтезированных ими питательных веществ, т. е. экологическая эффективность фотосинтеза в итоге равна 0,1–0,5 %. Растительноядные животные при образовании своей биомассы используют в среднем 1 % энергии, содержащейся в поедаемых ими растениях (исключение – домашняя свинья, её экологическая эффективность достигает 20 %). Экологическая эффективность хищников достигает 10 %, сверхищников и паразитов – 20 %.

Нетрудно подсчитать, что 1 млн ккал солнечной энергии дает 1000 ккал в тканях растений, 10 ккал в тканях фитофагов, 1 ккал в тканях хищников и 0,2 ккал в тканях сверххищников и паразитов. Следовательно, до верхних трофических уровней доходит очень мало энергии, и они представлены или крупными сверххищника-

ми (которых очень мало), или многочисленными, но очень мелкими паразитами (в основном бактериями и вирусами). Биомасса верхнего трофического уровня в любом случае крайне мала.

В XVII в. английский писатель-сатирик Джонатан Свифт, осмеивая повальное увлечение «высшего общества» того времени микроскопией, писал в одной из своих эпиграмм:

Натуралистами открыты
У паразитов паразиты,
И произвел переполох
Тот факт, что блохи есть у блох.
Нам обнаружил микроскоп,
Что на клопе бывает клоп,
Питающийся паразитом,
На нем – другой, – ad infinitum.

Но ad infinitum (до бесконечности) не получается: этому препятствуют колоссальные потери энергии при переходе от одного трофического уровня к другому. Поэтому в пищевых цепях бывает не более 4–5 (очень редко 6) звеньев.

Первичная продуктивность сообществ Земли характеризуется как абсолютными цифрами, так и относительными показателями. Один из них это коэффициент К – отношение логарифма ежегодной продукции к логарифму моментальной биомассы живого вещества (lg P/lg B; табл. 2).

Таблица 2

Значение коэффициента К для различных экосистем Земли

№ п/п	*Экосистема*	*Значение К*
1	Тайга	0,54–0,55
2	Лиственные леса	0,59–0,62
3	Субтропические леса	0,66
4	Дождевые тропические леса	0,68
5	Травянистые сообщества	0,83–0,95
6	Палеозойские и мезозойские леса из споровых и голосеменных растений	Менее 0,5

Абсолютная продукция различных экосистем Земли выражается на первый взгляд низкими цифрами (табл. 3).

Таблица 3

Первичная продукция основных экосистем Земли (по П. Дювиньо, М. Танг, 1968; Ю. Одум, 1975)

Тип экосистем	*Продукция, г/м² в сутки*
Открытое море, пустыня	0,1
Степи, глубокие озера, высокогорные и таежные леса, прибрежные воды морей, некоторые сельхозугодья	1–3
Леса умеренного пояса, мелкие озера, большинство сельхозугодий	3–10
Устья тропических рек, коралловые рифы, мангры, дождевые тропические леса, некоторые сельхозугодья	10–20
Вся суша в среднем	**0,4**
Мировой Океан в среднем	**0,15**

Но если мы перемножим эти скромные цифры на площади, занятые теми или иными экосистемами, и возьмем их значения за год, получаются совсем иные цифры (табл. 4). Цифры этих таблиц весьма приблизительны, но все равно показывают, что из всей суммы солнечной энергии, полученной Землей за год, биосфера использует ничтожную часть (0,05 %).

Большую роль играет не только количество произведенной энергии, но и скорость её переноса в различных сообществах. Среднее время переноса энергии в живых организмах и экосистемах равно отношению биомассы к чистой продукции ($T_n = B/P_0$; табл. 5).

Такова энергетика первого трофического уровня. Биомасса наземных животных составляет менее 1 % от биомассы наземной растительности, 90 – 95 % её составляют беспозвоночные, в основном насекомые. Отношение биомассы растений к биомассе растительноядных животных от 100 : 1 в степях и пустынях до 10 000 : 1 в лесах. Отношение биомассы фитофагов к биомассе хищников во всех наземных экосистемах примерно 100 : 1.

Таблица 4

Годичная продуктивность биосферы и её частей (по П. Дювиньо, М. Танг, 1968; Ю. Одум, 1975)

Экосистема	*Получают от Солнца энергию, ккал*	*Площадь (млн км² и % к площади суши)*	*Производят в год органики, млрд т*	*Содержание энергии в органике, ккал*
Леса	$0{,}39\times10^{20}$	40,7 28 %	20,4	$8{,}2\times10^{16}$
Тундры, степи, саванны	$0{,}24\times10^{20}$	25,7 17 %	3,8	$1{,}5\times10^{16}$
Пустыни, ледники, высокогорья, Антарктида	$0{,}63\times10^{20}$	67,6 45 %	1,1	$0{,}5\times10^{16}$
Сельхозугодья	$0{,}14\times10^{20}$	14,0 10 %	5,6	$2{,}3\times10^{16}$
Итого суша	$1{,}4\times10^{20}$	149 100 %	30,9	$12{,}5\times10^{16}$
Мировой Океан	$3{,}6\times10^{20}$	363	30,0	$12{,}0\times10^{16}$
Биосфера в целом	$\mathbf{5{,}0\times10^{20}}$	**511**	**60,9**	$\mathbf{24{,}5\times10^{16}}$

Таблица 5

Время переноса энергии в экосистемах (по Р. Дажо, 1975)

Экосистема	*Биомасса, кг/м²*	*Чистая первичная продукция, кг/м² в год*	*Время переноса*
Тропический дождевой лес	80,63	3,26	24,7 года
Смешанный лес умеренного пояса	50,06	0,88	56,9 года
Тайга	33,32	0,63	52,9 года
Степи умеренного пояса	25,32	0,79	32 года
Пустыни	1,52	0,11	13,8 года
Болота	2,5	0,16	16,6 года
Пресноводные водоемы	0,02	0,5	14,6 дня
Коралловые рифы	2,0	2,0	1 год
Открытый океан	0,003	0,125	8,8 дня

Как пример, рассмотрим состав биомассы на 1 га среднеевропейского смешанного леса (рис. 49). Биомасса древесной и кустарниковой растительности 274 т, биомасса травы 1 т. Биомасса млекопитающих 7 кг (2 кг крупных и 5 кг мелких), птиц 1,3 кг, амфибий и рептилий 2 кг, насекомых 250 кг, прочих беспозвоночных 30 кг. Биомасса почвенной биоты 17,5 т (в том числе дождевых червей 0,6 т).

Рис. 49. Структура биоты среднеевропейского смешанного леса (по Р. Дажо, 1975, с изменениями)

На уровне почвенных организмов важна не продуктивность, а скорость разложения органики и её возвращения в биогенный круговорот. Эта скорость резко различается в различных климатических зонах. Повышение температуры и влажности повышает скорость «работы» редуцентов. Так, в тайге одна еловая хвоинка

разлагается за 7 лет, в лиственных лесах дубовый лист – за 1 год, а в тропическом лесу лист пальмы – за 1 месяц.

В умеренном климате на 1 га почвы приходится 115 т органики, причем 1,15 т (1,0 %) составляют почвенные животные, 5,18 т (4,5 %) микроорганизмы, 11,5 т (10 %) живые корни растений и грибница и 97,18 т (84,5 %) мертвая органика на всех стадиях разложения, включая гумус (рис. 50).

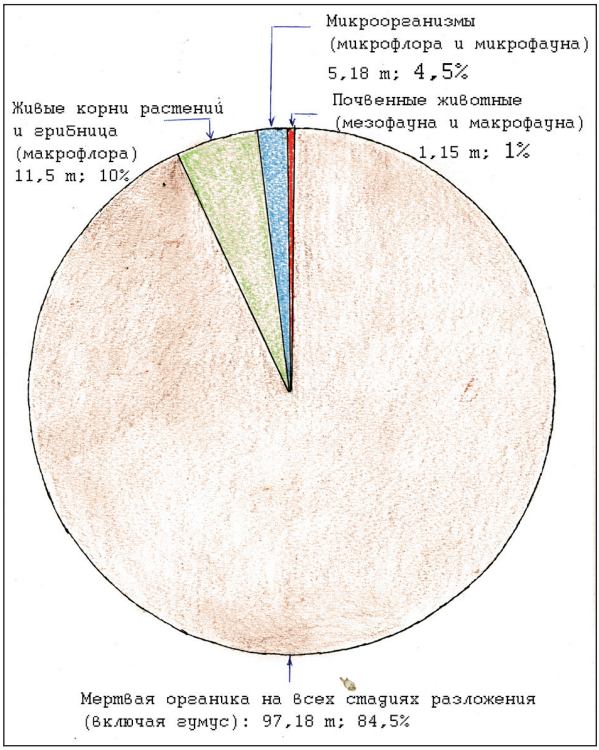

Рис. 50. Структура органического компонента в почвах смешанного леса (по Р. Дажо, 1975, с изменениями)

Оценку времени переноса энергии в подстилке можно определить, разделив массу подстилки (кг/м^2) на скорость распада (кг/м^2 в год). В дождевых тропических лесах это время составляет

3 месяца, в листопадных тропических лесах и саваннах – до 2 лет, в субтропических лесах – до 4–16 лет, в смешанных и лиственных лесах – до 50 лет, в тайге – до 90–100 лет.

Общий запас опада и индекс скорости его разложения составляет в тундре 44 т/га (50 лет), в тайге 14 т/га (10–17 лет), в широколиственных лесах 14 т/га (3–4 года), в степях 3 т/га (2 года), в саваннах 3 т/га (1 год), в тропических лесах 3 т/га (0,1 года).

В экосистемах Мирового Океана соотношение продуцентов и консументов совсем иное. Масса растений составляет всего лишь 20 % от всей биомассы, а 80 % приходится на животных. Как будто бы происходит нарушение правила Семпера (масса пищи должна превышать массу потребителя). Но дело в том, что основная масса растений в океане – одноклеточные водоросли, которые очень быстро размножаются. Происходит, как сказали бы экономисты, «быстрый оборот капитала». Поэтому, хотя биомасса морских организмов на единицу площади в 400 раз меньше, чем на суше, биомасса океана в абсолютных цифрах лишь на 1 % меньше, чем на суше, а на единицу площади в 2,4 раза меньше (так как площадь суши в 2,4 раза меньше площади океана).

В наземных экосистемах преобладают пастбищные пищевые цепи, а в океанских (морских) – детритные. В наземных экосистемах круговорот питательных веществ происходит в почве, а в морских – в воде. Таким образом, наряду с общими принципами организации всех экосистем, выделяются специфические особенности, свойственные сухопутным и морским экосистемам в отдельности.

Зрелость экосистемы определяется уровнем её организованности. К наиболее зрелым относятся сложные, высокоорганизованные экосистемы, имеющие самое низкое соотношение между первичной продукцией и биомассой. Так, наиболее зрелые экосистемы суши, леса, заключают в себе 84 % всей сухопутной биомассы, но дают всего лишь 40 % чистой продукции. В морских экосистемах наименее зрелой является экосистема прибрежного планктона, далее следуют океанический планктон, глубоководный планктон, бентос на рыхлом субстрате, бентос на твердом субстрате, коралловый риф.

Из сухопутных экосистем наименее зрелой является тундра, затем следуют тайга, степь, саванна, лиственные и смешанные леса умеренного пояса, тропические леса. Наиболее зрелой из всех экосистем суши является почва, а из почв – черноземы.

При сукцессиях любого типа происходят сходные преобразования энергии.

1. Отношение валовой продукции сообществ и затраты на дыхание превышают единицу в молодых экосистемах и стремятся к единице в климаксовых биоценозах.

2. Отношение валовой продукции к общей биомассе от серии к серии по направлению к климаксу снижается.

3. Отношение биомассы к потоку энергии, проходящей через экосистему, от серии к серии по направлению к климаксу увеличивается.

Иными словами, количество произведенной продукции в климаксовой экосистеме примерно равно количеству потребляемой: климакс «работает сам на себя». Наоборот, в молодых экосистемах сравнительно небольшая биомасса производит относительно большее количество продукции. Экосистемы с низкой степенью зрелости можно эксплуатировать сильнее, чем зрелые экосистемы, причем, эксплуатация всегда вызывает изменения, эквивалентные уменьшению степени зрелости.

Искусственные экосистемы (агроценозы) имеют низкую степень зрелости, поэтому продуктивность их высока, и большая часть сельскохозяйственных культур – однолетнние растения. Человек, убирая однолетники и снова высевая их, ежегодно возвращает экосистему агроценоза на самый ранний, наиболее высокопродуктивный уровень, искусственно снижая её зрелость.

Из примерно 3000 сельскохозяйственных культур 19 ежегодно дают почти половину (48 %) всего мирового урожая. Это сахарный тростник (*Saccharum sp.*), пшеница (*Triticum sp.*), рис (*Oriza sp.*), кукуруза (*Zea mays*), картофель (*Solanum tuberosum*), ячмень (*Hordeum sp.*), маниок (*Manichot esculentum*), сахарная свекла (*Beta vulgaris*), батат (*Ipomea batatas*), овес (*Avena sativa*), томаты (*Lycopersicum esculentum*), цитрусовые (*Citrus sp.*), бананы (*Musa sp.*), сорго (*Sorgum sp.*), просо (*Panicum sp.*), виноград (*Vitis vinifera*),

хлопок (*Glossipium sp.*), соя (*Glycine max*) и рожь (*Secale cereale*). Из них только три культуры (цитрусовые, бананы и виноград) являются многолетними растениями, да ещё сахарная свекла – двухлетнее растение, и маниок – многолетнее, но их корнеплоды, употребляемые в пищу, получают в первый год после высадки, и лишь небольшая часть, оставляемая на семена, выращивается далее. Следовательно, человек издавна понял экологическую суть преимущества, которое дает выращивание однолетних культур.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ.

1. Сформулируйте первое и второе начала термодинамики.
2. В чем суть цикла аденозинфосфорных кислот (АДФ и АТФ)?
3. Какова величина солнечной постоянной?
4. Что такое валовая и чистая продукция?
5. На какие четыре группы потребностей расходуется получаемая организмом энергия?
6. Что такое экологическая эффективность и каковы её значения для разных трофических уровней?
7. Как рассчитывается время переноса энергии в подстилке?
8. Каково соотношение продуцентов и консументов в наземных и морских экосистемах?
9. Каковы основные законы преобразования энергии в экосистемах?

ГЛАВА 8
Закономерности функционирования и саморегуляции сообществ. Понятие о биоразнообразии. Закономерности структуры сообществ. Взаимосвязи видов внутри сообщества. Экологическое дублирование. Регуляция сообществ. Сложность и устойчивость сообществ. Жизненные формы

Любая экосистема характеризуется определенным набором признаков, отличающих её от других экосистем. В то же время большинству экосистем присущи общие закономерности их существования. Одной из таких общих черт, характерных для всех экосистем, является их видовое разнообразие.

В первом приближении под разнообразием видов обычно понимают общее количество видов в сравниваемых местообитаниях: сообщество с большим количеством видов считают более разнообразным. В данном контексте выделяют *три уровня биологического разнообразия:*

• α-разнообразие: разнообразие, выражающееся числом видов организмов (животных, растений, грибов, микроорганизмов) на единицу площади в стандартной выборке внутри одного сообщества или местообитания (локальный уровень);

• β-разнообразие: разнообразие видов в сообществе по градиентам факторов среды в пределах ландшафта (ландшафтный уровень).

• γ-разнообразие: разнообразие видов в пределах крупных регионов (биомов, биохоров, биогеографических областей, подобластей и провинций) в соответствии с дифференциацией условий по градиентам широтному, высотному и градиенту «океан – суша» (макроуровень).

Однако современное представление о видовом разнообразии сложнее. Оно включает в себя два понятия: видовое богатство и выровненность сообщества (см. гл. 6).

Видовое богатство выражается общим числом видов (в пределах данного таксона, в данном сообществе и т. д.). *Выровненность* же подразумевает соотношение количества особей каждого вида,

изучаемого в данной совокупности. Выровненным сообществом считается такое, в котором численность каждого входящего в его состав вида примерно одинакова (или по крайней мере находится в сравнимых пределах). Если в сообществе находится только один вид, выровненность будет равна нулю, если в сообществе каждый вид представлен одной особью, выровненность будет равна единице.

Между биологическим разнообразием разных трофических уровней существует зависимость: «разнообразие порождает разнообразие». При увеличении видового разнообразия на первом трофическом уровне оно растет и на втором, за вторым – на третьем и т. д.

От упорядоченности системы зависит её четкая работа. Поэтому организация структуры биоценозов строго определена и не случайна, особенности её определяются внешними условиями существования, а также обилием и распределением ресурсов внутри системы. Разделение пространства и функций между видами в экосистеме обусловлено существованием экологических ниш.

Общее число видов, входящих в состав сообщества, относительно постоянно и предсказуемо. Виды подобраны не случайным образом. Популяции каждого вида, входящего в состав сообщества, выполняют строго определенные функции, связанные с общим переносом энергии и вещества в экосистеме. От эффективности распределения этих потоков зависит устойчивость сообщества в целом. Видовое разнообразие в сообществе определяется общим пространством экологических ниш, их специализацией и перекрыванием.

Популяции разных видов, входящих в состав сообщества, связаны между собой потоками вещества, энергии и информации. Эти связи должны быть достаточно жесткими, что обусловлено необходимостью поддержания целостности и равновесия экосистемы. Такого рода тесные взаимодействия между разными видами при постоянном совместном обитании зачастую приводят к коэволюции, т. е. появлению новых генетически закрепленных признаков приспособления друг к другу (о структуре биоценозов см. главу 6). Но при этом каждый вид в экосистеме всегда занимает строго оп-

ределенную экологическую нишу, т. е. использует только «свою» часть имеющихся ресурсов.

Популяции видов, населяющих тот или иной биоценоз, используют все возможности и имеющиеся ресурсы, заполняя пространство биотопа с наибольшей плотностью. Их экологические ниши плотно пригнаны друг к другу или частично перекрываются. Например, распределение потоков солнечного света в фитоценозе леса приводит к образованию ярусов. При этом листья деревьев верхнего яруса поглощают более половины поступающей солнечной энергии, в то время как травяной ярус получает только 1–5 % прямого освещения, а в густых лесах даже менее 1 %. Тенелюбивые растения нижних ярусов (сциофиты) наилучшим образом приспособлены к поглощению слабого рассеянного света. Такая вертикальная структура фитоценоза позволяет максимально использовать всю поступающую лучистую энергию. Таким образом, все ресурсы экосистемы наиболее эффективно реализуются организмами. Временно освободившееся в результате каких-то причин пространство экологической ниши вида тут же занимает другой вид. Афоризмы «природа не терпит пустоты» и «свято место пусто не бывает» как нельзя лучше подходят к данному явлению.

Несмотря на огромное число видов, входящих в биоценоз, сложно найти хотя бы пару видов, использующих один и тот же набор ресурсов. Все многообразие экологических ниш в экосистеме строго подчинено принципу Г. Ф. Гаузе (1934), согласно которому два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут устойчиво сосуществовать в одном местообитании, поскольку в результате конкуренции один из них будет вытеснен другим. Следствие, логически вытекающее из данного принципа, заключается в том, что экологические ниши видов могут перекрываться, но между ними обязательно должно существовать различие хотя бы по одной оси ресурсов. Например, обитающие на юге Омской области узкочерепные полевки (*Microtus gregalis*) и степные пеструшки (*Lagurus lagurus*) часто селятся колониями вблизи друг от друга и питаются одними и теми же видами растений, но пеструшки кормятся преимущественно днем, а полевки – преимущественно ночью. Внешние факторы и особенности самого биотопа ока-

зывают существенное влияние на формирование всей структуры биоценоза и на его видовое разнообразие.

Число видов, населяющих данный биотоп, нередко зависит от его мозаичности. При увеличении разнообразия условий число видов будет возрастать, поскольку рядом смогут сосуществовать виды, характерные для разных экосистем. Например, на вырубках, небольших лесных лужайках, прогалинах или местах бывших пожаров в лесных массивах могут появляться луго-степные виды, которые будут по таким открытым участкам проникать в лесное сообщество.

В целом состав сообщества определяется тем фактором среды, который наиболее неблагоприятен для большинства организмов данного биоценоза. Но при этом лимитирующим может быть не только недостаток, но и избыток экологического фактора (например, недостаток или избыток воды). В экосистеме такой лимитирующий фактор может сказаться на формировании всего видового разнообразия, когда в определенных условиях будет выживать только набор специализированных видов, приспособленных к недостатку или избытку какого-либо фактора. Например, при недостатке воды формируется пустынное сообщество растений и животных, а при её избытке – болотное. Такой лимитирующий фактор называется фактором пессимума.

Чем больше будут уклоняться условия существования от оптимума, тем беднее видами становится биоценоз, так как многие из ранее существовавших видов могут исчезнуть, не сумев приспособиться к неблагоприятным для них условиям. При экстремальных условиях среды в биоценозе останутся только узко специализированные виды. Например, в суровых условиях арктической тундры видовое разнообразие млекопитающих невелико, сообщество мелких млекопитающих представлено несколькими видами леммингов и серых полевок, из копытных встречается только северный олень (местами овцебык, *Ovibos moschatus*), из хищников – песец, волк; из тайги могут заходить красная полевка, росомаха, лисица, бурый медведь, лось, но постоянно они здесь не обитают.

Низкое видовое разнообразие в экстремальных условиях компенсируется относительно высокой численностью особей видов,

сумевших адаптироваться. Отсутствие конкурентов позволяет им расширить свои экологические ниши, потреблять широкий спектр доступных ресурсов. Поэтому, например, леммингов в теплое время года в тундре может быть так много, что они обеспечивают сохранение поголовья волков и песцов и полноценное выкармливание их потомства.

Все видовое разнообразие и распределение экологических ниш видов в биоценозе подчиняется правилу относительной внутренней непротиворечивости. Это означает, что взаимодействие всех элементов системы направлено на поддержание необходимой среды обитания. Каждый вид, выполняя отведенную ему роль, «работает» не только на себя, но и на всю систему. Это, конечно, не означает, что виды могут создавать условия, непригодные для собственного существования ради благополучия других видов. Такие виды не выжили бы в биоценозе. Развитие экосистемы способствует формированию такого сообщества видов, которые, «работая на себя», не нарушают естественное равновесие. Все это обеспечивает четкую слаженность всех процессов и поддержание устойчивого состояния всей экосистемы.

Стабильность экосистемы зависит от сбалансированности её внутренних процессов. Будучи динамичной и равновесной, экосистема стремится поддержать внутренний гомеостаз. В ходе эволюции в экосистемах выработался ряд механизмов, позволяющих сопротивляться внешним воздействиям или быстро восстанавливаться после них.

Любая экосистема стремится к внутренней замкнутости круговорота веществ. Это позволяет ей обеспечивать относительную автономность. Чем более замкнуты круговороты веществ внутри системы, тем она более устойчива. В ходе экологической сукцессии в экосистеме накапливаются мобильные запасы жизненно важных биогенов, которые приобретают особое значение в нестабильных условиях среды. Чаще всего таким «хранилищем» является почва, содержащая мертвое органическое вещество с запасом минеральных веществ. Чем более зрелая экосистема, тем более сбалансированы в ней процессы синтеза и разложения.

В экосистемах соблюдается принцип продуктивной оптимизации, который выражается в ограничении роста первичной про-

дукции. «Перепроизводство» продукции так же невыгодно экосистеме, как и недостаток ресурсов. Избыток растительной массы может привести к нарушению баланса синтеза и разложения, а в конечном итоге к потере стабильности. Результатом может быть массовый рост численности фитофагов, что нарушит структуру сообщества.

Одним из важнейших механизмов регуляции продуктивности растений является управляющее действие консументов. Составляя небольшую долю в экосистеме по биомассе, консументы способны ограничить рост растительной продукции. При этом их деятельность никогда не приводит к полному уничтожению продуцентов. Это взаимодействие построено по принципу обратной связи, наподобие управляемого элемента в кибернетической системе. Увеличение растительной биомассы способствует эффективному росту численности фитофагов, усиленному потреблению первичной продукции и, в конечном итоге, к её снижению. Численность потребителей снижается вслед за снижением фитомассы. Консументы, подобно управляющему элементу, небольшому по размерам, но более сложно устроенному, играют ключевую роль в функционировании экосистемы. Надежность их действия обусловлена высоким видовым разнообразием, возможностью дублирования функций в случае неблагоприятных обстоятельств.

Взаимозаменяемость элементов в экосистеме также является одним из важнейших механизмов её устойчивости. Это явление называется принципом экологического дублирования. Замена одного вида другим может происходить по разным причинам.

Во-первых, возможно вымирание вида под влиянием естественных или антропических факторов, что особенно часто происходит в современных экосистемах. Так, в результате сельскохозяйственного освоения открытых ландшафтов суши, сокращения площадей естественных открытых сообществ происходит постепенное снижение поголовья крупных диких копытных вплоть до полного их исчезновения. В сохранившихся сообществах степей их экологическую нишу «поделили» расширившие свои ниши грызуны и насекомые – фитофаги.

Во-вторых, возможна замена одного вида другим вследствие конкурентного исключения. Так, акклиматизированная в Европе

американская норка (*Mustela vison*) вытеснила европейскую норку (*M. lutreola*) на значительных территориях Европы и Западной Сибири. В результате экологического дублирования происходит освоение «старой» экологической ниши новым видом, с полной передачей ему всех функций в сообществе. Иногда возможно экологическое дублирование с приобретением новых, не свойственных виду функций. Например, на некоторых островах, где отсутствовали хищники, их роль стала выполнять серая крыса, у которой появились элементы нехарактерного для этого вида охотничьего поведения: нападение на грызунов, лягушек, ящериц и птенцов наземно гнездящихся птиц.

Иногда экологическое дублирование происходит с заменой целых блоков из нескольких экологически близких видов. При этом один вид может замениться несколькими или, наоборот, несколько видов заменяются одним. Во втором случае дублирование называется отрицательным, так как оно происходит с потерей биоразнообразия. Такого рода явления особенно часто наблюдаются при регулярном антропическом воздействии на биоценоз, когда многие дикие виды постепенно исчезают, заменяясь немногими видами синантропных эврибионтов. Явление экологического дублирования особенно часто можно наблюдать на островах, когда в результате намеренной или случайной интродукции материковых, более конкурентоспособных видов происходит вытеснение островных эндемиков. Вытесненные из своих экологических ниш виды не всегда исчезают полностью. Иногда они остаются в сообществе, используя незначительную часть ресурсов прежней экологической ниши, и приобретают статус редкого вида. Такие виды могут иметь резервное значение для экосистемы, так как в случае изменений в окружающей среде и исчезновения конкурентов они восстанавливают равновесие.

С принципом экологического дублирования сопряжено правило метаболизма и размеров особей. При замене видов энергетический баланс экосистемы не должен изменяться, если экологическую нишу занимает другой, например, более мелкий вид. Его общая энергетика должна быть эквивалентна замещенной. Известно, что у более мелких растений и животных удельный

метаболизм (на 1 г биомассы) значительно выше, чем у крупных. Если, например, происходит замена крупного копытного мелким грызуном, то общая биомасса грызунов в биоценозе будет меньше, чем биомасса замещенных копытных, так как интенсивность метаболизма у них выше, а значит, выше и потребление энергии. Разумеется, число особей грызунов на единицу площади будет при этом намного больше.

Экологическое дублирование происходит в первую очередь согласно закону удельной продуктивности. Это означает, что главной функциональной характеристикой популяции в сообществе является не биомасса или размер особей, а скорость потребления и передачи энергии.

Косвенными характеристиками функций могут быть интенсивность дыхания, продуктивность (прирост биомассы в единицу времени). Так, продуктивность фитопланктона в водной экосистеме, масса которого составляет всего несколько грамм на гектар, может принципиально не отличаться от продуктивности намного большей фитомассы деревьев в лесу или травы на лугу. Закон удельной продуктивности и правило метаболизма особей тесно связаны между собой. Если в случае исчезновения вида экологическое дублирование окажется невозможным или произойдет неадекватная замена, экосистема может разрушиться или трансформироваться в иную.

Действие всех механизмов саморегуляции в экосистеме направлено на поддержание устойчивого равновесия. Экосистема функционирует как единство живых существ и среды их обитания, пронизанное потоками энергии, вещества и информации.

Механизмы саморегуляции на экосистемном уровне организации можно представить как совокупность процессов, направленных на поддержание стабильного состояния системы в целом. В то же время между экосистемами разного ранга иерархии существуют тесные материально-энергетические и информационные связи, которые обеспечивают общий режим работы надсистемы. Подсистемы низших рангов, в том числе популяции и даже отдельные организмы, также тесно взаимодействуют, поддерживая работу системы. Регуляция происходит за счет прямых и об-

ратных связей между составляющими элементами. Можно предположить, что механизмы саморегуляции всех систем различного уровня организации имеют общую природу. Что является общим для этих механизмов? Что может быть регулятором работы экосистемы?

1. Регулятор должен иметь материальную основу, т. е. быть материальной подсистемой управляемой системы.

2. Регулятор должен обладать способностью сохранения необходимого запаса информации о данной конкретной системе, а также воспринимать и накапливать новую информацию.

3. Обладая определенным запасом информации, регулятор должен иметь возможность обмениваться с другими системами, т. е. регулятор должен быть универсален для всех систем.

4. Регуляторы всех систем должны «работать на одной частоте», передача информации должна происходить непосредственно, без трансформации, восприниматься регуляторами систем более сложного и более простого уровня организации без преобразования.

5. Регуляторы экосистемы должны постоянно функционировать на протяжении всего времени существования системы, представляя собой «память» и «репертуар» её работы.

Всем приведенным требованиям удовлетворяет только один регулятор – это вся совокупность генетической информации, заключенная в генах отдельных живых организмов; на уровне популяции – в генофонде, на уровне экосистемы – в генопласте.

Взаимодействие отдельной особи с окружающей средой и с другими особями популяции происходит согласно программе, заложенной в генотипе. Генотип может изменяться в процессе эволюции, но вся накопленная информация большей частью сохраняется и может быть использована в дальнейшем. Накопленная генофондом каждой отдельной популяции информация позволяет ей функционировать в рамках заданных условий среды обитания, обеспечивает длительное существование в изменяющихся условиях. Генофонд содержит информацию об оптимальной плотности и авторегуляции численности популяции, а также о правилах взаимодействия с остальными организмами сообщества.

Генофонды различных популяций в одном биоценозе связаны между собой. Их совокупность образует генопласт, который и является собой единую информационную систему, включающую генофонды всех взаимосвязанных популяций экосистемы. Генопласт экосистемы удовлетворяет всем требованиям, предъявляемым к регулятору, являясь вполне материальным образованием, заключенным в последовательности аминокислот белков и ДНК генов. Такая информация может «считываться» системами самого разного уровня организации, сохраняться и передаваться. Программа развития и устойчивого состояния экосистемы, как целостного образования заложена и реализуется генопластом. Это, в частности, объясняет удивительную способность экосистемы восстанавливаться всякий раз после нарушений. Общая структура восстановленного климаксового сообщества всегда будет почти одной и той же. Например, восстановленный за 80–100 лет после пожара или вырубки лес почти не отличается от первоначального. Таким образом, генопласт – это суммарная программа реализации всех процессов в экосистеме, которая позволяет наилучшим способом сохранить устойчивость и жизнеспособность.

Экосистему, которая может находиться в состоянии динамического равновесия и является наиболее устойчивой в естественных условиях, считают эталонной. К эталонным экосистемам относятся все климаксовые сообщества. Такая система не может возникнуть случайно. Прежде она должна пройти длительное эволюционное развитие, в ходе которого должен накопиться «опыт» существования в данном режиме, который будет подразумевать определенную структуру и саморегуляцию. Генопласт экосистемы очень устойчив к случайным временным изменениям структуры экосистемы или среды существования. Он сохраняется десятки и даже сотни лет в измененных человеком условиях среды и реализуется вновь, если антропический фактор перестает действовать (например, восстановление коренных лесов, залежей и т. п.).

Одним из самых сложных и запутанных вопросов в экологии является вопрос о соотношении между сложностью организации сообщества и его устойчивостью. На первый взгляд ответ кажется очевидным: чем более высоко организовано сообщество, чем

больше в нем компонентов и связей, тем оно устойчивей к внешним неблагоприятным факторам. Однако на самом деле сложность и устойчивость – это две совершенно разные характеристики системы. Сложность организации определяется процессами обмена информацией, энергией, веществом, числом прямых и обратных связей, взаимозаменяемостью элементов и т. п. Устойчивость системы – это скорее качественная характеристика, нежели количественная. Почему же так широко распространено мнение об их тесной взаимосвязи? Ответ, по-видимому, кроется в самой идее эволюционного развития от простого к сложному. Действительно, самая высокая устойчивость достигается экосистемой на конечной стадии сукцессии. Зрелые устойчивые системы чаще всего более сложно устроены, чем молодые. В них наблюдается множество сложных взаимодействий между видами, обеспечивающих надежную работу системы. Поэтому сложность и устойчивость зрелых сообществ создает иллюзию их взаимной связи. Большое разнообразие связей приводит к тому, что случайное резкое изменение численности одного вида не сильно сказывается на численности других взаимодействующих с ним видов, если их много. Другими словами, высокая устойчивость сопутствует «слабости» связей в системе вследствие их многочисленности.

В 1950–1960-х гг. в экологии господствовало мнение Ч. Элтона и Р. Мак-Артура о том, что повышение сложности сообщества ведет к возрастанию его устойчивости. Эти авторы собрали и обобщили весь имеющийся к тому времени эмпирический и теоретический материал в пользу этого положения, и их доводы казались вполне убедительными. Но в наши дни ряд наблюдений и использование математических моделей показали, что определенной связи между сложностью организации и устойчивостью нет.

Сохранение устойчивости экосистемы после нарушения зависит не только от видового разнообразия, но и от того, какой трофический уровень нарушался. При существенном изменении численности видов, находящихся в основании трофической пирамиды, равновесие экосистемы может существенно нарушиться, особенно если эти виды являются эдификаторами или доминантами.

Отдельный интерес вызывает вопрос о связи упругой и резистентной устойчивости со сложностью организации сообщества. Сложные экосистемы имеют высокую степень резистентности, но после нарушения восстанавливаются хуже, а вероятность их возвращения к состоянию, предшествующему нарушению, ниже, чем у простых экосистем, следовательно, у сложных экосистем упругость невысока. Упругая устойчивость является преимуществом простых экосистем с небольшим числом видов, но большим числом особей в популяциях, способных быстро восстановить экосистему.

Организация видов в подсистемы, слабо взаимодействующие друг с другом, способствует созданию структуры сложных экосистем, обеспечивающих их стабильность при высоком разнообразии. Существование слабо связанных подсистем связано не со сложностью самой структуры, а с изменчивостью и неблагоприятностью среды существования. В относительно стабильных и благоприятных условиях происходит формирование сложных, но хрупких сообществ, способных легко осуществлять экологическое дублирование в случае небольших помех, но неспособных к полному восстановлению после значительных нарушений. Таким образом, не сложность сообщества обусловливает его стабильность, а стабильность среды позволяет развиваться сложным сообществам. В изменчивых, более суровых средах существуют простые, но достаточно устойчивые сообщества, способные противостоять неблагоприятным факторам за счет высокой упругости, способности быстро восстанавливать нарушенные структуры.

В природоохранной практике обязательно следует учитывать тот факт, что сложные сообщества стабильных сред более уязвимы для антропического вмешательства и нуждаются в более тщательной охране.

В настоящее время на земле обитает около трех миллионов видов различных живых существ, количество же экологических ниш неизмеримо меньше. Поэтому большое число видов должно укладываться в сравнительно небольшое количество жизненных форм. Причем сходные жизненные формы могут объединять виды, далеко не родственные друг другу и обитающие в весьма отдаленных

друг от друга местообитаниях. Так, в Австралии, куда по разным причинам не проникли плацентарные млекопитающие, сумчатые выработали многие жизненные формы, параллельно и независимо от плацентарных на других континентах (рис. 51). По образному выражению Ф. Дарлингтона, на юге Африки, Австралии и Южной Америки млекопитающих объедают кусты, но и кусты, и млекопитающие на этих континентах разные.

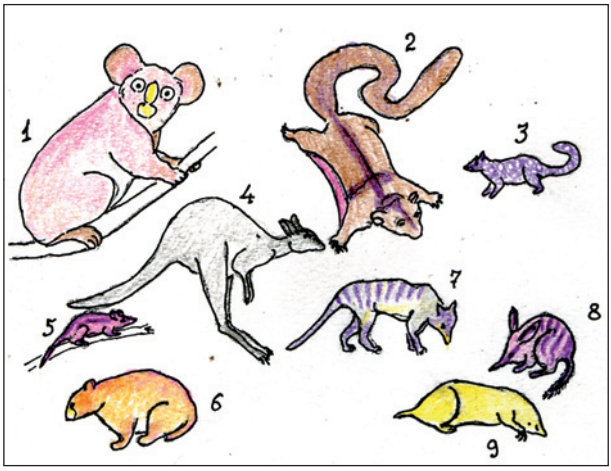

Рис. 51. Пример адаптивной радиации
1 – коала (аналог ленивца); 2 – сумчатая летяга (аналог летяги); 3 – сумчатая куница (аналог мелких хищников); 4 – кенгуры (крупные – аналог копытных; мелкие – аналог зайцев); 5 – поссум (аналог белок и сонь); 6 – вомбат (аналог сурка); 7 – сумчатый волк (аналог крупных хищников; 8 – сумчаты муравьед (аналог муравьеда); 9 – сумчатый крот (аналог крота)

Классификация жизненных форм растений предложена К. Раункиером (Дажо, 1975). За основу им взято положение ростовых почек и способы их защиты (рис. 52):

1 тип: фанерофиты (*faneron* – явный) – ростовые почки находятся на высоте более 50 см над землей и ничем не защищены. Здесь выделяются классы: деревья, кустарники, стеблевые суккуленты, лианы и эпифиты. В каждом из классов выделяются более

детальные подразделения. Например, деревья подразделяются на деревья с обычной кроной, пирамидальной кроной (ели, пихты и пр.) и с пальмовидной кроной.

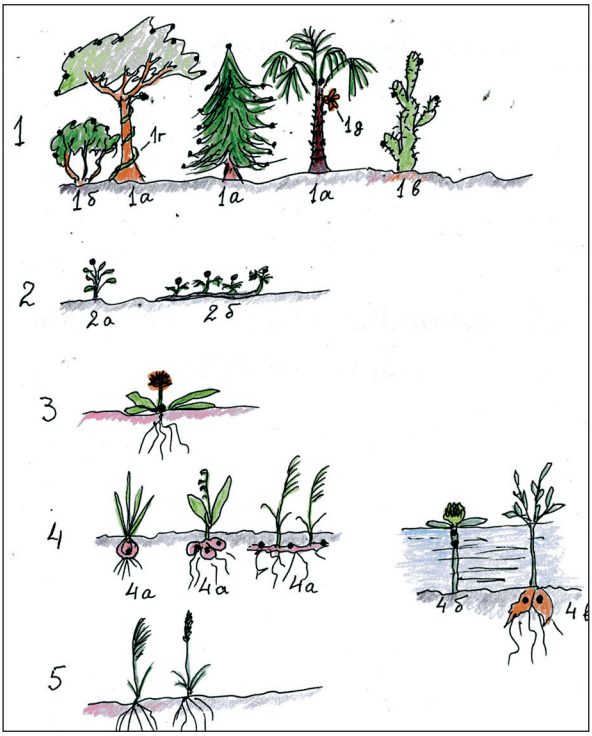

Рис. 52. Жизненные формы растений по К. Раункиеру (по Бигон и др., 1989, с изменениями)
1 – фанерофиты (1а – деревья; 1б – кустарники; 1в – стеблевые суккуленты; 1г – лианы; 1д – эпифиты); 2 – хамефиты (2а – кустарники; 2б – стланики); 3 – гемикриптофиты; 4 – криптофиты (4а – геофиты; 4б – гидрофиты; 4в – гелофиты); 5 – терофиты

2 тип: хамефиты (*hamaie* – над землей) – ростовые почки находятся на высоте менее 50 см над землей и тоже ничем не защищены. Выделяются классы кустарничков (брусника, клюква и пр.) и стелющихся (карликовая березка, кедровый стланик). При не-

благоприятных условиях ростовые почки защищены снегом или растительным опадом.

3 тип: гемикриптофиты (*hemi* – половина, *kryptos* – скрытый) – ростовая почка находится на уровне почвы и защищена частями самого растения: прикорневой розеткой листьев, чешуйками, неотпавшими прошлогодними листьями и пр. Многолетние травы.

4 тип: криптофиты – ростовая почка находится в подземных частях растения: в корневищах, клубнях, луковицах. Подразделяется на классы геофитов (почки под землей), гидрофитов (почки под водой) и гелофитов (почки в иле или болотистом грунте).

5 тип: терофиты (*teron* – лето) – однолетние растения, которые в неблагоприятный период погибают, а до следующего сезона вегетации сохраняются лишь семена (большинство злаков и другие однолетники).

В отношении животных такой четкой классификации не выработано. Д.М. Кашкаров (1938) предложил классификацию жизненных форм животных на основании способов передвижения и типа среды обитания.

1 тип: плавающие, или водные; делятся на классы: чисто водные (планктон, нектон и бентос) и полуводные (плавающие не ныряющие – утки, гуси; плавающие ныряющие – гагары, пингвины; и собирающие в воде корм – цапли, кулики).

2 тип: роющие; делятся на классы: абсолютные землерои (дождевые черви, кроты) и относительные землерои (личинки многих насекомых, имаго которых живут не в земле – майских жуков, цикад).

3 тип: наземные; делятся на классы: не делающие нор (бегающие – копытные, хищные, страусы; прыгающие – кенгуру; ползающие – змеи), делающие норы (бегающие – суслики, полевки; прыгающие – тушканчики, долгоноги; ползающие – некоторые змеи и безногие ящерицы) и скалолазы (некоторые ящерицы и птицы).

4 тип: древесные; делятся на классы: не сходящие с деревьев (обитатели крон – обезьяны, ленивцы; обитатели дупел – различные членистоногие, некоторые рептилии; ствололазы – различные членистоногие) и сходящие с деревьев (некоторые обезьяны, белки, куньи).

5 тип: воздушные; делятся на классы: добывающие пищу в воздухе (стрекозы, стрижи, ласточки, летучие мыши) и высматривающие пищу с воздуха (большинство птиц и насекомых).

Эта классификация не получила всеобщего признания, так как зачастую трудно найти в ней место какому-либо виду. Так, суслик отнесен к бегающим делающим норы, но его можно отнести и к относительным землероям. Чайку можно относить к воздушным, высматривающим пищу с воздуха, но можно отнести и к полуводным, плавающим и не ныряющим.

В настоящее время существуют многочисленные классификации жизненных форм животных отдельных систематических категорий – рыб (рис. 53), птиц, насекомых, и даже по более мелким таксонам – грызунов, прямокрылых и пр.

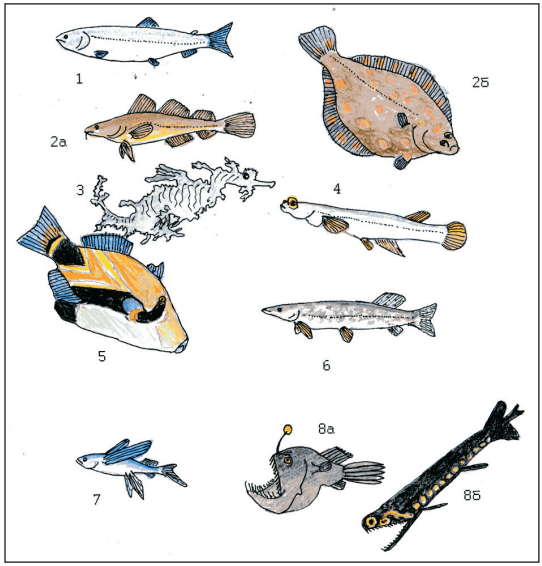

Рис. 53. Жизненные формы рыб (по Никольскому, 1961, сокращенно)
1 – пелагические (лосось); 2 – донные (а – треска; б – камбала);
3 – обитатели саргассов (тряпмчик); 4 – обитатели поверхностных вод (ринисайт); 5 – обитатели коралловых видов; 6 – обитатели зарослей подводной растительности (щука); 7 – летучая рыба;
8 – глубоководные рыбы (а – удильщик; б – хаулиод)

К сходным жизненным формам зачастую относятся виды, далеко отстоящие друг от друга по систематическому положению. Скаты (*Batomorpha*) и камбалы (*Pleuronectiphormes*) относятся к одной жизненной форме придонных рыб, но скаты – хрящевые рыбы, а камбалы – костистые. Тушканчики (*Dipodidae*) и кенгуру (*Macropodidae*) также представляют сходную жизненную форму – наземные, прыгающие, не делающие нор, но кенгуру – сумчатые, а тушканчики – плацентарные млекопитающие. Сходные жизненные формы могут объединять даже представителей разных классов и типов: дельфины (*Delphinidae*) – млекопитающие и акулы (*Selachomorpha*) – хрящевые рыбы; крот – хордовое, медведка (*Gryllotalpa gryllotalpa*) – членистоногое (рис. 54, 55).

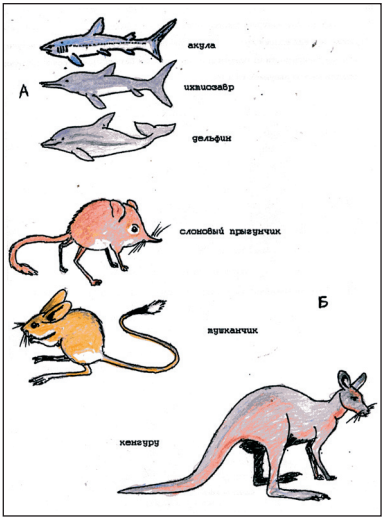

Рис. 54. Жизненные формы различных позвоночных
А – конвергентное сходство между классами;
В – конвергентное сходство между отрядами

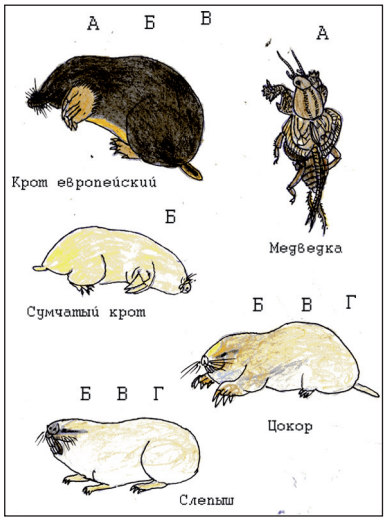

Рис. 55. Жизненные формы животных, обитающих в почве.
А – сходство между типами;
Б – сходство между подклассами;
В – сходство между отрядами;
Г – сходство между семействами

Жизненная форма не всегда совпадает с экологической нишей – овца и кенгуру относятся к разным жизненным формам, но

занимают одну экологическую нишу (почему овца и вытесняет кенгуру из его местообитаний). В этом случае говорят, что виды относятся к одной гильдии (в приведенном примере – к гильдии травоядных открытых пространств).

В любой экосистеме имеются разнообразные жизненные формы. В совокупности они максимально используют ее ресурсы. В этом отношении сходны также такие различные экосистемы, как тундра и тропический лес: в том и в другом есть столько жизненных форм, чтобы заполнить все экологические ниши (другое дело, что количество ниш несоизмеримо).

Среди степных грызунов мы встречаем роющих неглубокие норы и питающихся зелеными частями растений (полевки, *Arvicolinae*), роющих глубокие норы и питающиеся преимущественно семенами (суслики, *Spermophilus sp.*), роющих подземные галереи и питающиеся подземными частями растений (слепыши, *Spalax sp.*; цокоры, *Myospalax sp.*), прыгающих (тушканчики), лазающих в высоких травах (мышь-малютка, *Micromys minutus*). В тундре же мы видим только леммингов, занимающих очень широкую экологическую нишу, да некоторых полевок, занимающих весьма специфические местообитания – чаще всего, поймы рек.

Чем богаче ресурсами экосистема, чем больше в ней экологических ниш, тем больше жизненных форм она содержит.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ.

1. Дайте определение видовому богатству и видовому разнообразию.

2. Что такое продуктивная оптимизация и экологическое дублирование?

3. Почему регулятором работы экосистемы является генетическая информация?

4. Что такое эталонная экосистема?

5. Что такое упругая и резистентная устойчивость экосистем?

6. Что такое жизненная форма?

7. Охарактеризуйте основные типы жизненных форм у растений (по К. Раункиеру).

8. Охарактеризуйте основные типы жизненных форм животных (по Д. Н. Кашкарову).

ГЛАВА 9
Разнообразие экосистем суши. Тундры, леса умеренного пояса, степи и пустыни

Рис. 56. Тундра, Восточный Таймы

Рис. 57. Лесотундра, Восточный Таймыр

Зона тундры. Занимает материковый север Евразии и Северной Америки, а также прилегающие к материкам острова. Далеко отстоящие острова заняты арктическими пустынями. На южной границе тундры располагается переходный биом – лесотундра (рис. 56, 57). Зона тундры характеризуется наиболее простым строением основных экосистем, бедным видовым составом живых организмов, простотой и неустойчивостью биоценотических связей, малой биомассой и низкой продуктивностью.

Климат суровый. Зима продолжительная, морозная, длится 7–9 месяцев, средняя температура января –20 …. –30 °С, абсолютные минимумы температуры ниже –50 °С. Короткое лето с температурой самого теплого месяца (июля) не более +10 °С, причем даже в июле возможны заморозки и снегопады. Сильные ветра увеличивают суровость климата. Вечная мерзлота препятствует произрастанию древесной растительности. Хотя осадков в тундре выпадает очень мало (от 100 до 300 мм в год, до 90 % осадков выпадет летом), низкая температура делает испарение минимальным. А так как мерзлота препятствует просачиванию воды вглубь, а равнинный рельеф приводит к тому, что поверхностный сток невелик, большая часть поверхности тундры заболочена. Причем болота находятся не

только в низинах, но и на склонах и даже на возвышенных местах рельефа. Мерзлота обусловливает сильное развитие таких форм рельефа, как бугры, вспучивания и морозобойные трещины.

В холодном климате тундр микроорганизмы малоактивны, и микробное разложение отмершей органики замедлено. Растительный покров подстилается толстой губчатой подушкой из неразложившейся мертвой растительности, сильно пропитанной водой. Тундровые почвы бедны гумусом (1–5,6 тыс. т/км^2), фитомасса тундры невелика (0,025–5 тыс. т/кв. км), причем более половины её (55 %) приходится на корневую систему. Низка и продуктивность тундровых сообществ (0,011–0,5 тыс. т/кв. км).

Растительность тундр своеобразна. В материковых тундрах господствуют хамефиты и гемикриптофиты. Многие тундровые растения вечнозеленые, имеющие весной уже готовый аппарат для фотосинтеза. Сверху рост ограничивается сильными ветрами, которые иссушают и обламывают все, что поднимается зимой выше уровня снежного покрова, снизу – вечной мерзлотой (глубина ее залегания обычно 15–20 см, часто меньше). По этой же причине в тундре нет древесной растительности. Растения прижимаются к почве, температура которой летом часто бывает выше температуры воздуха, а зимой скрываются под снегом. Снеговой покров глубиной до 0,5 м при наружной температуре –55 °С сохраняет на уровне поверхности почвы температуру до –7 °С.

Флористически тундры бедны. На северных островах Земли Франца-Иосифа отмечено 38 видов растений, в наиболее богатых видами материковых евразийских и канадских тундрах – до 450 видов.

Наиболее многочисленны мхи и лишайники, образующие два основных ландшафтных типа тундр. Наиболее распространены моховые тундры. Они часто заболочены, состоят из сильно переплетенных моховых дернин из нескольких видов зеленых мхов, над которыми располагается сильно разреженный травяной и кустарничковый ярусы.

Лишайниковые тундры интразональны, связаны с песчаными грунтами. Лишайниковый ярус представлен несколькими родами кустистых лишайников (ягеля), над ними находятся разреженные

травяной и кустарничковый ярусы. Прирост лишайников невелик, от 1–2 мм в год в северной части тундры до 3–4 мм, в отдельные годы до 5–6 мм в год в южной.

На возвышенных берегах крупных рек («ярах») развиты дерновинные тундры, где из-за сильного солнечного нагрева мерзлота отступает иногда на глубину до 1 м. Здесь много цветущего карликового разнотравья, встречаются стланики.

Лесотундра, или арктическое редколесье – чередование открытых участков с типично тундровой растительностью с редколесьями и криволесьями. Деревья (в основном хвойные) достигают 3–8 м высоты, в диаметре – до 10–15 см, сильно разрежены, 300–500 стволов на гектар. Нижние ярусы из светолюбивых форм, есть кустарники, стланики и полустланники (у последних некоторые ветки поднимаются над стлаником). На морских побережьях и в горах, где наиболее сильные ветра, деревья имеют искривленные стволы и флагообразные кроны. Из-за наличия вечной мерзлоты, хотя и более глубокого залегания, чем в тундре, корни не могут проникнуть далеко вглубь и как бы отталкивают друг друга под землей. Поэтому деревья и растут далеко друг от друга, а сильные ветра вызывают ветровалы, сильно захламляющие редколесья.

Животный мир тундры и лесотундры беден в видовом отношении, но количество особей отдельных видов, особенно в годы подъемов их численности, может достигать громадной величины. Общей особенностью тундровых животных является высокий уровень метаболизма летом, обеспечивающий быстрый рост, завершение в короткий срок размножения и энергичное накопление резервных веществ на зиму. Вегетационный период невелик (всего 60–80 дней), но за счет круглосуточного солнечного освещения и обусловливается этот высокий уровень метаболизма. У гомотермных животных зимой уровень метаболизма понижается за счет совершенства физической регуляции, что особенно полезно при бедности пищей высоких широт в зимнее время. Не имеющие таких приспособлений животные или покидают тундру на зиму, или впадают в анабиоз.

Численность тундровых животных в разные годы резко меняется. Происходит это также за счет высокого уровня метаболизма,

что позволяет при улучшении условий обитания быстро наращивать численность. Поэтому тундровое сообщество представляет собой очень подвижную систему с непрочными пищевыми связями между видами: они быстро устанавливаются при подъемах численности и так же быстро рвутся при ее падении. В этих условиях пищевая специализация невозможна, и в тундре становятся эврифагами виды, имеющие в более южных местообитаниях выраженную пищевую специализацию.

Растительность и животный мир тундры сходны на всем её протяжении, в Евразии и в Северной Америке обитают одни и те же виды, иногда разные подвиды.

Лесная зона. Область господства хвойных лесов – *тайга* (рис. 58) – занимает большую часть Аляски и Канады, крайний северо-запад США, почти всю Скандинавию, север Европейской и значительную часть Азиатской России. Климат тайги характеризуется относительно теплым летом, не менее двух месяцев температура держится в среднем выше +10 °С, а средняя температура июля от +10 до + 19 °С. Зима суровая, средняя температура января от –9 °С в Финляндии до –52 °С в Якутии. Осадки повсеместно выше 400 мм в год, основная масса осадков выпадает в летнее время, за исключением Тихоокеанского побережья Канады и США и приморских районов Скандинавии, где осадки более или менее равномерно распределены в течение года. Снег почти повсеместно обилен (наибольшая среднегодовая высота снегового покрова не менее 60 см), лишь на северо-востоке Сибири зимы малоснежные.

Рис. 58. Тайга, Среднее Приобье

Леса относительно малоярусны. Так как хвойные деревья (кроме лиственниц) вечнозеленые, то круглый год в лесах густая тень и идет фотосинтез, хотя зимой его интенсивность понижена. Кустарниковый ярус и травостой развиты слабо, но имеется

мощный моховой (в ельниках) или лишайниковый (в сосняках) напочвенный покров, много кустарничков. Из жизненных форм растений, таким образом, преобладают фанерофиты и хамефиты. В холодном климате тайги опавшая хвоя, к тому же содержащая много смолы, разлагается слабо и медленно (на полное разложение еловой хвоинки уходит в среднем 7 лет), поэтому почвы малогумусные (от 6 до 14 тыс. т/кв. км) и кислые (в основном подзолистые).

Исключительно велика в тайге роль урожая семян хвойных деревьев. Они являются здесь основой многих пищевых цепей. Эта урожайность нестабильна, резко колеблется по годам, с максимумом урожая один раз в 3–4 года и синхронна на огромных территориях. Вследствие этого наблюдаются резкие колебания численности многих видов животных, но все же с меньшим размахом, чем в тундре.

В связи с развитием древесной растительности и круглогодичным фотосинтезом фитомасса и продуктивность в тайге велики (фитомасса от 8 до 33 тыс. т/кв. км, продуктивность от 0,3 до 0,65 тыс. т/кв. км). Кроме того, тайга – самая большая в мире область добычи строевого леса. От 1 до 4 % фитомассы приходится на хвою и листья, до 15 % на корни и свыше 80 % – на стволы и ветви.

Животный мир тайги богаче тундрового, но все же еще довольно беден. Преобладают холодолюбивые эврибионтные виды. Плотность популяций большинства таежных животных с продвижением на юг лесной зоны увеличивается. Основная масса таежных животных на зиму или впадает в спячку и анабиоз (насекомые, амфибии, рептилии, некоторые млекопитающие), или мигрирует за пределы тайги (многие птицы, копытные и хищные млекопитающие некоторых видов), или приобретает комплекс адаптаций для переживания холодной зимы в активном состоянии (плотный меховой или перьевой покров, запасание корма, обитание или, по крайней мере, ночевка под снегом и пр.)

Размножение строго приурочено к теплому времени года. Исключения редки (медвежата у бурого медведя рождаются в берлогах зимой). Зимой кочуют многие оставшиеся на зиму птицы, не-

которые из них зимуют в городах. Миграции копытных и хищных млекопитающих определяются глубиной и рыхлостью снежного покрова.

Из-за большой длительности летнего дня (в северной и средней тайге до 18–22 часов) и сумеречной освещенности ночью («белые ночи») число типичных ночных видов невелико, и все они становятся сумеречными. Плодовитость ночных видов снижена, а дневных, напротив, увеличена.

Большую роль в динамике популяций таежных животных играют условия погоды, особенно чередование оттепелей и похолоданий зимой, а весной и в начале лета – возвраты холодов с заморозками и снегопадами. Изменения погоды в большей степени, чем в более южных широтах, влияют на плодовитость, выживаемость и смертность животных, особенно молодняка. Но (по сравнению с более южными широтами) невелико число паразитов (из-за более высокой гибели свободноживущих стадий в суровых условиях), что способствует при благоприятных погодных условиях резкому увеличению численности.

Сравнительная бедность видового состава таежных животных приводит также к уменьшению разнообразия хищников и конкурентов. Следовательно, экологические ниши в тайге широки, биотические факторы в жизни животных играют меньшую, а абиотические – большую роль, чем в южных широтах.

В Евразии и в Северной Америки встречаются общие виды, но чаще – разные подвиды одних и тех же видов, или близкие виды одного рода, или виды из близких родов. Эндемиков немного.

Смешанные и лиственные леса (рис. 59) в начале исторического времени покрывали большую часть Европы, юго-восток Азии, восток Северной Америки. Но площади этих лесов в настоящее время сильно сократились. Если тайга и в настоящее время образует более или менее непрерывный пояс, то отдельные массивы смешанных лесов изолированы друг от друга, что приводит к существенным различиям в структуре их экосистем в разных частях этих подзон лесной зоны.

Лето гораздо теплее, чем в тайге, среднемесячная температура свыше +10 °С держится не менее трех месяцев, средняя температу-

Рис. 59. Европейский лиственный лес

ра июля не менее +20 °С. Зима морозная, средняя температура января от –5 °С до –20 °С. Снега много, глубина снежного покрова к концу зимы до 1 м, иногда выше. Осадков в год выпадает больше, чем в тайге, 500–700 мм. Так как зимой лиственные породы деревьев, составляющие значительную часть древостоя, теряют листву, резко меняется по сезонам освещенность под пологом леса и гораздо ниже интенсивность зимнего фотосинтеза.

Значительное увеличение, по сравнению с тайгой, растительного опада и более благоприятный климат приводят к увеличению запасов гумуса в почве (15–25 тыс. т/кв. км). Преобладают серые и бурые лесные почвы. Большее разнообразие древесной растительности и появление многих видов с сочными, мясистыми плодами и плодами-орехами сильно повышает кормность угодий и стабильность запасов кормов по сравнению с тайгой, где почти всё зависит от урожая семян хвойных. Фитомасса (25–50 тыс. т/кв. км) и продуктивность (0,8–2 тыс. т/кв. км) также больше, чем в тайге.

Древесные породы в Евразии и в Северной Америке представлены разными видами одних и тех же родов или близкими родами. В Северной Америке эндемиков больше, чем в Евразии, в основном они южного происхождения.

Животный мир подзон смешанных и лиственных лесов имеет много общих видов с таежной подзоной, но появляется много видов, несвойственных тайге. Многие общие для всех трех подзон виды, предпочитающие мозаичные ландшафты, встречаются здесь гораздо чаще, чем в тайге, куда они лишь в последнее время стали усиленно проникать в связи с вырубкой лесов и распашкой.

Эндемиков как в Евразии, так и в Северной Америке гораздо больше, чем в тайге.

Степная зона. В удаленных от берегов океанов районах, где создаются семиаридные условия, развиваются степи (рис. 60). Климат степей континентальный. Лето теплое и сухое, средняя температура самого теплого месяца не ниже +20 °С, часто выше. Осадков выпадает не более 450 мм, как правило, заметно меньше. Зима – морозная и местами довольно снежная, но на возвышенных участках снег часто сдувается ветрами до голой земли. Степи протянулись длинной полосой по Евразии, от Венгрии до Маньчжурии, почти без перерыва, в Северной Америке – от южной Канады до Мексиканского залива, а в Южной Америке – к югу от устья Ла-Платы до Огненной Земли, от подножья Анд до Атлантического океана. Отдельные участки степей есть и в горах, в малоувлажненных межгорных котловинах.

Рис. 60. Степь, Западная Сибирь (фото В. В. Якименко)

В настоящее время большая часть степей распахана или превращена в пастбища и сенокосы.

В степях господствуют дерновинные злаки, флора здесь значительно беднее лесной. Степные сообщества обладают более простым строением, здесь один или два яруса трав и почва, местами кустарниковый ярус.

Степные почвы (черноземы) характеризуются наибольшим количеством гумуса (9–38 тыс. т/кв. км). Кроме них в степях пятнами встречаются засоленные участки – солонцы и солончаки, а в местах, где сохраняются островные леса – серые и бурые лесные почвы. Корни большинства степных растений углубляются в почву на 1–1,5 м, а вес корневой массы в климаксовых степях составляет до 80–90 % всей фитомассы. Общий объем фитомассы 8–30 тыс. т / кв. км, продуктивность 0,4–1,5 тыс. т / кв. км. Так как наибольшее количество степных растений однолетники, каждый год отмирает огромная масса корней. Теплый, но недостаточно влажный степной климат несколько тормозит работу редуцентов

по минерализации этой массы, почему, собственно, и накапливается большое количество гумуса.

В более увлажненных степях преобладают злаки с подземными корневищами, формирующие сплошную дернину, а в более сухих – кустовые злаки, растущие группами с промежутками голой почвы между ними. На юге сухие степи постепенно переходят в полупустыню.

Разнотравье (сложноцветные, зонтичные и др.) и бобовые составляют небольшую часть биомассы степных растений, но встречаются постоянно и повсеместно, многие из них являются индикаторами разных типов степных сообществ. Их количество увеличивается при перевыпасах и засухах, так как они, в общем, более устойчивы, чем злаки. Особенно это касается крупных растений с жесткой, колючей или ядовитой листвой, которые в сильно вытоптанной скотом степи образуют заросли бурьяна.

В то же время умеренное выедание степной травы животными и удобрение почвы их пометом способствует прорастанию молодых побегов, которые иначе были бы заглушены слежавшимся «войлоком» старой травы. Сейчас лишь отдельные участки степей в заповедниках и национальных парках сохранили исконную степную флору и фауну. В Европе, например, самый большой участок целинной степи – в заповеднике Аскания-Нова (Украина) – имеет площадь всего 11 с небольшим тысяч гектар.

Очень характерен переходный биом между лесной и степной зонами – *лесостепь* (рис. 61). Его появление связано с мозаичностью почвенного покрова, уровнем грунтовых вод, особенностями рельефа, промежуточным характером климата. Совокупность этих условий и вызывает чередование небольших лесов («колков», «рощиц») со степными или луговыми участками между ними.

Рис. 61. Лесостепь, Западная Сибирь

Деятельность человека, с одной стороны, способствует

продвижению лесостепи на север (вырубка лесов под пашню не сплошняком, а с оставлением отдельных лесных массивов между полями и пастбищами), с другой стороны, приводит к сокращению лесостепи у ее южных границ, где дефицит древесины для строительства, топлива и пр. вызывает почти сплошную вырубку лесов. В целом облесенность лесостепи постоянно сокращается: в западносибирской лесостепи в начале XX в. облесенность составляла до 45 %, в середине века – до 25 % в северной и до 13 % в южной лесостепи, а в конце века – до 13 % в северной подзоне и до 2 % в южной.

Во всех лесостепях облесенность падает в направлении от леса к степи (в Евразии и в Южной Америке с севера на юг, в Северной Америке – с востока на запад).

Различие в видовом составе степной растительности в Евразии и в Северной Америке выше, чем в лесной зоне, причем в Северной Америке больше эндемиков.

Ландшафтно-климатические особенности степей накладывают характерный отпечаток на степных животных. У них широко распространено накопление резервных веществ и запасание корма. Много как зимоспящих видов, так и впадающих в летнюю спячку или анабиоз. Подвижность высока, многие виды совершают большие и дальние миграции в связи с изменением местных или общих условий существования. Отчетливо выражены сезонные аспекты сообществ, но одновременно существуют и четкие суточные изменения, особенно хорошо заметные летом. Численность многих степных видов резко колеблется по годам, в связи с чем облик биоценозов меняется даже на коротких отрезках времени. По этим признакам степные экосистемы близки к тундровым, с которыми их роднит и малая ярусность. Это объясняется некоторым сходством условий существования, молодостью тундр и степей (конец Плейстоцена – начало Голоцена), общностью их происхождения от тундро-степей Плейстоцена.

Большая часть степных животных представлена бегающими и роющими формами, даже среди птиц много бегающих, или, по крайней мере, наземно гнездящихся видов. Часто образуются колонии, стаи, стада, что обеспечивает некоторую защиту в откры-

тых местообитаниях. Миграции крупных копытных препятствовали истощению пастбищ. Роющие грызуны дают резкие вспышки численности, особенно там, где человек уничтожил хищных млекопитающих и птиц.

Видовой состав населения степных животных также различается в Евразии и в Северной Америке больше, чем в лесной зоне. Диких копытных, некогда являвшихся самыми характерными обитателями степей, сейчас сохранилось очень мало. А ещё в XVIII–XIX вв. в степях как Евразии, так и Северной Америки, они были многочисленны. На обоих континентах в степях много эндемиков.

Рис. 62. Пустыня, Средняя Азия

Зона пустынь. Пустыни (рис. 62) встречаются в тех районах Земли, где количество осадков не более 200 мм в год, а испаряемость от 900 до 4000 мм в год. Иногда осадков бывает больше, но в любом случае они выпадают крайне неравномерно. Обычно бывает 2–3 недели с дождями весной и небольшое количество осадков в виде снега или инея зимой. Скудность осадков вызывается постоянно высоким атмосферным давлением в поясах выше тропиков («антициклонические пояса»), постоянными ветрами с континента на океан (море), «дождевой тенью» от горных хребтов, преграждающих путь влажным массам воздуха с моря на сушу, а в горах – высотой над уровнем моря выше низких дождевых облаков. В пустынях, где выпадает некоторое количество осадков (от 200–250 мм в среднеазиатских и североамериканских пустынях до 13–15 мм в южноафриканских и австралийских), есть растительность, хотя и весьма скудная. Но есть абсолютные пустыни, где осадков практически не бывает – Центральная Сахара, участки в пустыне Намиб, пустыни в горах Южной Америки. Там есть места, где годовая сумма осадков менее 1 мм. Рекорд принадлежит местечку Дахла в Египте, там выпадает в среднем 1,8 мм осадков за 10 лет!

Лето в пустынях сухое и жаркое, температура самого теплого месяца +25 … +30 °С, бывает и выше. Именно в пустынях находится «полюс абсолютной жары»: самая высокая температура (+58 °С) была зарегистрирована в Эль Азиза (Ливия), а почва в пустынях днем нагревается даже до +60 … +75 °С. И это при том, что даже летом ночью в пустынях температура падает до +7 °С, иногда ниже. Зимой в большинстве пустынь среднемесячные температуры отрицательные, даже в Сахаре зимой ночью бывает иней. Исключительно экстраординарные условия складываются в Центральной Азии, в пустыне Гоби. Это плоскогорье средней высотой 1–1,5 км, протянувшееся с запада на восток на 4 тыс. км и с севера на юг на 2 тыс. км. Средняя температура июля от +28 °С на западе до +17,5 °С на востоке, средние температуры января, соответственно, от –7 до –26 °С, абсолютные температуры колеблются от +45 до –59 °С. Снега зимой почти нет. Часты песчаные бури при сорокаградусных морозах (!).

Почвы пустынь бедны гумусом (1,4–14 тыс. т / кв. км), фитомасса и продуктивность невелики (0,12–0,8 и 0,09–0,5 тыс. т / кв. км соответственно).

Близкие значения величины фитомассы и продуктивности в тропических и отчасти в субтропических пустынях говорят о том, что в фитоценозах преобладают однолетники – терофиты. Намного меньше криптофитов и фанерофитов. Аналогично тундре и степи основная фитомасса сосредоточена в подземных частях растений – до 90 % и более.

Существуют три основные жизненные формы пустынных растений: эфемеры, суккуленты и склерофиты. Адаптация к сухому климату состоит в способности уменьшать транспирацию, надолго оставаясь в состоянии покоя. Характерная особенность пустыни в том, что отдельные растения довольно далеко отстоят друг от друга, а между ними – пространство голой земли. Такое разрежение снижает конкуренцию за скудные водные ресурсы, а мощная корневая система, занимающая площадь, гораздо большую, чем проективное покрытие наземной части растения, как бы отталкивает корнями соседние растения. Способствует такому разрежению и то, что многие пустынные растения активно выделяют фитонциды.

В промежуточной зоне между пустынями и сухими степями и в предгорьях пустыня переходит в *полупустыню*, отличающуюся увеличением количества злаков, но сплошного растительного покрова нет и здесь. Большие пространства пустыни бывают засолены, особенно там, где ранее были орошаемые сельхозземли. Здесь растут различные галофиты. Даже на голых грунтах поселяются мхи и лишайники. На песчаных грунтах они образуют защитную корку, с которой начинается первичная сукцессия. Синезеленые водоросли, входящие в состав пустынных лишайников, играют важную роль, как фиксаторы азота, которого в пустынных малогумусных почвах всегда большой дефицит.

Пустыни протянулись через Евразию – от Ближнего Востока и низовьев Волги до Центральной Азии. В Северной Америке – в «дождевой тени» Скалистых гор. В Африке – двумя поясами, Сахара – к северу от экватора, Намиб и Калахари – к югу. В Австралии пустыни занимают центр континента, а в Южной Америке – ограниченные площади между горными хребтами.

Пустыни сильно отличаются по климату, типам почв, флоре и фауне, но характеризуются четким однообразием жизненных форм.

Очень специфична фауна пустынь. Животные имеют специальные приспособления для передвижения по сыпучему песку, к тому же сильно нагретому («песчаные лыжи» – обросшие шерстью лапки грызунов; покрытые выступающими чешуями ноги ящериц; хитиновые выросты на ногах насекомых). Некоторые животные приспособились передвигаться в толще песка, много землероев, норников.

Общее отличие всех пустынных животных – очень экономный водный обмен и невысокий, колеблющийся по сезонам, уровень метаболизма. Адаптации в этом плане разнообразны. Рептилии и насекомые преадаптированы, так как конечные продукты азотистого обмена – сухие мочевая кислота и гуанин. «Водозащитность» пустынных насекомых обеспечивается и специальными веществами, которые пропитывают хитиновые покровы и препятствуют испарению через них воды. Аналогична роль чешуи рептилий. Образование метаболической воды, появляющейся при

переваривании жира (1 л воды на 1 кг жира), само по себе не является адаптацией. Адаптация состоит в способности сохранять эту воду или способности усиливать образование этой воды при понижении влажности.

Млекопитающие в целом не преадаптированы к пустыне, так как конечный продукт азотистого обмена у них – мочевина, требующая для своего удаления из организма воду, но появились другие адаптации. Так, жировой запас для выработки метаболической воды распределяется не равномерно под кожей, как у северных животных, что может вызвать перегрев, а в виде «жировых депо». Многие пустынные грызуны могут неопределенно долго питаться сухими семенами и не испытывать потребности в воде. Моча у пустынных млекопитающих концентрированная, днем большинство из них прячутся в норах, не расходуя воду на температурную регуляцию путем испарения. Относительная влажность в глубоких норах достигает 30–50 % в то время, как на поверхности – не более 1–5 %. Но ночью в пустыне влажность воздуха доходит до 40 %, поэтому в пустыне много ночных форм. Другие животные совершают длительные суточные или нескольксуточные миграции к водопою и обратно на пастбище, или постоянно живут вблизи воды в оазисах, или в зарослях суккулентов.

Очень многие пустынные животные впадают в зимнюю или летнюю спячку или анабиоз, иногда летняя спячка начинается в июне, переходит в зимнюю и кончается в феврале-марте. Отчетлива сезонность размножения, приуроченная у многих видов к периоду наибольшего увлажнения. Четкую сезонность имеют и миграции.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ.

1. Охарактеризуйте климат: тундры, тайги, смешанных и лиственных лесов умеренного пояса, степи, пустыни.

2. Каковы основные экологические характеристики растительности: тундры, тайги, смешанных и лиственных лесов умеренного пояса, степи, пустыни.

3. Каковы основные экологические характеристики животного мира: тундры, тайги, смешанных и лиственных лесов умеренного пояса, степи, пустыни.

ГЛАВА 10
Разнообразие экосистем. Субтропики, тропические леса, саванны, горы

Рис. 63. Субтропическая растительность, Сочи

Субтропические экосистемы развиваются в районах Земли, где температура самого холодного месяца не ниже +2 ^{0}С. Здесь представлены в основном леса и кустарниковые формации (рис. 63).

В областях со средиземноморским климатом, где обильны зимние дожди, но лето сухое и жаркое, находятся сухие субтропики. Температура самого теплого месяца +22 ... +28 °С, самого холодного +2 ... +12 °С. Зимой снег выпадает не каждый год, и снежный покров не устанавливается. Осадки летом 210–240 мм, зимой 500–750 мм.

Сухие субтропики развиты в Средиземноморье, на западном побережье Северной Америки, на западе, юге и юго-востоке Австралии, на юге Южной Америки, на самом юге Африки. Характерны вечнозеленые деревья с крупными жесткими листьями, листовая пластинка покрыта плотной кожистой кутикулой, часто с восковым налетом. Иногда листовая пластинка поворачивается в течение суток так, что все время обращена к солнцу ребром – для уменьшения испарения. Очень много хвойных (вторая после тайги зона их массового распространения). Хвоя часто мягкая, мелкая, очень густо сидящая на веточках, так что последние представляют собой как бы один листочек. У многих видов сосен очень длинные хвоинки – до 20, 40 и даже до 50 см. Голосеменные южного полушария представлены рядом видов, у которых нет хвои и листьев, а фотосинтез идет в кладодиях – расширенных концах веток, имеющих зеленый цвет.

Вегетация идет в течение всего года и, хотя часть широколиственных пород сбрасывает на зиму листву, всегда есть виды, цветущие зимой.

Запасы гумуса в почве сухих субтропиков 10–25 тыс. т / кв. км, фитомасса 3,5–50 тыс. т / кв. км и продуктивность 0,3–2 тыс. т / кв. км.

Жестколиственные кустарниковые формации распространены в сухих субтропиках. Часто они возникают после лесных пожаров (пирогенная сукцессия). В Европе они называются «маквис». Это заросли высотой до 1 м, редко выше, зачастую совсем непролазные, среди которых поднимаются отдельные деревья вечнозеленых пород. На каменистых склонах развиваются более разреженные формации в основном из тех же видов, но без примеси деревьев – «гаррига». В наиболее сухих участках – разреженные полукустарники. Такая формация называется «фригана» или «шибляк». Иногда смешанный лес – сосновый лес – маквис – гаррига – фригана – этапы пирогенной сукцессии.

Влажные субтропические леса Китая, Южной Кореи и Японии отличаются влажным климатом – осадков не менее 500 мм, местами до 1500 мм, основное время выпадения осадков – вторая половина лета и осень, но и в остальные времена года осадков достаточно. Зима безморозная, но на севере иногда выпадает снег. Хорошо прослеживается переход от хвойно-широколиственных лесов маньчжурского типа на севере до настоящих тропических лесов на юге. По направлению к югу увеличивается количество эндемиков и реликтов. Много эпифитов, появляются лианы.

Очень своеобразны влажные субтропики юго-востока Северной Америки. Здесь много общих видов с широколиственными лесами более северной зоны континента, много местных видов из общих с Евразией родов, но много выходцев из тропиков Южной Америки. Высокая влажность климата (1400 мм осадков в год) способствует развитию эпифитов из папоротников и цветковых.

Животный мир субтропической зоны отличается от животного мира лесов умеренного пояса большим количеством стенобионтных форм, но все же они не доминируют. Богато представлены теплолюбивые и (во влажных субтропиках) влаголюбивые виды. Увеличивается доля ночных форм. Изменчивость численности местных видов невелика, мало и мигрирующих местных видов. Но сюда на зимовку прилетает огромное количество птиц с севера (в субтропиках их зимует больше, чем в тропиках). Из местных

видов миграции отмечаются в основном в сухих субтропиках, в связи с чередованием влажного и сухого сезонов. Население птиц и млекопитающих Средиземноморья сильно изменено человеком. Здесь в лесных экосистемах много видов, общих с лесами и степями умеренного пояса.

Животный мир субтропиков Китая и Японии богаче. Здесь много рек, текущих в основном по субтропической зоне и не замерзающих на зиму. Здесь богатая фауна с высокой степенью эндемизма почти во всех высших таксонах.

Гораздо больше своеобразия и эндемизма в фауне субтропиков Северной Америки. Здесь много эндемиков, причем есть виды, заходящие из тропиков Южной Америки, но наибольший эндемизм свойственен фауне Австралии.

Дождевые тропические леса – наиболее богатые видами и имеющие наибольшую биомассу экосистемы суши. Распространены они в экваториальном и субэкваториальном поясах Земли. Они подразделяются на дождевые и листопадные. Наибольшая площадь дождевых тропических лесов в Южной Америке (рис. 64).

Рис. 64. Тропический лес, Южная Америка (фото В. Г. Никоновой)

Климат жаркий и влажный, устойчивый. Средняя температура самого холодного месяца не ниже +22 °С, самого теплого не более +28 °С. Таким образом, диапазон среднемесячных температур не превышает 6 °С, меньше диапазона суточных температур (последние могут колебаться от +10 °С ночью до +40 °С и выше днем). Дождей выпадает не менее 2000 мм в год, обычно больше. Максимальные показатели – почти 12 000 мм в долине Брахмапутры и на Гавайских островах. Сезонные колебания осадков выражены слабо. Там, где наблюдаются изменения осадков в течение сезона, они невелики.

Вследствие таких особенностей климата многие деревья не имеют годичных колец, многие животные размножаются круглый

год. Характерна для дождевых тропических лесов и стабильная освещенность. У экватора длина дня и ночи постоянна, равна 12 часам, у крайних границ области отклонения по сезонам не более 1,5 часов. Освещенность под пологом леса низкая, до 0,1 % от того света, что падает на верхнюю часть крон. Мощный древостой препятствует движению воздуха, ветер слабо ощущается в чаще леса. Высокая температура, обильные осадки и безветрие приводят к тому, что влажность воздуха под пологом леса близка к 100 %.

Запасы гумуса в почве тропических лесов невелики, 18–20 тыс. т / кв. км, фитомасса 35–170 тыс. т / кв. км, продуктивность 0,6–5 тыс. т / кв. км.

Фитомасса дождевого тропического леса наиболее велика из всех экосистем суши. Однако эта фитомасса вырастает на сравнительно бедной гумусом почве. Причиной является теплый и влажный климат, который способствует быстрой работе редуцентов и быстрому разложению опада, хотя его бывает до 5–10 % от всей фитомассы. Минеральные вещества, минуя почву, «перекачиваются» в корни растений через микоризу многочисленных здесь грибов. Поэтому гумус накапливается медленно и его почти столько же, сколько в смешанных и лиственных лесах умеренного пояса, и гораздо меньше, чем в лесостепях и степях.

Сообщества дождевого тропического леса отличаются богатством видов, сложностью пищевых сетей, многоярусностью, высокой степенью специализации экологических ниш и их узостью. 70–80 % фитомассы приходится на стволы и ветви, 4–9 % – на листья и до 16 % – на подземные части. Над 1 га почвы в лесу находится 7–12 га листвы (поэтому в лесу всегда полумрак). Сезона листопада здесь нет, опад идет равномерно в течение года.

Верхний ярус дождевого тропического леса составляют наиболее высокие деревья «эмерджденты» (*emergent* – выступающий). Они заметно возвышаются над общим уровнем леса и не смыкаются кронами. Их высота до 50 м, иногда до 80 м и выше. Ниже находится «полог» – плотно сомкнутые кроны деревьев высотой 25–35 м, в нем можно выделить 3–5 ярусов. Еще ниже – ярус невысоких деревьев, от 1 до 15 м высоты. Это именно деревья, так как у них один ствол и хотя и небольшая, но четко выраженная крона.

Кустарниковый ярус и травостой имеются лишь там, где в пологе образуется просвет. Подстилка обычно 1–2 см толщиной, местами вообще отсутствует. Там, куда проникает меньше света, нет травостоя и опад гуще. Следовательно, здесь абсолютно преобладают фанерофиты (до 98 % всех видов). Вечнозеленые деревья дождевых лесов имеют крупные листья, часто пестрой расцветки. Деревья слабо ветвятся, или вообще не ветвятся

У эмерджентов и деревьев, образующих полог, кроны располагаются очень высоко, через них проникает мало света, поэтому нижние ветви отмирают. На поверхность грунта выходят корни деревьев, похожие на поставленные на ребро доски, только кривые. Нижние части стволов часто имеют боковые выросты, вроде контрфорсов средневековых зданий высотой 4–5 м и отходящих от ствола тоже на 4–5 м. Они служат подпорками высоким и тяжелым стволам, компенсируя недостаточность корневой системы. Листья наиболее высоких деревьев имеют ксерофитный облик, так как они все время на свету и должны экономней испарять влагу. Листья нижних ярусов тонкие и нежные, с большим количеством устьиц, часто перисто рассеченные. У некоторых растений на листьях светлые пятна и полосы – это поля мельчайших отверстий, через которые влага и водяной пар попадают непосредственно в ткань листа. У многих деревьев листья в виде желобка, да еще с «дождевым сосочком» на конце для скатывания дождевой воды при особенно сильных ливнях. Кора некоторых деревьев слабо развита и зеленого цвета (имеет хлорофилл). С нижних ветвей многих деревьев свешиваются дополнительные корни, достигающие почвы и внедряющиеся в нее, при этом они натягиваются, как растяжки мачт или труб, и создают дополнительную устойчивость.

Там, где есть травостой, в нем много древних форм – папоротники, плауны. Очень много лиан и эпифитов. Пазухи листьев некоторых деревьев и эпифитов имеют иногда объем до 1 л и больше, там постоянно держится вода («цистерновые листья»). Очень характерна каулифлория – развитие цветов непосредственно на стволах и на толстых ветвях.

Там, где существует смена сухого и дождливого сезонов, причем в дождливый сезон выпадает не менее 1000 мм осадков, развиты

листопадные тропические леса. Располагаются они как бы кольцом вокруг дождевых лесов, чаще на равнинах или невысоких плоскогорьях, постепенно переходя или в саванны, или в сухие субтропические леса. Они не имеют сплошного полога, поэтому светлее дождевых лесов и в них развиты кустарниковый и травяной ярусы.

Там, где первичные тропические леса уничтожены, возникают дисклимаксовые сообщества, гораздо беднее видами, чем коренные. Чаще всего на месте сведенных лесов образуются бамбуковые джунгли.

Животный мир тропических лесов отличается четко выраженными суточными периодами активности. Здесь живет как бы два отдельных сообщества: дневное и ночное, самостоятельные и во многом независимые друг от друга. Сезонные аспекты выражены слабо – в основном за счет прилетающих сюда на зимовку птиц из зоны умеренного климата. Очень много растительноядных и древесных форм. Характерный приспособительный признак – цепкохвостость – хорошо развит у рептилий, а из млекопитающих – в основном у южноамериканских. Присоски на пальцах развиты у многих древесных амфибий и у некоторых рептилий.

Очень много дуплогнездников, а также видов, «сшивающих» или «склеивающих» гнезда из крупных листьев. В то же время слабое развитие почвы и подстилки привело к тому, что настоящих норников и землероев мало. Обильная речная сеть и множество болот под пологом дождевого леса способствует обилию водных и околоводных форм. В то же время постоянно высокая влажность воздуха привела к тому, что многие амфибии перешли к жизни на деревьях и покидают кроны только на период икрометания, а некоторые мечут икру в воду листовых цистерн и вообще не покидают деревья.

Для тропических лесов характерна обильная фауна беспозвоночных, прежде всего насекомых. В водоемах тропических лесов много рыб. Благодаря постоянно влажному воздуху в тропических лесах много амфибий, причем исключительно богата фауна бесхвостых. Богато представлены и рептилии. Исключительно богата фауна птиц. Здесь встречаются представители всетропически или космополитически распространенных групп, но, естественно, представленных на каждом континенте особыми родами или вида-

ми. Также в орнитофауне каждого континента очень много своих эндемиков.

Из млекопитающих очень много древесных, водных и околоводных форм, наземных же видов заметно меньше.

Саванны, или тропические редколесья (рис. 65), распространены в тех частях тропической зоны Земли, где существует резкое различие между сухим и влажным сезонами года. Их иногда неправильно называют тропической лесостепью. В настоящей лесостепи чередуются безлесные участки с небольшими по площади, но все же лесами. В саваннах же, при наличии безлесных участков, древесная растительность далеко не всегда образует плотные насаждения. Нет и резкой границы между безлесными и облесенными участками, наконец, даже на безлесных участках нередки отдельные деревья и их небольшие группы.

Рис. 65. Саванна, Южная Америка (фото В. Г. Никоновой)

Саванны занимают значительную часть территории Африки к югу от Сахары, участки на севере и в центре континента Южной Америки, значительные территории на полуострове Индостан, значительную часть Австралии, вокруг пустынь в ее центре. На своих границах саванны переходят в листопадные тропические и сухие субтропические леса.

Среднемесячная температура в саваннах стабильна. Летом (в дождливый период) она колеблется в пределах +20 ... +24 °С, зимой (в сухой период) от +18 до +20 ^{0}С. Осадков выпадает от 500 до 1500 мм в год, но распределены они по сезонам крайне неравномерно. В сухих саваннах практически вся годовая норма осадков выпадает в течение двух-четырех месяцев, а в оставшиеся 8–10 месяцев выпадет до 3 мм осадков в месяц. В типичных саваннах сухой период длится 4–6 месяцев, причем за два самых сухих месяца выпадает менее 25 мм, за остальные – около 100 мм, а за период дождей – не менее 1000 мм.

Суточные изменения освещенности в саваннах близки к таковым в тропических лесах, так как они лежат почти в одних и тех же широтах, но в силу разреженности древостоя даже в наиболее сомкнутых участках проникновение солнечных лучей к почве вполне достаточно для развития мощного кустарникового яруса и травостоя.

Запасы гумуса в почве сравнительно невелики, 11–20 тыс. т / кв. км, фитомасса 8–10 тыс. т / кв. км, продуктивность 0,8–1,5 тыс. т / кв. км.

Деревья в саваннах в основном низкорослые, суковатые, с искривленными стволами, часто с зонтиковидной кроной, но встречаются и высокие стройные деревья. Первые высотой 10–12 м, вторые – 20–40 м.

Особая жизненная форма деревьев в саваннах – баобабы (*Adansonia sp.*). При довольно значительной высоте – до 25 м, они не кажутся высокими, так как имеют толщину от 4–5 до 9–10 м. При этом древесина у них очень мягкая. Во влажный период эта древесина напитывается водой так, что ствол утолщается примерно на 4 см на каждый метр толщины.

Большинство деревьев саванн листопадные, теряющие листву в сухой сезон. Они часто имеют перистые листья, что уменьшает общую площадь листвы и снижает испарение; у некоторых деревьев листья поворачиваются к солнцу всегда ребром с той же целью. Есть и вечнозеленые виды, у них листья преимущественно ксерофитные. Очень много суккулентных форм. Кустарники часто колючие, много склерофитов. Часто кустарники образуют сильно сомкнутые заросли, под которыми нет травы. Как в степях и пустынях, основная часть биомассы саванных трав заключена в подземных частях растений. В корнях, клубнях, корневищах запасаются не только питательные вещества, но и вода. У многих деревьев толстая кора, которая не прогорает при пожарах. Очень мало лиан и эпифитов. Есть виды растений, которые в дождевых лесах имеют форму лианы, а в саваннах – кустарника. Травяной покров не сплошной, между дерновинами травы видна почва. Преобладают злаки высотой около 1 м, но есть как бы «травы-эмерджженты», растущие довольно далеко друг от друга, высотой до 3 м.

Ярусность древесно-кустарниковой растительности в саваннах меньше, чем в дождевых лесах, но зато отмечается до трех ярусов в травостое.

Пожары в саваннах возникают часто, так как перед началом дождливого сезона здесь бывают «сухие грозы», когда молнии ударяют в землю, но дождей еще нет. Мощная кора деревьев, скрытые под землей почки трав криптофитов – эволюционные приспособления саванной экосистемы в целом, ее пожароустойчивость и в то же время пирогенность.

По берегам крупных, непересыхающих в сухие сезоны рек, развиты галерейные леса. Они растут по обоим берегам реки, в стороны всего на несколько десятков или сотен метров, но вдоль реки тянутся на десятки и даже сотни километров. Иногда у нешироких рек их ветви смыкаются над водой, и река течет как бы в крытой галерее – отсюда и название леса.

Животный мир саванн характеризуется преобладанием частных и преимущественных ксерофилов, для многих из них характерен четкий сезонный ритм размножения, кочевок, иногда и спячки, связанный с чередованием сухих и влажных сезонов. Мало древолазающих форм и дуплогнездников, но много наземных форм и норников. Как и в тропических лесах, много ночных форм.

Амфибий в саваннах меньше, чем в тропических лесах, и держатся они вблизи крупных непересыхающих водоемов, рептилий в саваннах очень много. Разнообразно население птиц саванн. Здесь меньше, чем в лесах, чисто древесных видов, но все же их достаточно много. Но много и форм, гнездящихся на земле и в кустарниках. Характерны бегающие, нелетающие или мало летающие виды а там, где есть непересыхающие реки и озера, – много водоплавающих и околоводных птиц. Наконец, много хорошо летающих хищных птиц, а среди них – много падальщиков.

Во всех саваннах, кроме австралийских, – обильны копытные и грызуны (в Австралии их экологические ниши занимают сумчатые). Обилие грызунов и копытных обусловливает наличие многочисленных хищников.

Особым эндемизмом славилась до недавнего времени фауна Австралии за счет разнообразия сумчатых. Но после завоза або-

ригенами собаки динго (*Canis dingo*), а европейцами – кроликов, лисиц и оленей многие виды сумчатых вымерли или стали крайне редкими.

Экосистемы гор – интразональные, особенности их определяются сложным рельефом и связанными с ним климатическими характеристиками. В горах, как правило, не выражен сухой период (кроме гор Тибета и Южной Америки). Существенный фактор горного климата – изменение атмосферного давления с подъемом на высоту, оно обусловливает многие другие климатические особенности. На высоте 5 км давление по сравнению с уровнем моря падает вдвое, на высоте 7 км – втрое, соответственно меняется парциальное давление кислорода. Разреженность воздуха на высоте сказывается на температуре, величине солнечной радиации, влажности и других факторах.

С высотой солнечная радиация повышается не намного, но возрастает доля ультрафиолетовых лучей, поэтому в горах на поверхности почвы может быть исключительно высокая температура (до +42 ... +50 °С на почве и до +60 ... +80 °С на темной вертикальной поверхности скал, обращенных к Солнцу). Температура воздуха уже в нескольких см над почвой может быть значительно ниже, так как на каждые 100 м высоты температура понижается в среднем на 0,5 °С: перемещение в горы вверх на 1 км соответствует перемещению на север на 1 тыс. км. Разница между температурами самого теплого и самого холодного месяцев с высотой падает. Так, во Французских Альпах при разности среднемесячных температур на уровне моря в 23 °С, на высоте 460 м она составляет 19 °С, а на высоте 2,5 км – 14 °С. В Гималаях, на высоте 7,7 км, она составляет всего 2 °С. Заморозки в горах бывают в любой из летних месяцев. Количество осадков в горах (кроме высокогорных пустынь) всегда выше, чем на близлежащих равнинах, а относительная влажность воздуха ниже в 2 раза на высоте 2 км и в 4 раза на высоте в 4 км.

Значительную роль играет экспозиция склона. На южных склонах верхняя граница леса на 100–200 м выше, чем на северных, нижняя граница вечных снегов также на южном склоне на 150–300 м выше, чем на северном. Снег в горах – важный эколо-

гический фактор. В Давосе, Швейцария, при температуре –33,7 °С под метровым слоем снега было всего –0,6 °С.

Жизнь в высокогорьях жмется к земле и уходит под землю. Сообщества бедны видами, облик их изменчив. Численность большинства видов сильно колеблется прежде всего под влиянием неблагоприятной погоды. Среди остающихся активными на зиму животных развито запасание корма. Кроме обычных для умеренного пояса миграций осенью на юг, весной на север, здесь еще развиты миграции летом вверх, зимой вниз. Например, горные копытные летом пасутся у кромки вечных снегов, зимой у границ леса или вообще в предгорьях.

Запасы гумуса в почве, фитомасса и продуктивность горных лесов аналогичны лесным формациям равнин, запасы гумуса в почве горных тундр, альпийских лугов и гольцов 1–24 тыс. т / кв. км, фитомасса 0,03–1,9 тыс. т / кв. км, продуктивность 0,01–0,75 тыс. т / кв. км.

Характер растительности выражено вертикальный. У подножий – формации, свойственные данной широтной ландшафтной зоне, далее вверх повторяется смена формаций, аналогичная смене по направлению на север. Безлесные ландшафты у подножий (степи, пустыни) сменяются по направлению вверх сначала лиственными, потом смешанными и хвойными лесами, выше границы леса находится пояс альпийских лугов (рис. 66), еще выше – пояс горных тундр, гольцовый пояс (почти лишенные растительности скалы) и нивальная зона (рис. 67) – вечные снега и ледники. В зависимости от широты местности у подножья и высоты гор возможны вариации. Так, на горах Бырранга (Таймыр, 75° с. ш.) равнинная тундра непосредственно переходит в горную, а снеговая линия лежит на высоте 800 м над уровнем моря. На Алтае высота снеговой линии – 3000 м, в Гималаях – 5000 м; в обоих случаях ясно выражена поясность растительности, от

Рис. 66. Альпийские луга, Алтай

предгорных степей в первом случае и тропических лесов во втором, до нивальной зоны.

Рис. 67. Горные тундры, гольцы и нивальная зона. Алтай

В высокогорьях общий облик растительности напоминает тундру – преобладают стелющиеся, карликовые, подушковидные и т. п. формы. Большинство травянистых растений – многолетники. Отличие от тундры – отсутствует вечная мерзлота, меньше влажность воздуха, больше осадков и сильнее инсоляция. Сходство – тонкий слой почвы над скальным грунтом (в тундре – над мерзлотой) и сильные ветра. Развито вегетативное размножение. Цветы более крупные, чем у тех же или близких видов с равнин, окраска их ярче, но стебли укорочены, часто листья образуют прикорневую розетку. Как и в тундре, преобладают хамефиты и гемикриптофиты, устойчивые к морозам. Характерно проникновение на юг по горным хребтам северных форм. Сообщества гор – островные сообщества, разделенные пространствами равнин. В них много эндемиков; в горах северного полушария много форм – реликтов прошедшего ледникового периода.

Высотные пояса растительности в общих чертах напоминают соответствующие ландшафтные зоны на равнинах, но есть и заметные отличия; также отличаются друг от друга горные экосистемы, имеющие одну высоту и сходный климат, но расположенные на разных континентах и даже в пределах одного континента.

Животный мир гор характеризуется двумя экологическими группами животных. Во-первых, это животные высотных поясов выше верхней границы леса, собственно, именно они и есть типичные горные животные. Пояса же лесов и предгорных безлесных формаций заселяют те же виды, что и обитатели близлежащих аналогичных формаций на равнине. Тем не менее и у них есть некоторые особенности, присущие чисто горным животным. Так, у многих лесных грызунов, населяющих горные леса по сравнению с теми же видами, обитающими в равнинных лесах, выше

содержание гемоглобина в крови и больше масса сердца и селезенки.

Рыбы горных рек представлены видами, предпочитающими холодные, богатые кислородом воды. Очень мало в горах амфибий и рептилий.

Характерны птицы, гнездящиеся на скалах, но добывающие пищу в воздухе (стрижеобразные и воробьиные), или хорошо лазающие по скалам и собирающие на них пищу (воробьиные). Хорошо представлены курообразные и соколообразные.

Из млекопитающих много грызунов, есть зайцеобразные и хищники. В последнее время сильно уменьшилась численность горных копытных как из-за преследования охотниками, так и из-за увеличения выпаса скота на высокогорных пастбищах.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ.

1. Охарактеризуйте климат: сухих субтропиков, влажных субтропиков, дождевых тропических лесов, саванн, гор.

2. Каковы основные экологические особенности растительности: сухих субтропиков, влажных субтропиков, дождевых тропических лесов, саванн, гор.

3. Каковы основные экологические особенности животного мира: сухих субтропиков, влажных субтропиков, дождевых тропических лесов, саванн, гор.

ГЛАВА 11.
Разнообразие экосистем. Пресноводные водоемы

Пресноводные водоемы подразделяются на две группы: стоячие, или лентические (*lentos* – спокойный), и проточные, или лотические (*lotus* – омываемый). Имеются и переходные формы (проточные озера, медленно текущие реки). Различные геологические процессы могут вызвать изменение типа водоема, тогда как биологические процессы часто стабилизируют или ослабляют процессы обмеления водоемов или речной эрозии. Деятельность человека приводит к усилению (ускорению) геологических процессов за счет биологических. Общая тенденция – озера заполняются твердым материалом (седиментация), а речные долины все глубже врезаются в земную поверхность и переносят продукты эрозии на большие расстояния (эрозионно-аккумулятивная деятельность).

По сравнению с сушей и морями (океанами) пресные воды занимают незначительную часть поверхности Земли, но их значение для природы и человека огромно. Наиболее значительные лимитирующие факторы для пресноводных экосистем – температура, прозрачность, наличие или отсутствие течения, концентрация кислорода и углекислого газа, концентрация солей и биогенных веществ, термодинамические свойства воды. Наиболее важные из них следующие.

1. Высокая удельная теплоемкость. Для нагревания 1 мл воды на 1 °С (от +15 до +16 °С) нужна 1 кал тепла. Выше теплоемкость только у аммиака.

2. Большая скрытая теплота плавления. Для превращения 1 г льда в воду при 0 °С нужно 80 кал.

3. Самая высокая для всех известных веществ скрытая теплота парообразования. При испарении 1 г воды при 100 °С поглощается 536 кал.

4. Наибольшей плотности вода достигает не при температуре плавления, как большинство веществ, а при более высокой. Температура плавления твердой фазы воды 0 °С, а наибольшей плотности она достигает при +4 °С. При температуре выше и ниже +4 °С вода расширяется, а следовательно, становится легче. Это

уникальное свойство воды защищает даже сравнительно неглубокие водоемы от промерзания до дна и делает возможной зимовку всех гидробионтов.

Температура воды колеблется в значительно меньших пределах, чем температура воздуха, но все же представляет собой важный лимитирующий фактор, так как гидробионты в большинстве своем стенотермны.

Вследствие этого даже умеренное тепловое загрязнение воды может повлечь за собой далеко идущие последствия. Изменение температуры играет большую роль в циркуляции, стратификации и перемешивании воды в водоеме. Даже мелкие пресноводные водоемы заметно влияют на микроклимат прилегающих участков суши, а большие – на мезоклимат.

Различные взвешенные частицы часто лимитируют проникновение в воду света, в связи с чем зона фотосинтеза повсюду в водной среде ограничена определенной глубиной. Мутность, особенно в том случае, когда она вызвана взвешенными частицами глины и ила, представляет собой серьезный лимитирующий фактор. Если же мутность обусловлена самими живыми организмами (увеличением количества одноклеточных существ в воде), то степень прозрачности становится показателем продуктивности. В большинстве пресноводных водоемов прозрачность колеблется от нескольких см до 2–4 м, а в отдельных случаях (Байкал) даже до 40 м.

Вода обладает довольно значительной плотностью, в 773,5 раза плотнее воздуха. Поэтому прямое действие течения становится очень важным лимитирующим фактором, особенно в проточных водоемах. Кроме того, течения часто в значительной мере определяют распространение мелких организмов и содержание необходимых для жизни растворенных в воде газов, солей и биогенных веществ.

Пресноводные водоемы, как правило, бедны растворенным кислородом. В 1 л дистиллированной воды при температуре 0 °С растворяется 11 куб. см кислорода, повышение температуры и концентрации растворенных веществ снижает его количество. В чистых холодных водоемах концентрация кислорода около 9–10 куб. см/л, в большинстве же водоемов не более 5–7 куб. см/л.

Концентрация нитратов и фосфатов представляют собой лимитирующий фактор во всех пресноводных экосистемах. Общее содержание солей в пресной воде не превышает 0,5 г/л (0,5 ‰). Вода с содержанием солей от 0,5 до 5,0 ‰ называется минерализованной, от 5,1 до 15 – солоноватой, от 15,1 до 40 – соленой, свыше 40 – пересоленной, или рассолом.

Продуктивность пресноводных водоемов, по сравнению с экосистемами суши, невелика, от 0,1 до 1,5 тыс. т/кв. км, что сравнимо с продуктивностью пустынь и степей. Но продуктивность эта получается на очень небольшую исходную фитомассу: от 0,01 до 0,2 тыс. т/кв. км. Происходит это потому, что значительная часть фитомассы пресноводных водоемов составляют одноклеточные водоросли, размножающиеся с большой быстротой.

Так как пресные водоемы отделены друг от друга сушей или морем, то пресноводные организмы, не способные преодолевать такие преграды, в водоемах, разделенных всего несколькими километрами суши, могут быть представлены в одинаковых экологических нишах разными видами. В то же время икра рыб и амфибий часто переносится из водоема в водоем на лапках водоплавающих птиц, а простейшие, одноклеточные водоросли, коловратки, низшие ракообразные, способные образовывать защитные структуры (цисты, споры), переносятся ветром с обсыхающих берегов водоемов на большие расстояния, и население водоемов представителями этих таксонов в высокой степени однородно на больших территориях.

Для пресноводных организмов серьезная проблема – поддержание уровня осмотического давления. Концентрация солей в тканях и клетках у них выше, чем в окружающей воде (гипертоничные организмы). Значит, пресноводные обитатели или должны иметь непроницаемые покровы (хитин насекомых, чешуя рептилий), или иметь приспособления для удаления излишней воды (сократительные вакуоли у одноклеточных, почки у рыб и амфибий, мальпигиевы сосуды у насекомых, нефридии у червей). Трудностями осморегуляции объясняется тот факт, что большое число морских животных – целые классы и типы – оказались неспособны заселить пресные воды. Напротив, костистые рыбы, морские

птицы и млекопитающие, жидкости тел которых содержат меньше солей, чем морская вода (гипотоничные организмы), благодаря совершенной системе осморегуляции (почки) смогли вторично заселить морскую среду.

По жизненным формам и занимаемым ими местообитаниям, пресноводные гидробионты делятся на следующие группы.

Бентос. Прикрепленные к дну или ползающие по нему организмы: растения (фитобентос), животные (зообентос) – и микроорганизмы, живущие на поверхности донных осадков или в их толще.

Перифитон. Животные и растения, поселяющиеся на подводных растениях, камнях и т. п.

Планктон – пассивно плавающие или парящие в воде организмы, перемещающиеся главным образом с помощью течений. Делятся на фитопланктон и зоопланктон. Хотя некоторые представители зоопланктона способны активно плавать, в целом планктон не способен перемещаться против сколько-нибудь заметного течения.

Нектон – свободно плавающие организмы: рыбы, амфибии, крупные насекомые и т. п.

Нейстон – организмы, держащиеся на поверхности воды, используя пленку поверхностного натяжения.

В пресноводной среде главными продуцентами оказываются водоросли, за ними следуют водные цветковые растения.

Из консументов большую часть биомассы пресноводных экосистем составляют моллюски, водные насекомые, ракообразные и рыбы. Черви, коловратки и простейшие имеют существенную биомассу не во всех экосистемах.

Из редуцентов примерно равная роль принадлежит бактериям и грибам. Они наиболее многочисленны в водах, где имеется большое количество органического детрита как естественного, так и искусственного происхождения. В незагрязненных водах их меньше.

В стоячих водоемах – озерах, прудах, водохранилищах – выделяется по глубине три зоны: литоральная, лимническая и профундальная (рис. 68).

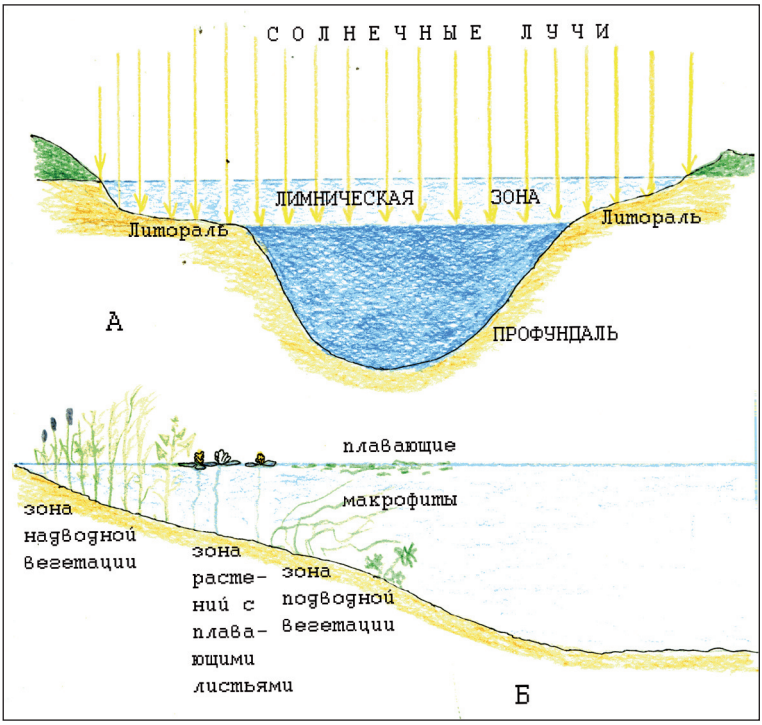

Рис. 68. Зональность по глубине и зоны распределения макрофитной водной растительности в озере (по Одуму, 1975, с изменениями)
А – зональность озера по глубине; В – зона распространения водных растений – макрофитов

Литоральная зона – мелководные прибрежные участки, в которых солнечный свет проникает до дна. Для этой зоны характерны высшие растения, укоренившиеся в дне водоемов. Мелкие водоемы, просвеченные солнцем до дна на всей площади, состоят, собственно, из одной литорали.

Лимническая зона – толща воды, пронизанная светом, над такими участками дна, куда свет не проникает. В мелководных водоемах отсутствует.

Профундальная зона – дно и толща воды над ним, куда не проникает солнечный свет. В мелководных водоемах отсутствует.

В литоральной зоне существует два типа продуцентов. Это укорененные в дне (преимущественно цветковые) и плавающие (преимущественно водоросли) растения. Обычно в водоемах, содержащих избыточное количество биогенов, наблюдается так называемое «цветение» нитчатых водорослей. Огромные их массы с запутавшимися в них пузырьками кислорода всплывают на поверхность. Здесь большая часть образовавшегося при фотосинтезе кислорода уходит в атмосферу. При разложении погибших водорослей также расходуется кислород. А поскольку цветение бывает, как правило, в конце лета, теплая вода не дает большому количеству кислорода раствориться в ней. Удлинившиеся ночи способствуют уменьшению времени фотосинтеза (дыхание же и гниение идут круглые сутки). Все это приводит к сильнейшему дефициту кислорода в воде, что может вызвать даже гибель многих оксифильных гидробионтов («летний замор»).

Обычно укорененные водные растения образуют на литорали концентрические зоны, одна экологическая группа растений сменяет другую по мере нарастания глубины.

Зона надводной вегетации. Укорененные на дне растения, основные фотосинтезирующие поверхности которых (листья, стебли) находятся над водой. Следовательно, они используют углекислый газ атмосферы; солнечный свет для них не ослабляется водой; напротив, блики света от поверхности воды улавливаются нижними поверхностями листьев. Воду и биогенные элементы они получают из водоема. Многие из этих растений обладают длинными корнями и могут «выкачивать» биогены из глубины анаэробных осадков, возвращая их в активный круговорот. Растения этой зоны образуют ассоциацию, соприкасающуюся с ассоциациями прибрежных болот, и составляют важное связующее звено между водными и наземными экосистемами.

Зона укорененных на дне растений с плавающими листьями. Эта зона в экологическом отношении сходна с предыдущей, но горизонтально расположенные листья могут в значительной степени препятствовать проникновению света в воду. На нижних поверхностях листьев часто питаются, отдыхают, а также откладывают яйца водные насекомые и брюхоногие моллюски. По верхним по-

верхностям могут передвигаться насекомые, мелкие земноводные и птицы.

Зона подводной вегетации. Укорененные в дне или иным способом укрепленные растения, полностью или почти полностью находящиеся под водой. Листья тесьмовидные, нитевидные или сильно рассеченные, хорошо приспособленные к газообмену и минеральному обмену в водной среде.

Лишенные корней плавающие продуценты представлены многочисленными группами водорослей. Многие виды, образующие планктон, встречаются и в литорали, и в лимнической зоне; другие, образующие перифитон, – только в литорали. Наиболее многочисленные водоросли: зеленые (одноклеточные, колониальные и нитчатые); диатомовые; сине-зеленые. Последние способны быстро образовывать необычайно большую биомассу в загрязненных водоемах. Некоторые их виды способны усваивать атмосферный азот. Учитывая особенности температурного и кислородного режима водоемов в конце лета (см. выше), сине-зеленые водоросли часто являются причиной летних заморов. К фитопланктону относятся также имеющие хлорофилл жгутиковые.

Характерной чертой фитопланктона в водоемах умеренного пояса является заметная изменчивость видового состава и сезонной плотности популяций. Весеннее цветение обычно вызывают диатомовые водоросли. Зимой при низкой температуре и малой освещенности подо льдом фотосинтез идет медленно, образующиеся биогены не используются и накапливаются в воде. Весной это вызывает быстрое размножение фитопланктона, но, когда биогены израсходованы, оно прекращается. Накопившиеся в течение лета биогены вызывают осеннее цветение, которое обусловливают в основном сине-зеленые водоросли, способные к фиксации азота. Поэтому уменьшение количества биогенов не так сильно лимитирует их развитие, и цветение прекращается лишь с понижением температуры водоема осенью.

Зоопланктон представлен простейшими, в первую очередь различными инфузориями, низшими ракообразными: ветвистоусыми, веслоногими, раковинными; коловратками и др. Литоральный планктон богаче видами, в нем чаще встречаются виды

с более тяжелыми и менее плавучими раковинами, в лимническом видов меньше, но численность их может быть очень велика. Они отличаются повышенной плавучестью, у них более легкие панцири, более длинные антенны и т. п. Характерны вертикальные суточные миграции.

Нитчатые и сине-зеленые водоросли часто образуют перифитон на высших растениях, причем бывают специфические связи определенных видов хозяев и видов перифитона, мутуалистические отношения между ними.

Консументы, населяющие литоральную зону, более разнообразны, нежели в других зонах. У некоторых животных, особенно перифитонных, наблюдается такая же зональность, как и у растений, на которых они обитают, но многие виды встречаются в пределах литорали почти повсеместно. В целом распределение растений имеет горизонтальную зональность, а животных – вертикальную. Перифитонные формы – мелкие брюхоногие моллюски, коловратки, плоские черви, мшанки, гидры, личинки водных насекомых – сидят на стеблях и листьях крупных растений или прикрепляются к ним. Моллюски питаются самими растениями или их перифитоном, нимфы стрекоз и некоторые другие – хищники, остальные в массе детритоядные.

В иле обитает большое количество редуцентов, первичных и вторичных консументов. Это нимфы некоторых стрекоз и поденок, равноногие раки, двустворчатые моллюски, кольчатые и круглые черви, личинки комаров-звонцов («мотыль») и др.

Нектон литоральной зоны часто многочисленен и богат видами – это личинки и имаго водяных жуков и водяных клопов, большинство из них хищники. Почти исключительно в литоральной зоне встречаются амфибии, водные рептилии и млекопитающие. Много в литоральной зоне и рыб. Почти не покидают литоральную зону растительноядные виды и те хищники, которые подстерегают добычу в зарослях водной растительности.

Лимнический нектон состоит в основном из рыб. Чисто лимнические планктоноядные рыбы бывают только в крупных озерах; многие хищники перемещаются из литоральной зоны в лимническую и обратно.

В профундальную зону свет не проникает, поэтому там нет своих продуцентов, за исключением хемотрофных бактерий, но их биомасса невелика и обеспечить все профундальное сообщество не может. Обитатели профундали довольствуются пищей, попадающей сюда из лимнической и литоральной зон. Именно в профундальной зоне накапливается основная масса биогенов, которые потом вертикальными течениями выносятся в верхние зоны.

Сообщество профундальной зоны маловидовое. Много бактерий и грибов, особенно на поверхности раздела вода – ил; происходит накопление органических веществ. Другие редуценты представлены червями, моллюсками и личинками насекомых, питающихся илом.

Лентические экосистемы отличаются определенной стратификацией, меняющейся по сезонам. Летом поверхность воды нагревается сильнее, чем придонные слои, поэтому циркуляция происходит только в поверхностном слое. С более холодной глубинной водой смешивания не происходит, так как вода различной температуры имеет и различную вязкость. Верхняя зона с хорошо перемешанной теплой водой именуется эпилимнионом, нижняя с холодной водой – гиполимнионом. Между ними находится тонкий промежуточный слой, в котором происходит резкий температурный скачок (иногда на 10 °С и более) – термоклина. Если она расположена ниже глубины проникновения света, то в гиполимнионе резко падает количество кислорода (и фотосинтеза нет, и перемешивание с верхними слоями отсутствует).

С наступлением осени вода в эпилимнионе охлаждается и сравнивается с температурой гиполимниона. Термоклина исчезает. Теперь циркуляция идет по всей толще воды и кислород снова поступает в глубину. Когда поверхностный слой воды охлаждается до +4 °С, вода достигает наибольшей плотности и «тонет» (опускается на дно). Она наиболее богата кислородом, поэтому озеро как бы делает глубокий вдох. Вся вода в водоеме имеет одинаковую температуру и равномерно насыщена кислородом. Стратификации нет. После замерзания водоема возникает зимняя стратификация – она не так выражена, как летняя: подо льдом температура воды близка к 0 °С, далее постепенно повышается, пока не

достигает +4 °С, и такая температура – до самого дна. Весной лед тает, поверхностные слои нагреваются до +4 °С и поверхностная вода, обогащенная кислородом, снова опускается на дно – озеро делает второй «глубокий вдох», оно снова имеет по всей толще единую температуру и равномерное насыщение кислородом, стратификации снова нет. Такова классическая схема сезонных изменений в большинстве озер умеренной зоны, которые называются димиктическими (дважды перемешанные) (рис. 69).

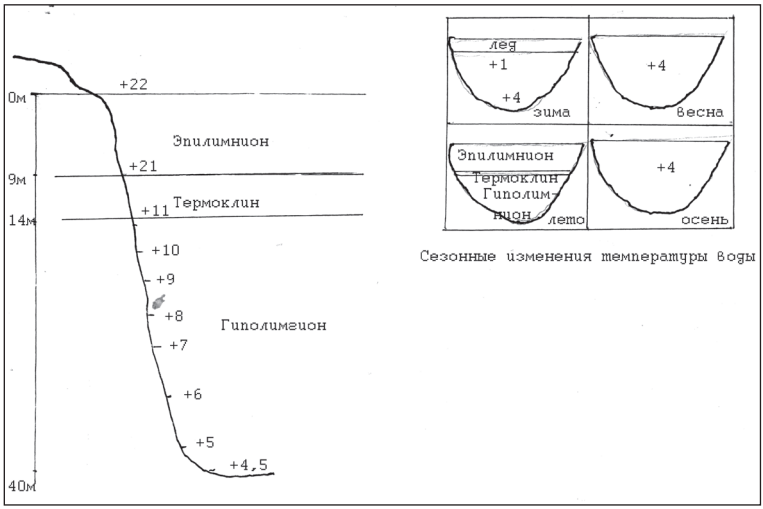

Рис. 69. Температурный режим димиктического озера (по Одуму, 1975, с изменениями)

В полярных областях находятся холодные мономиктические озера. Вода в них только летом нагревается до температуры +4 °С и бывает лишь одно перемешивание воды – летом.

Теплые мономиктические озера встречаются в субтропиках и на юге умеренного пояса. Они не замерзают, и температура порядка +4 °С бывает только зимой, тогда и происходит перемешивание.

Полимиктические озера – высокогорные озера тропиков. Днем вода в них сильно нагревается, а ночью сильно остывает. Практически каждые сутки идет перемешивание.

Олигомиктические – тропические равнинные озера имеют более-менее постоянную температуру в течение всего года и практически не перемешиваются.

Кроме вышеописанных, выделяется еще несколько типов озер, не основанных на особенностях циркуляции воды.

Дистрофные озера содержат много солей железа и гуминовых кислот, поэтому вода в них имеет низкие значения pH (до 3,5). Типичные представители этого типа – озера среди торфяных болот. Биота очень бедна – сине-зеленые водоросли, некоторые простейшие, коловратки. Вода на вид темная и прозрачная, на дне растительности нет.

Глубокие древние озера с эндемичной биотой. Известнейшее озеро этого типа – Байкал. Существует более 25 млн лет. Из 291 вида обитающих в Байкале рачков-бокоплавов 285 эндемиков (98 %), из 36 видов рыб 33 эндемика (81 %), из 850 видов растений 133 эндемика (16 %), и т. д. В зарубежной экологической литературе Байкал очень метко назван «пресноводной Австралией». К этому типу относятся также озера Маркаколь в Восточном Казахстане, Йелоустон в США, Танганьика и Ньяса в Африке и ряд других.

Соленые озера пустынь и полупустынь. Испарение превышает осадки, а стока нет. Сообщества очень бедны видами, но число особей может быть огромно. Характерны сине-зеленые водоросли, некоторые простейшие, низшие раки, личинки некоторых двукрылых. Характерные представители: Большое Соленое озеро в США, Мертвое море в Палестине, соленые озера в низовьях Волги – Эльтон и Баскунчак (основная соль – хлористый натрий), Накуру в Африке (основная соль – гидрокарбонат натрия). Концентрация солей от 100 до 300 ‰.

Вулканические озера – кислые и щелочные озера в районах высокой активности вулканической деятельности. Вода поступает из глубоких слоев земной коры высокой температуры (до +80 +95 °С). Биота из термостойких бактерий и сине-зеленых водорослей. Озера в горах Филиппинских островов, Японии, на Камчатке и в некоторых других местах.

Меромиктические озера. Постоянная стратификация, вызванная разной соленостью в разных слоях. Каждый слой имеет свою специфическую биоту из стеногалинных организмов. Пример – озеро Могильное на острове Кильдин в Баренцевом море (рис. 70). Площадь его около 12 га, глубина 16 м. Бывший морской залив, отсеченный от моря ледниковой мореной. На дне нежилой слой воды, пропитанной сероводородом, отделен от остального озера слоем с пурпурными серобактериями, защищающими от сероводорода верхние слои воды. Далее слой воды соленостью около 30 ‰, затем слой солоноватой воды и сверху – пресная вода. В озере ощущаются приливы и отливы, но с запозданием на 3 часа. В соленой воде – типичные обитатели Баренцева моря – водоросли, моллюски, иглокожие, рыбы, но меньших размеров, чем морские; в пресноводном слое – типичные для этой территории пресноводные организмы. Температура воды в озере почти круглый год около +7 °С. К этому же типу озер относится озеро Фундудзи в Африке и некоторые другие.

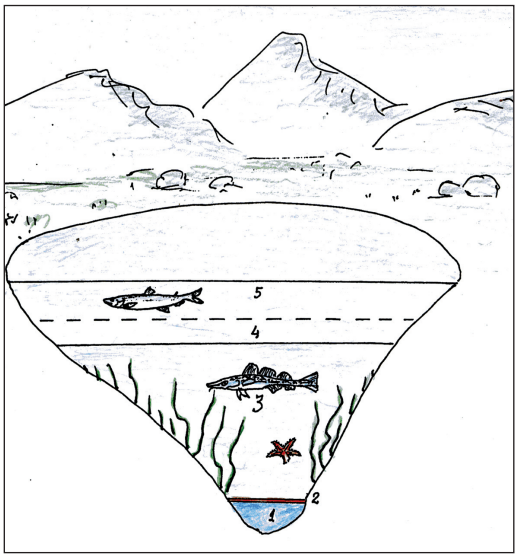

Рис. 70. Структура биоты оз. Могильное
1 – вода, насыщенная сероводородом, 2 – слой пурпурных серобактерий, 3 – соленая вода, 4 – солоноватая вода, 5 – пресная вода

В большинстве озер происходит олиготрофно-эвтрофная сукцессия. Олиготорфные озера (рис. 71) глубокие, отличаются холодной водой с высоким содержанием кислорода, имеют обширную лимническую зону с невысокой плотностью планктона, невысокую продуктивность, скудную литоральную биоту. Вследствие низкой продуктивности в гиполимнионе не бывает дефицита кислорода. Поэтому здесь обитают стенотермные криофильные виды, в том числе придонные рыбы. Озера эти молоды в геологическом отношении и мало изменились со времени своего возникновения.

Рис. 71. Телецкое озера на Алтае. Пример олиготрофного озера

Эвтрофные озера (рис. 72) мельче, а продуктивность их выше. Вода более теплая, кислорода меньше, чем в олиготрофных озерах, но достаточно для развития разнообразных гидробионтов. Литоральная биота богатая, плотность планктона выше, периодически наблюдается его «цветение». Высокое содержание в воде биогенов приводит к резкой стратификации летом и к дефициту кислорода в гиполимнионе. Последний находится на небольшой глубине, так как вода таких озер малопрозрачная. Олиготрофные озера в процессе сукцессии превращаются в мезотрофные (промежуточные), а затем в эвтрофные, причем этот процесс может быть ускорен деятельностью человека, приводящей к загрязнению озера биогенами (прежде всего азотными и фосфорными соединениями) и повышению температуры при сбросах теплых промышленных и коммунальных вод.

Рис. 72. Озеро Теннис в северной лесостепи Западной Сибири. Пример эвтрофного озера

Особую группу лентических водоемов составляют искусственные озера – пруды и водохранилища. Водохранилища крупных электростанций или обеспечивающие работу крупных оросительных систем (часто эти функции объединяются) сопоставимы по площадям с крупными озерами. Крупнейшее в мире по площади водохранилище Вольта (в Гане, Африка; 8480 км^2) лишь немного меньше Онежского озера (9690 км^2), за ним следует Куйбышевское в России (5900 км^2), намного превышающее по площади Чудское и Псковское озера, вместе взятые (3550 км^2). В водохранилищах часто теряются важные биогенные вещества, но вместе с тем происходит эвтрификация прибрежных вод и вод нижележащих участков реки. Увеличиваются потери воды с испарением, падает количество растворенного кислорода. Сброс загрязнителей с промышленными и сельскохозяйственными стоками ухудшает качество воды ниже по течению. Плотины преграждают путь на нерест многим видам рыб. Литоральные сообщества долго не стабилизируются из-за постоянных изменений уровня воды и переоформления берегов долгое время после постройки водохранилища. Также серьезную проблему составляет подъем уровня грунтовых вод вокруг водохранилища и подтопление населенных пунктов на его берегах.

Небольшие пруды мельничных плотин или мелких ГЭС довольно быстро стабилизируются и приобретают черты естественных эвтрофных водоемов. Рыборазводные пруды – нестабильные маловидовые экосистемы, поддерживаемые человеком за счет внесения корма и извлечения рыбы, перенаселяющей пруд.

Лотические сообщества отличаются от лентических тем, что в них наличествует течение, более равномерно распределяется кислород (отсутствует стратификация) и более интенсивный обмен с прилегающими сухопутными экосистемами.

Течения могут иметь разную скорость в разных частях одной и той же реки. В больших реках течение может стать в низовьях столь медленным, что, по сути, возникают условия лентических экосистем.

Протяженность контакта реки с сушей (длина береговой линии) больше, чем у озера. Хотя в реках достаточно своих проду-

центов, но значительная часть детрита и минеральных солей попадает в реки, смываясь с берегов дождевой и снеговой водой, падая в реку в виде листового опада, или приносится ветром в виде пыли. Иногда большое значение имеют планктон и детрит, попадающие в реку из стоячих водоемов. С другой стороны, реки переносят часть биогенов в наземные экосистемы: личинки многих насекомых развиваются в воде, а взрослые ее покидают, многие наземные хищники питаются рыбой и другими водными организмами и т. п. Процессы такого рода имеют место и в озерах, но из-за сравнительно небольшой, по сравнению с реками, длиной береговой линии, они там менее значимы.

В естественных условиях содержание кислорода в реке может считаться практически постоянным. Благодаря небольшой по сравнению с озерами глубине, значительной поверхности контакта с воздухом и постоянному движению реки и ручьи, даже при отсутствии собственных зеленых растений, обильно снабжаются кислородом. Поэтому речные животные оксифильны и стенооксидны, с малой толерантностью к недостатку кислорода, а речные сообщества очень чувствительны к любым загрязнениям, которые уменьшают содержание кислорода.

Реки имеют в основном два типа сообществ. Первое из них – перекаты, или быстрины (рис. 73). Это мелководные участки с быстрым течением. Дно здесь свободно от ила и обломочного материала, поверхность твердая, каменистая. Здесь встречаются специализированные формы бентоса, прочно прикрепленные к субстрату или крепко держащиеся за него, а также некоторые быстроплавающие рыбы. Плесы, или заводи (рис. 74), – глубоководные участки с медленным течением, в результате которого ил и обломочный материал оседает на дно, образуя мягкий субстрат. Эта зона неблагоприятна для обитающих на поверхности дна форм бен-

Рис. 73. Перекат. Река Чулышман на Алтае

Рис. 74. Плёс. Река Булюкем на Алтае

тоса, но здесь много роющих и илоядных форм, помимо бентоса и нектона здесь при очень медленном течении появляется и планктон.

Течение – главный лимитирующий фактор на перекатах, но твердое каменистое дно служит удобной поверхностью для прикрепления разнообразных животных и растений. На мягком подвижном дне заводей мелкие организмы бентоса практически не подвержены влиянию течения. Видовой состав сообществ этих двух типов лотических экосистем отличен друг от друга. В то же время видовой состав населения заводей может быть близким к таковому лентических водоемов.

Песок и ил представляют собой наименее благоприятный тип дна. Здесь самые бедные и в количественном, и в качественном отношении фауна и флора. Глинистое дно более благоприятно, чем песчаное. Но наиболее разнообразно население галечникового или скального дна. Наибольшая плотность популяций не зарывающихся в грунт донных беспозвоночных приурочена к быстринам, а речного нектона и роющих обитателей дна – к заводям. Многие рыбы находят убежище в заводях, а питаются в нижних участках перекатов, связывая эти два типа сообществ.

Речной планктон развит слабее, чем озерный, так как он сносится течением и накапливается лишь в наиболее медленно текучих частях заводей. Здесь его запас может быть существенным. Часто планктон сносится в реку по ее притокам из озер, из которых вытекают эти притоки.

Одними из самых важных адаптаций речных организмов являются адаптации к течению. Это постоянное прикрепление к твердому субстрату – камням, утонувшим бревнам, подводным частям искусственных сооружений, крючки и присоски, клейкие поверхности, обтекаемое тело с мощной мускулатурой, уплощенное тело, помогающее находить убежище в щелях между камнями,

держаться непосредственно у поверхности дна, прижимаясь к нему, а также положительный реотаксис – неизменная ориентировка тела против течения.

Еще одно важное отличие лотических сообществ от лентических – в первых продольная зональность, во вторых – круговая. В верховьях рек зональность выражена более резко: здесь больше крутизна наклона, чаще меняется объем потока и химический состав воды. Изменение этих свойств на протяжении первых 1,5 км течения реки часто выражено более резко, чем на 80–100 км у устья. Эта смена не представляет собой однородного непрерывного процесса, так как многие виды встречаются по всему течению реки. Специфические условия повторяются через определенные интервалы (смена перекатов и плесов в зависимости от уклона речного дна, его изменений, наличия преград и т. п.).

Особый тип лотических сообществ – источники. По сравнению с реками отличаются постоянством химического состава, скоростью течения и температурой воды. Вода, свойства которой изменились под влиянием фотосинтеза и дыхания водных организмов, уносится и заменяется новой с прежними свойствами. Сукцессии отсутствуют. Источники являются, таким образом, некими природными хемостатами.

Виды источников разнообразны. Все их можно разделить на три основных типа.

Горячие источники. Обычно высокая минерализация воды, температура часто повышена до +80 +90 °С. Обитают лишь некоторые бактерии (анаэробные и аэробные) и сине-зеленые водоросли.

Большие источники с жесткой водой, с температурой, характерной для средних температур водоемов данного региона.

Мелкие источники с мягкой водой, вода в них холоднее, чем вода в открытых водоемах данного региона. Из-за небольших размеров полностью зависят от поступления органики с суши.

Постоянная температура источников позволяет жить в них организмам, которые нигде более в данном регионе не встречаются. Так, некоторые северные водные насекомые в Центральной Европе встречаются в воде очень холодных источников, в то же время

в теплых источниках Исландии живут теплолюбивые насекомые, типичные для Южной Европы.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ.

1. Каковы основные физико-химические свойства пресноводной среды?
2. На какие классы подразделяются пресноводные водоемы?
3. Какие зоны выделяются в стоячих водоемах?
4. Каковы особенности биоты стоячих водоемов?
5. Каковы основные сезонные изменения в стоячих водоемах?
6. В чем особенности текучих водоемов?
7. Какова зональность текучих водоемов?
8. Каковы особенности биоты текучих водоемов?

ГЛАВА 12
Разнообразие экосистем. Океаны и моря

Основные характеристики океанической среды, которые представляют интерес с экологической точки зрения, следующие.

1. Мировой Океан и его моря занимают 70 % поверхности Земли.

2. Глубина Мирового Океана огромна и жизнь обнаружена в ней на всей его глубине. В Мировом Океане нет абиотических зон, хотя, конечно, имеются зоны повышенной и пониженной плотности населения.

3. Мировой Океан и его моря непрерывны и не подразделяются, подобно суше и пресным водам. Все океаны и моря соединены друг с другом. Основными же барьерами в них для распространения живых организмов служат температура, соленость и глубина.

4. В Мировом Океане происходит постоянная циркуляция воды. Разница в температурах воздуха на полюсах и на экваторе порождает сильные ветра, дующие на протяжении года к северу и к югу от экватора с востока на запад (пассаты). В результате совместного действия этих ветров и вращения Земли образуются определенные течения. Кроме поверхностных течений имеются и глубинные, обусловленные различиями в плотности воды, которая, в свою очередь, зависит от разности температур и солености. Циркуляция в море настолько эффективна, что дефицит кислорода, часто встречающийся в пресных водах, сравнительно редок в Мировом Океане (возможен лишь в некоторых мелководных заливах и морях, связанных с основной массой океанической воды узкими проливами – Азовское море, Чесапикский залив и некоторые другие).

5. Океан является основным поглотителем солнечного тепла. Он отражает только 8 % потока солнечного излучения, а 92 % поглощает его верхний слой (суша отражает в среднем 30 % солнечного излучения). Из этих 92 % на испарение затрачивается 47 %, на длинноволновое (инфракрасное) излучение уходит 39 % и остальные 6 % – на турбулентный перенос. Океан, нагреваясь в основном в тропической зоне, переносит тепло течениями в умеренные и холодные области. Средняя температура поверхности

Океана +17,8 °С, что на 3,3 °С выше средней температуры воздуха в приземном слое. Самый теплый океан – Тихий, средняя температура его вод +19,4 °С, а самый холодный – Северный Ледовитый, – 0,75 °С. Средняя температура воды всей толщи Океана +5,7 °С, что на 22,7 °С выше средней температуры воздушной толщи (– 17 °С). Океан, следовательно, является основным аккумулятором солнечного тепла на нашей планете.

6. Экваториальные течения направлены к западу и востоку, прибрежные – к северу и югу. В общем, основные течения подобны гигантским колесам, вращающимся в северном полушарии по часовой стрелке, а в южном – против. Большую роль в жизни Мирового Океана играют вертикальные течения – апвеллинги (рис. 75). Они возникают там, где ветра постоянно перемещают поверхностную нагретую Солнцем воду прочь от материкового склона. Взамен ее на поверхность поднимаются холодные глубинные воды, богатые кислородом и накопленными на дне биогенными веществами. Здесь расположены высокопродуктивные области океанов, гнездится много морских птиц, располагаются лежбища ластоногих, развито рыболовство. Наиболее мощные апвеллинги приурочены к западным берегам континентов в тропической

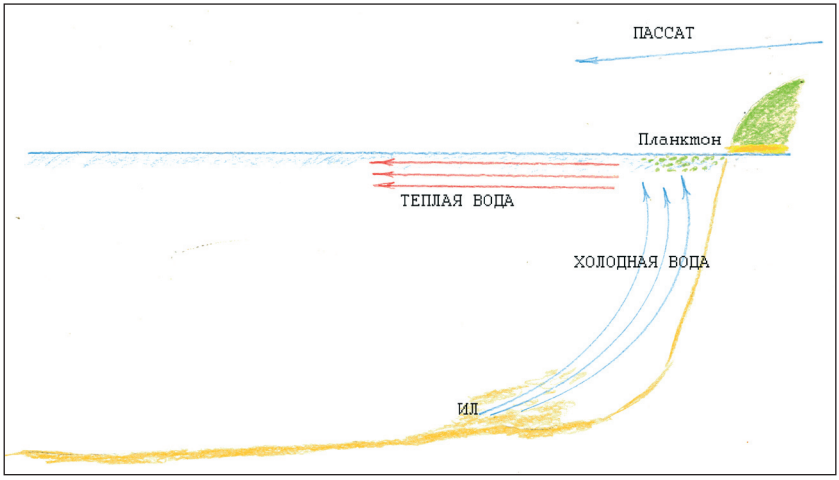

Рис. 75. Схема апвеллинга (по Одуму, 1975, с изменениями)

и субтропической зонах. Наиболее крупный апвеллинг находится у побережья Перу и Чили. Занимая 0,02 % площади Мирового Океана, он дает 12–20 % мирового улова рыбы.

7. Там, где нет горизонтальных и вертикальных течений, трупы животных, остатки растений и пр. постоянно опускаются на глубину. Таким образом, образовавшиеся в верхних слоях Океана биогенные элементы на долгое время захораниваются в донных осадках.

8. Определенный вклад в циркуляцию вод и в перенос биогенных веществ играют аутвеллинги – места впадения в моря и океаны крупных рек, воды которых собирают эти вещества с громадных площадей своих бассейнов в сравнительно небольшой объем своего устья и прилегающих прибрежных вод.

9. На морях и океанах господствуют разнообразные волны и приливы, вызванные притяжением Луны и Солнца (рис. 76).

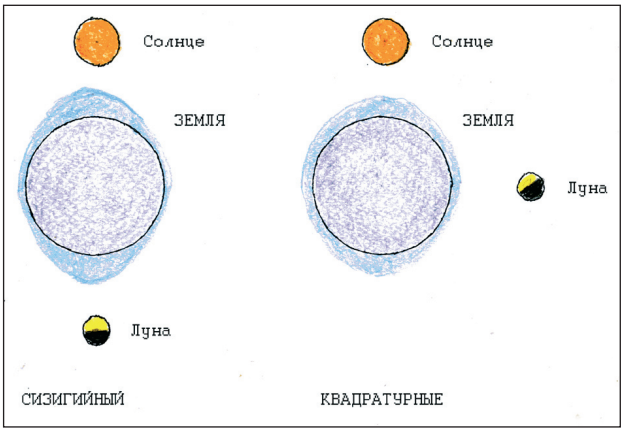

Рис. 76. Схема образования приливов (по Одуму, 1975, с изменениями)

Роль приливов особенно велика в прибрежных водах, обусловливая в них богатую и разнообразную жизнь. Приливы регулируют периодичность в жизни прибрежных сообществ, «заводя» лунные биологические часы. Поскольку приливы повторяются с периодичностью около 12,5 часов, то в большинстве мест они

происходят дважды в сутки, смещаясь в каждые последующие сутки примерно на час. Каждые две недели, когда Солнце, Луна и Земля находятся на одной прямой (в полнолуние и в новолуние, так называемое положение сизигия) силы солнечного и лунного притяжения складываются и амплитуда приливных колебаний достигает наибольшей величины (сизигийный прилив). Между этими пиками, с интервалом тоже в две недели, разность уровней прилива и отлива бывает минимальной. Происходит это потому, что Солнце и Луна в это время находятся под прямым углом друг к другу и относительно Земли, и вследствие этого их совместное притяжение ослабевает. Такие приливы происходят в первую и последнюю четверти луны и называются квадратурными.

В открытом океане амплитуда приливов и отливов не более 30,5 см, в закрытых же заливах и бухтах с крутыми скалистыми берегами – значительно выше. Так, на восточном побережье Кольского полуострова приливы достигают высоты 6 м, на северо-востоке Охотского моря – 11 м, в устье реки Ранс (северо-западная Франция) – 12,5 м, а в заливе Фанди (на атлантическом побережье Северной Америки, на границе США и Канады) – 16 м, а если к приливу добавляется ветровой нагон волн – то и до 19 м.

Волны в морях есть почти всегда, даже при полном штиле может накатывать зыбь – волны, поднятые штормом очень далеко от этого места и дошедшие в виде очень длинных и пологих волн. Волны способствуют активному перемешиванию поверхностных вод с атмосферным воздухом, что существенно улучшает газообмен между атмосферой и гидросферой. При штормовых ветрах в открытом море высота волны достигает 12 м и более, а их длина (расстояние между гребнями двух волн) 250–300 м (наибольшая зарегистрированная длина волны – 1130 м). У берега, в зоне прибоя, отмечались выбросы волн до 30 м, а сила удара волны о берег может достигать 20 т/м^2 и даже больше. Но наибольшую величину имеют не ветровые волны, а сейсмические, возникающие при подводных землетрясениях (цунами). Высота таких волн от 6 до 24 м, скорость движения до 1700 км/час, а длина волны может достигать 180–1200 км.

В прибрежной зоне волны оказывают существенное влияние на береговую линию и в значительной степени ее формируют. Это

влияние зависит от твердости пород, слагающих берег, от частоты и силы штормов в данном районе и от наличия или отсутствия защитных преград, как естественных (острова, отмели, рифы), так и искусственных (дамбы, молы, волноломы).

10. Морская вода имеет постоянную соленость. Среднее ее значение для Мирового Океана 35 ‰, наибольшая – в Красном море, 43 ‰ (а в Суэцком канале зимой – даже до 52 ‰), наименьшая в Финском заливе Балтийского моря – 5 ‰. В местах впадения в моря и океаны крупных рек соленость еще ниже, например, у устья Амазонки всего около 1 ‰. 77,14 % всех солей составляет поваренная соль (NaCl), 11,43 % хлористый магний ($MgCl_2$), 5,71 % сернокислый магний ($MgSO_4$), 5,72 % все остальные соли.

11. Концентрация растворенных биогенов низка и является важным лимитирующим фактором, определяющим размеры популяций водных организмов. Если основные соли, определяющие соленость морской воды, имеют концентрации порядка 10^{-3}, то нитраты, фосфаты и другие биогенные вещества находятся в морской воде в концентрации 10^{-6}–10^{-9}. К тому же время их пребывания в воде относительно невелико, так что концентрация этих важнейших биогенов сильно варьирует в различных частях океана, и даже в одном и том же месте в разные сезоны (и даже в разные часы суток!).

12. Общая продуктивность Мирового Океана 30 млрд т в год, что сравнимо с общей продуктивностью суши (30,9 млрд т в год), но площадь Мирового Океана и морей в 2,4 раза больше площади суши (361 млн кв. км против 149 млн кв. км), на единицу площади океанической среды производится в 2,4 раза меньше продукции, чем на суше. А если еще учесть, что вся продукция суши производится, грубо говоря, на плоскости, а Мирового Океана – в объеме, то разница будет еще значительней.

Это связано с тем, что автотрофная зона океанов и морей очень невелика по сравнению с гетеротрофной, что зависит от небольшой глубины проникновения света в воду. В качестве адаптации к этим условиям у океанического планктона развился ускоренный цикл возобновления биогенов, и низкая концентрация биогенов не обязательно свидетельствует об их общем дефиците. Эти вещес-

тва так необходимы организмам, что потребляются эффективно и могут изыматься из циклов сразу, по мере высвобождения. Хотя общая продуктивность автотрофной зоны на единицу площади мала, обширность Мирового Океана приводит к тому, что он играет крайне важную роль в мировом балансе кислорода и углекислого газа в системе «вода – атмосфера» (40 % кислорода поступает в атмосферу из Мирового Океана, 40 % дают леса и 20 % – все остальные экосистемы).

13. Парадоксально, но океан и многие обитающие в нем организмы эволюционно старше морского дна, поскольку тектонические процессы и седиментация постепенно изменяют и обновляют дно. При подвижках морского дна и перемещениях континентальных плит меняются границы океанов и морей, по мере увеличения или уменьшения площади ледников колеблется уровень Мирового Океана.

Морская биота разнообразна, в ней трудно выделить доминирующие группы, как в пресноводной. В ней также выделяются планктон, нектон и бентос. Нейстон не выражен, так как в морях пленка поверхностного натяжения разбивается волнами, а в тихих прибрежных бухтах обычно много водорослей, выделяющих вещества сапонины, разрушающие эту пленку. Перифитон в морях есть, но из-за несоизмеримой разницы в объеме океанической воды и поверхности выступающих предметов на дне и укорененных растений, а также сильных волнений в прибрежной зоне, его биомасса ничтожно мала и не играет существенной роли в жизни океанических и морских сообществ.

Кишечнополостные, губки, иглокожие, кольчатые черви, мшанки и другие группы, отсутствующие или бедно представленные в пресных водах, играют очень важную роль в экологии океана. В обеих водных средах преобладающую роль играют бактерии, водоросли, ракообразные, моллюски, рыбы, но разные виды, роды, семейства, отряды и даже классы. И в пресной, и в морской воде заметную роль играют диатомовые водоросли, зеленые водоросли, жгутиковые, веслоногие ракообразные. Однако в море больше разнообразие водорослей: бурые и красные водоросли в подавляющем большинстве морские. Также большее разнообра-

зие ракообразных, моллюсков и рыб. Семенные же растения играют в морях очень незначительную роль и лишь в прибрежных экосистемах. Практически нет в морях насекомых (всего около 20 видов из 1,5 млн), а замещают их с экологической точки зрения мелкие ракообразные.

Намного богаче в морях, чем в пресных водах, видовое разнообразие планктонных организмов. Фитопланктон из одноклеточных водорослей – диатомовых, перидиней, зеленых и сине-зеленых – включает в себя основную фитомассу океана. Крупные многоклеточные водоросли имеют значение лишь в прибрежных районах, на коралловых рифах и в скоплениях плавающих водорослей. Первичными консументами являются представители зоопланктона. Животные средних размеров питаются либо планктоном, либо образующимся из него детритом, а крупные морские животные в основном хищники. Лишь усатые киты в основном питаются планктоном, да сиреновые – многоклеточными водорослями.

В море, в отличие от суши, существует большая группа прикрепленных животных, в основном губок, кишечнополостных и мшанок, многие из них по своему виду напоминают растения; прежде эту группу так и называли: «зоофиты» (т. е. животные-растения). На разной глубине сообщества этих животных образуют вертикальную зональность, сходную с таковой для горной растительности. Эта зональность положена в основу классификации сообществ, подобно тому, как на суше сообщества характеризуются по типу растительности. Прикрепленные животные в море, как растения на суше, представляют корм и убежище множеству мелких организмов. Здесь широко распространены комменсализм и мутуализм. Большинство прикрепленных животных в своих циклах развития проходят свободноплавающую стадию, следовательно, донное сообщество нельзя считать самостоятельным типом экосистемы, оно является суммой гемипопуляций взрослых животных, личиночные же гемипопуляции этих видов обитают в планктоне.

В море существует четкая зональность, причем, каждая зона отличается своими экологическими особенностями (рис. 77).

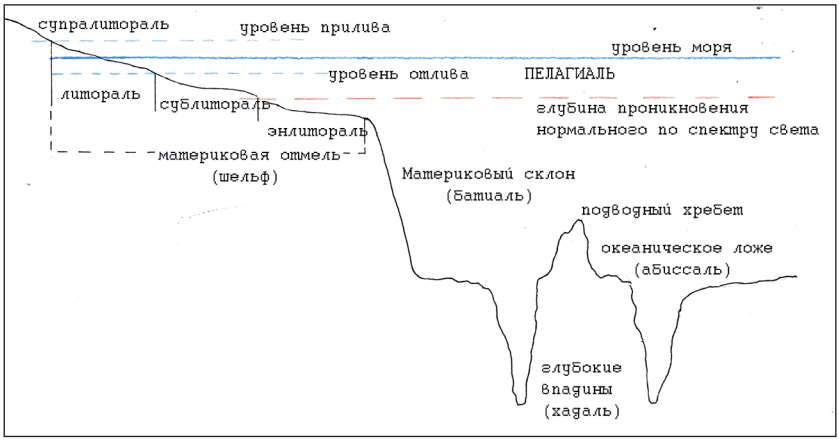

Рис. 77. Вертикальная зональность Мирового Океана (по Одуму, 1975, с изменениями).

В прибрежной зоне выделяется литораль, или приливно-отливная зона: от максимального уровня прилива до минимального уровня отлива. Выше нее находится супралитораль – зона, куда проникает вода при ветровых нагонах или которая постоянно орошается брызгами волн прибоя или при штормах. Ниже литорали находится сублитораль не обнажающаяся в отлив зона глубиной до 100 м, куда проникает достаточно света, нормального по спектру, чтобы могла существовать растительность, использующая при фотосинтезе хлорофилл. Далее идет энлитораль – зона до глубины 300 м (край материковой отмели). Здесь возможен фотосинтез с другим набором пигментов (красные водоросли). Литораль, сублитораль и энлитораль в сумме образуют материковую отмель, или шельф. Он характеризуется постепенным увеличением глубины от берега до примерно 300-метровой отметки.

Далее лежит материковый склон (батиаль) до глубины в среднем 2 км. В верхней его части (до глубины 600 м) еще обитают красные водоросли, далее идет гетеротрофная зона. Батиаль переходит в океаническое ложе, или абиссаль – волнистую равнину глубиной от 2 до 6 км. В абиссали находятся подводные горные

хребты различной высоты и длины, а также глубокие впадины и трещины, с максимальной глубиной 11 029 м, составляющие ультраабиссаль, или хадаль. Водная толща над шельфом именуется неритической зоной, а соответствующая ей по глубине водная толща в открытом океане – пелагической зоной, или пелагиалью. Водная толща на уровне материкового склона именуется батипелагиалью, а над океаническим ложем – абиссопелагиалью.

Соотношение продуцентов и консументов в океанах и морях принципиально отличается от суши. Если биомасса наземных животных составляет всего около 1 % общей биомассы, а растений – 99 %, то в Мировом Океане животные составляют 80 % всей биомассы, а растения – 20 %. На единицу площади Мирового Океана биомасса растений в 400 раз меньше, чем на суше, но продуктивность ниже всего в два раза. Это происходит потому, что основную массу водной растительности составляют необычайно быстро размножающиеся одноклеточные водоросли и получается очень большая скорость преобразования энергии. За счет этого и кормятся превышающие биомассу продуцентов в четыре раза океанические консументы.

В водах неритической зоны доминируют почти всюду планктонные диатомовые водоросли и перидинеи, немного меньше зеленых водорослей. Диатомовые преобладают в холодных и умеренных водах, перидинеи – в теплых. Интенсивное размножение некоторых перидиней вызывает «красные приливы», сопровождающиеся резким уменьшением количества кислорода в воде и гибелью рыб и других гидробионтов. В умеренных широтах перидинеи часто сменяют диатомовых в сезонных флуктуациях. Для неритического фитопланктона характерны сезонные вспышки размножения, обычно в конце лета, подобные тем, что возникают в эвтрофных озерах.

В прибрежных водах важную роль играют крупные прикрепленные ко дну бурые водоросли, образующие местами целые подводные леса. Зеленые многоклеточные водоросли и красные водоросли здесь есть, но нигде не доминируют. Но на глубине более 100 м, в энлиторали, красные водоросли полностью сменяют и бурые, и тем более зеленые.

Зоопланктон неритической зоны состоит из «голопланктона» – организмов, находящихся в планктоне постоянно, на всех стадиях развития, и «меропланктона» – свободноплавающих молодых стадий сидячих, роющих и ползающих обитателей дна и мальков некоторых видов рыб, во взрослом состоянии представляющих бентос или нектон.

В связи с особенностями размножения родительских популяций донных животных наблюдаются сезонные изменения меропланктона. Большинство входящих в него личинок обладают способностью «узнавать» грунт, пригодный для обитания их взрослой фазы. Если грунт неподходящий, личинки продолжают плавать, иногда очень долго, пока под ними не окажется грунт, устраивающий их во всех отношениях. Метаболиты взрослых особей во многом «помогают» им «узнать» этот грунт.

Бентос шельфа характеризуется большим количеством прикрепленных, ползающих по дну и зарывающихся в грунт организмов, имеющих четкую зональность в зависимости от глубины. В супралиторали живут виды, способные противостоять высыханию и колебаниям температуры воздуха, так как они лишь непродолжительное время бывают покрыты водой или увлажняются брызгами. В собственно литорали создается градиент времени пребывания на воздухе и в воде. Прикрепленные к дну или ползающие по дну животные при отливе или прячутся в норки и трубочки (кольчатые черви), или плотно смыкают створки раковин (двустворчатые моллюски), или прячутся под обсыхающими пластами водорослей (крабы, морские звезды, морские ежи, даже некоторые придонные рыбы).

В сублиторали все организмы пребывают под водой постоянно. Характер сообществ зависит в значительной мере от качества грунта. На каменистых грунтах больше прикрепленных и ползающих форм, на песчаных – закапывающихся; на обоих этих типах грунта больше фильтраторов. На глинистых и илистых грунтах – закапывающиеся и ползающие формы, но здесь больше видов, питающихся илом и осаждающимся детритом.

На энлиторали уже не образуются сменяющие друг друга по вертикали сплошные полосы, здесь распределение организмов

пятнистое, более тесно связанное с характером грунта. Сходные сообщества заселяют грунты одного типа на одинаковых глубинах в удаленных друг от друга участках дна, причем, доминируют представители одних и тех же родов.

С увеличением глубин плотность бентоса снижается. На шельфе встречается до 6 тыс. различных животных на 1 кв. м дна, а на абиссальном дне – от 25 до 100. Однако видовое разнообразие на абиссали больше, чем на шельфе. Нектон неритической зоны включает, кроме рыб, головоногих моллюсков, черепах, морских млекопитающих и морских птиц. Для них характерны большие размеры индивидуальных участков (что вообще свойственно консументам высших трофических уровней). Распределение нектона характеризуется такими же невидимыми барьерами (соленость, температура, давление, даже тип дна), как и обитателей бентосной зоны.

У нижней границы литорали обитают бентосоядные рыбы. Они перемещаются вместе с отливом и питаются литоральным бентосом, когда литораль покрыта водой. Многие из них имеют покровительственную окраску или даже могут менять ее в зависимости от перемещения на грунт того или иного цвета; они плоской формы или с сильно уплощенным брюшком, у них слабый хвостовой плавник, но мощные грудные и брюшные плавники.

В неритической зоне много и планктоноядных рыб. Планктон цедится жаберными тычинками. Мальки питаются фитопланктоном, взрослые – зоопланктоном, реже фитопланктоном. Есть градация по величине тех организмов, которыми питаются рыбы: у кого жаберные тычинки образуют более густую сеть, те питаются меньшими по размерам организмами. Таким образом снимается конкуренция между разными видами планктоноядных рыб, и между взрослыми и мальками подобно тому, как снижается конкуренция у саванных копытных из-за питания разными видами трав.

Некоторые придонные рыбы откладывают икру на дно и даже охраняют ее, но большинство неритических рыб мечут огромное количество плавающей икры. Многие виды неритических рыб образуют крупные стаи, им свойственны сезонные миграции – места нагула не совпадают с местами нереста.

Кроме хищных рыб, таких как акулы, важными третичными консументами являются морские птицы, Они, а также ластоногие и морские черепахи представляют собой связующее звено между сушей и морем, поскольку размножаются на суше, а пищу добывают в море. Птицы «завершают» круговороты азота и фосфора. Подобно истинным морским животным, птицы скапливаются у берегов в особенно продуктивных районах (апвеллинги у берегов Чили и Перу, побережья морей Северного Ледовитого океана и северной Атлантики, острова у берегов Антарктиды). Береговые птицы кормятся в супралиторали, литорали и сублиторали, а некоторые чайки и трубконосые далеко от берега в неритической и даже в пелагической зонах.

Редуцентами в морях являются в основном бактерии. Их плотность колеблется от менее чем 1 бактериальная клетка на 1 л в открытом море до 10^8 клеток на мл в прибрежных водах; в толще воды роль бактерий в регенерации остатков органики несущественна, но в осадках бактерии играют такую же роль, как и в почве. Их плотность в осадках от 10 до 10^8 клеток на 1 г поверхностного осадка, в зависимости от содержания в нем органики. Как и в других местах, организмы, обитающие в осадках и питающиеся детритом, получают большую часть пищи, переваривая бактерий, простейших и другие микроорганизмы, связанные с заглатываемым детритом. Грибы в морских экосистемах не играют сколько-нибудь заметной роли.

В пелагической зоне обитает ряд видов, общих с неритической, но большинство обитателей пелагической зоны вне её не встречаются. Пелагический планктон состоит в основном из одноклеточных водорослей тех же групп, что и в неритической зоне, но других видов. В зоопланктоне преобладает голопланктон. Ракообразные средних размеров занимают промежуточное положение между планктоном и нектоном. Они важная составляющая криля – корма усатых китов и многих пелагических рыб. Беспозвоночные пелагиали прозрачны, а рыбы имеют серебристую окраску, что делает их малозаметными в морской воде. У зоопланктона различные приспособления, облегчающие парение в толще воды: различные выросты, служащие своеобразными «водяными пара-

шютами», слизистые капсулы, удельный вес тела, практически не отличающийся от удельного веса воды, воздушные пузыри, повышенное содержание жира в теле.

Для планктона пелагиали характерно многократное использование циклов циркуляции основных биогенов, что также служит приспособлением к жизни в наиболее бедных питательными веществами водах. Поверхностный зоопланктон совершает днем миграции в глубину до 600–1000 м, а ночью поднимается на поверхность.

Характерную черту пелагиали представляет обитание здесь океанических птиц. Они связаны с сушей лишь на период размножения, но тем не менее приурочены к определенным для каждого вида типам вод. То же можно сказать и о китах, единственной группе млекопитающих, полностью независимых от суши. Наиболее крупные усатые киты являются консументами второго порядка, питаются зоопланктном. Киты меньших размеров питаются как зоопланктоном, так и мелкой рыбой, следовательно, являются консументами второго – третьего порядка. Дельфины в основном питаются рыбами, в том числе и хищными, кашалот – крупными кальмарами, косатка – ластоногими и мелкими китообразными, следовательно, являются консументами третьего – четвертого порядков. Большинство китов лишь периодически посещают неритическую зону, и лишь некоторые мелкие дельфины да косатки, держащиеся вблизи лежбищ ластоногих, почти постоянно обитают в неритической зоне.

Морские пелагические рыбы преимущественно образуют крупные стаи, лишь очень крупные рыбы, хищные и планктоноядные, держатся поодиночке или небольшими группами.

Характерны для пелагиали многочисленные виды мелких и средней величины кальмаров, образующих часто громадные стаи. Есть кальмары, способные, наподобие летучих рыб, выпрыгивать из воды и пролетать по воздуху значительные расстояния. Они и летучие рыбы образуют особую жизненную форму пелагических животных.

Основными факторами, воздействующими на живые организмы на больших глубинах, являются высокое давление и низкая

температура. Давление повышается с глубиной равномерно, на одну атмосферу на каждые 10 м погружения. Следовательно, на дне самой глубокой впадины – Марианской – давление будет составлять 1100 атмосфер. Для преодоления этого давления у глубоководных организмов выработался ряд приспособлений. Прежде всего это повышение осмотического давления в тканях и клетках до величин, соизмеримых с величиной давления воды на глубине обитания данного вида. У глубоководных рыб наружное давление компенсируется давлением газа в их плавательном пузыре.

Понижение температуры также сильно выражено на глубине. Если температура поверхностных морских вод в экваториальной зоне +25 ... +28 °С, то на глубине 1000 м она составляет +4 ... +4,5 °С, на глубине 2000 м +2 ... +3,5 °С, на больших же глубинах – около +2 °С. При удалении от экватора эти температуры могут еще более снизиться. Если поверхностная температура воды, особенно в умеренной зоне, сильно колеблется по сезонам и даже в течение суток, то температура уже на глубине порядка 100 м практически постоянная.

С увеличением глубины уменьшается плотность населения животных и растений. Фитопланктон вообще не встречается глубже 100–120 м. На батиали красные водоросли, все уменьшаясь в числе видов и в количестве особей, опускаются до глубины 600 м. Глубже лежит гетеротрофная афотическая (темная) зона.

Перенос пищи и энергии в Мировом Океане из верхних слоев в глубины осуществляется четырьмя основными способами.

1. «Дождь трупов» раньше считался основным способом, однако результаты современных исследований показывают, что скорость погружения мельчайших органических остатков очень мала, поэтому образовавшийся на поверхности детрит полностью разлагается, прежде чем достигнет дна.

2. Перенос сапрофитным планктоном, который располагается между эуфотической зоной и дном (иногда в несколько «этажей») и поедает опускающийся сверху детрит (и сам служит источником детрита для следующего слоя). При этом увеличивается число звеньев пищевой цепи и, следовательно, резко уменьшается количество доходящей до донных организмов энергии.

3. Образование частичек пищи из растворенного органического вещества («пенистый детрит»). Количество растворенного в морской воде органического вещества примерно в 10 раз превышает количество оформленных частиц, следовательно, есть значительный запас для превращения его в доступный вид пищи.

4. Экспорт органического вещества из прибрежных зон, в основном из устьев рек.

Для глубоководного бентоса характерны специфические, очень своеобразные виды червей, погонофор, моллюсков, иглокожих. На участках дна с мягким субстратом многие из этих животных имеют многочисленные придатки, иглы, стебельки и прочие поддерживающие структуры, не дающие их владельцам проваливаться в мягкий ил. Погонофоры и глубоководные кольчатые черви живут в очень длинных трубочках, соответственно имеют сильно вытянутое тело (у некоторых погонофор длина тела больше диаметра в 300–500 раз!).

Глубоководные существа – странные и причудливые создания. Хотя света на глубине недостаточно для фотосинтеза, все же некоторое количество его проникает в глубины, особенно в прозрачных из-за малого количества планктона тропических водах. Поэтому у некоторых глубоководных рыб и кальмаров сильно увеличены глаза, а у других видов глаза полностью редуцированы.

Многие виды глубоководных животных имеют специальные органы, наполненные симбиотическими светящимися бактериями, вырабатывающими светящееся вещество люциферин и разлагающий его фермент – люциферазу. При этом образуется свечение, иногда довольно сильное. Таковы некоторые глубоководные рыбы, кальмары, ракообразные. Другие глубоковдные головоногие и ракообразные не имеют светящихся органов, но при нападении на них хищника выбрасывают струю сильно светящейся жидкости, которая ослепляет нападающего. У большинства глубоководных видов свечение – способ привлечь особей противоположного пола, что очень важно в условиях низкой численности и рассеяния по большой территории абиссали многих глубоководных видов.

Другая интересная особенность некоторых глубоководных рыб – необычно широко растягивающиеся рот и желудок, позво-

ляющие заглатывать добычу гораздо крупнее, чем сама рыба. На глубине еды мало, так что эти рыбы наилучшим способом используют удобные случаи!

Особый мир в океанах – коралловые рифы. Они широко распространены в теплых морях, где температура воды не падает ниже +20 °С, а соленость не ниже 32 ‰. Препятствуют образованию рифов сильные течения, мутные, опресненные и холодные воды. Рифы – одни из самых продуктивных и таксономически разнообразных экосистем Земли, сравнимые по этим показателям с тропическими лесами.

Известны три типа рифов – барьерные вдоль побережий континентов, береговые вдоль побережий островов и атоллы – рифы в форме кольца или подковы с лагуной внутри (рис. 78). Причины формирования атоллов установил Ч. Дарвин: атолл образуется из берегового рифа, если остров в результате тектонических процессов опускается на глубину. С ним вместе опускается и подножие рифа, опустившиеся на глубину коралловые полипы погибают, но на их мертвом известковом скелете продолжают нарастать следующие слои полипов, и в итоге образуется атолл. С некоторыми уточнениями эта схема признается и сейчас.

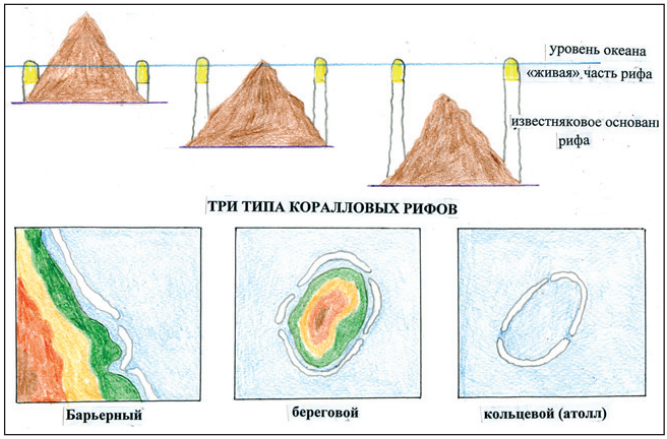

Рис. 78. Образование коралдловых рифов по Ч. Дарвину и типы рифов (по Одуму, 1975, с изменениями)

Главенствующая роль в образовании рифов принадлежит мадрепоровым кораллам (*Maderporaria*) из класса шестилучевых кораллов. Множество их видов образуют колонии разнообразной, часто причудливой формы, срастающиеся в мощное основание рифа. На его поверхности обитают и многочисленные виды других кораллов – одиночные шестилучевые и колониальные восьмилучеые кораллы, образующие сравнительно небольшие колонии.

Хотя кораллы – животные, риф не является гетеротрофным сообществом: это – полноценная экосистема, трофическая структура которой включает значительную массу растений. На внешней стороне рифа (обращенной в открытое море) часто поселяются красные водоросли, имеющие собственные известковые скелеты, образующие гребни до 1 м высотой и до 30 м длины, более прочные, нежели сами кораллы. Симбиотические водоросли зооксантеллы развиваются непосредственно в теле коралловых полипов; на самих рифах, как на твердых субстратах, обитают многочисленные виды многоклеточных зеленых и бурых водорослей, а одноклеточные водоросли накапливаются в лагунах и в полосах воды между барьерными (или береговыми) рифами и берегом. Следовательно, можно говорить не о коралловых, а о коралло-водорослевых рифах.

На рифах обитают многочисленные бентосные организмы. Это большое количество видов моллюсков, многочисленные иглокожие и ракообразные, кольчатые черви и многие другие.

Среди зарослей водорослей, колоний губок и полипов кормятся стаи пестро окрашенных рыб. Часть из них питается водорослями, часть – мелкими бентосными организмами, часть – самими коралловыми полипами, часть – другими рыбами.

Ночью коралловые полипы вытягивают щупальца и ловят планктон. Среди иглокожих, ракообразных, рыб есть виды, активные ночью, и виды, активные днем. Как и в тропическом лесу, существуют как бы два сообщества – дневное и ночное. Глубже всех, у самой нижней границы живого сообщества рифа держатся крупные хищники: рыбы, головоногие и ракообразные. Днем они прячутся в пещерах, выбитых волнами в то время, когда эта часть рифа была на поверхности.

Как и у обрывистых скалистых берегов, на рифах сильно выражена вертикальная зональность. Сильно отличается население внутренней (обращенной к берегу или внутрь лагуны) и наружной (обращенной к морю) сторон рифа. Наружная намного беднее по видовому составу и по общей биомассе.

Соотношение первичной продукции и дыхания на рифе близко к единице, следовательно, риф является климаксовой экосистемой. Активная циркуляция воды за счет приливов и отливов и умеренных морских течений и эффективное использование основных биогенов в сочетании с большим количеством солнечных дней в зонах рифообразования – основные факторы, определяющие высокую продуктивность рифов, приводят к созданию мелководных высокопродуктивных зон как вблизи берегов, так и далеко от них.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ.

1. Каковы основные температурные особенности океанической среды?
2. Какова роль перемещений воды в Мировом Океане и его морях?
3. Каковы основные размерные характеристики Мирового Океана?
4. В чем особенности биоты соленых вод?
5. Каковы основные зоны Мирового Океана?
6. В чем особенности продуктивности океанических экосистем по сравнению с сушей?
7. В чем состоят экологические особенности шельфа, его частей?
8. В чем состоят экологические особенности пелагиали?
9. В чем состоят экологические особенности больших глубин?
10. В чем состоят экологические особенности коралловых рифов?

ПРИЛОЖЕНИЕ К РАЗДЕЛУ А

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ (НА ПРИМЕРЕ ЖИВОТНЫХ) (по Фролову, Богданову, 2013)

При фаунистических исследованиях наиболее часто приходится пользоваться показателями, характеризующими численность, размещение и разнообразие животных. В настоящее время имеется большое количество руководств, содержащих методы расчета и математические обоснования таких показателей

Из всего разнообразия применяемых показателей мы выбрали сравнительно небольшое количество, по принципу объективности, наглядности, простоты расчетов и достаточной достоверности.

Наиболее часто применяющийся показатель численности – *индекс обилия* (I_n). Он характеризует среднее количество биологических объектов на единицу учета: количество паразитов на одну особь хозяина, количество животных на 100 ловушко-суток, количество животных или их следов на единицу длины маршрута, на единицу времени учета, на единицу площади (для наземных животных) на единицу объема (для водных или почвенных животных) и т. п.

Численное значение показателя выражается в единицах, долях единицы или в процентах (в последнем случае результат в долях единицы умножается на 100).

Формула:

$$I_n = \frac{n}{a},$$

где n – количество особей, a – количество единиц учета.

ПРИМЕРЫ:

1. Очесано 36 красных полевок. С них снято 27 личинок клещей (18 экз. *Ixodes persulcatus*, 6 экз. *Dermacentor reticulatus*, 3 экз.

D. marginatus). Индекс обилия для первого вида 18 : 36 = 0,5; для второго 6 : 36 = 0,17; для третьего 3 : 36 = 0,08. Суммарный 27 : 36 = 0,75. Проверка: 0,5 + 0,17 + 0,08 = 0,75. (Применительно к индексу обилия для паразитов применяется также термин «интенсивность инвазии.)

2. Выставлено 150 ловушек на сутки. Поймано 24 зверька, в том числе красных полевок 15, полевых мышей 4, узкочерепная полевка 1, обыкновенных бурозубок 4. Численность красных полевок 15×100:150 = 10 экз. на 100 л/суток,

3. При зимнем маршрутном учете пройдено 26 км, на этом маршруте встречено 7 следов косули и 3 следа лося. Численность косули 7 : 26 = 0,3 на км (3 на 10 км); лося 3 : 26 = 0,1 на км (1 на 10 км).

Индекс доминирования (p_i) – доля особей данного вида в общем количестве исследованных видов. Выражается в долях единицы или в процентах. В последнем случае результат в долях единицы умножается на 100.

Сумма индексов доминирования всех видов равна 1 (или 100 %).

$$p_i = \frac{n}{N},$$

где n – количество особей данного вида; N – количество всех особей всех видов в данной выборке.

ПРИМЕРЫ:

4. Из примера 2 рассчитываем индексы доминирования: для красной полевки (15 : 24) × 100 = 62,5 %; для полевых мышей и бурозубок обыкновенных (4 : 24) × 100 = по 16,7 %; для узкочерепной полевки (1 : 24) × 100 = 4,1 %. Проверка: 62,5 + 4,1 + 16,7 + 16,7 = 100.

5. Из примера 1 рассчитываем индекс доминирования. Для *I. persulcatus* (18 : 27) × 100 = 66,7 %; для *D. reticulatus*(6 : 27) × 100 = 22,2 %; для *D. marginatus* (3 : 27) × 100 = 11,1 %. Проверка: 66,7 + 22,2 + 11,1 = 100.

При анализе больших выборок (более 100 особей) и при наличии в их составе многих видов производится оценка по баллам обилия, по 5-балльной шкале. Словесно обилие оценивается следующим образом: 1 балл – редкий вид, 2 балла – малочисленный вид, 3 балла – обычный вид, 4 балла – многочисленный вид (субдоминант) и 5 баллов – массовый вид (доминант).

Границы баллов определяются по отграниченной сверху логарифмической шкале (Песенко, 1982), которая очень удобна при обработке массового материала, так как при этом не обязательно рассчитывать индексы доминирования (часто их считают только для массовых, многочисленных и обычных видов, так как редкие и малочисленные виды могут составлять в выборке десятые и сотые доли процента). Границы определяются следующим образом.

Баллы	от	до
1	1	0,2 lnN
2	0,2 lnN + 1	0,4 lnN
3	0,4 ln N + 1	0,6 ln N
4	0,6 ln N + 1 0,	8 ln N
5	0,8 lnN + 1	и более

N – общий объем выборки.

ПРИМЕР:

6. На участке наблюдений за август было отловлено 241 особь мелких млекопитающих, в том числе: обыкновенных бурозубок 55, красных полевок 45, полевок экономок 36, темных полевок 5, обыкновенных полевок 10, узкочерепных полевок 39, полевых мышей 51. Определить баллы обилия.

К 1-му баллу обилия будут относится виды, отловленные в количестве от 1 до 3 особей.

Ко 2-му баллу обилия будут относиться виды, отловленные в количестве от 4 до 9.

К 3-му баллу обилия относятся виды, отловленные в количестве от 10 до 27.

К 4-му баллу обилия относятся виды, отловленные в количестве от 28 до 74.

К 5-му баллу будут относиться виды, отловленные в количестве 75 и более.

В нашем примере редких видов (1 балл обилия) нет, к малочисленным (2 балла) относится темная полевка, к обычным (3 балла) обыкновенная полевка, остальные виды многочисленные (4-й балл обилия), массовых видов (5 баллов обилия) нет.

В случае анализа приуроченности ряда свободно живущих видов к тем или иным биотопам или приуроченности ряда видов паразитов к тем или иным видам хозяев (или к их гнездам) применяется *индекс относительной приуроченности* (I_p) Ю. А. Песенко.

$$I_p = \frac{n' \times N - n \times N'}{n' \times N + n \times N' - 2\, n' \times N'},$$

где n' – число особей интересующего нас вида в данном биотопе; n– число особей интересующего нас вида во всех биотопах; N' – число особей всех видов в данном биотопе; N – число особей всех видов во всех биотопах.

Значения индекса относительной приуроченности располагаются в диапазоне от – 1 до + 1. При значениях от + 1 до + 0,31 вид приурочен к данному биотопу (хозяину, гнезду). При значениях от + 0,3 до – 0,3 вид безразличен к данному биотопу (хозяину, гнезду), при значениях от – 0,31 до – 1 вид нетипичен для данного биотопа (хозяина, гнезда): его находку можно считать случайной. В пределах от + 1 до + 0,31 выделяются градации: от 1 до 0,81 – очень сильная приуроченность; от 0,8 до 0,61 – сильная приуроченность; от 0,6 до 0,41 – средняя приуроченность; от 0,4 до 0,31 – слабая приуроченность.

ПРИМЕР:

7. Виды зверьков, указанные в примере 6, располагались по биотопам следующим образом (см. табл. 1).

Таблица 1

Распределение видов мелких млекопитающих по биотопам

Вид	*Биотоп*				*Всего*
	Лес	*Поле*	*Луг*	*Болото*	
Бурозубка обыкновенная	12	12	16	15	55
Красная полевка	27	4	8	6	45
Полевка экономка	5	5	0	26	36
Темная полевка	4	0	0	1	5
Обыкновенная полевка	0	10	0	0	10
Узкочерепная полевка	6	8	25	0	39
Полевая мышь	6	38	6	3	51
Итого	60	75	55	51	241

Считаем приуроченность к лесу обыкновенной бурозубки:

$$I_p = \frac{12 \times 241 - 55 \times 60}{12 \times 241 + 55 \times 60 - 2 \times 12 \times 60} = -0{,}08$$

Приуроченность к лесу красной полевки:

$$I_p = \frac{27 \times 241 - 45 \times 60}{27 \times 241 + 45 \times 60 - 2 \times 27 \times 60} = 0{,}64$$

И так далее. В итоге получаем таблицу 2.

Таблица 2

Приуроченность мелких млекопитающих к различным биотопам

Вид зверька	*Биотоп*			
	Лес	*Поле*	*Луг*	*Болото*
Обыкновенная бурозубка	*– 0,08*	*– 0,24*	*0,16*	*0,16*
Красная полевка	**0,64**	– 0,64	*– 0,12*	*– 0,27*
Полевка экономка	*– 0,34*	– 0,47	–	**0,61**
Темная полевка	**1,0**	–	–	– 1,0
Обыкновенная полевка	–	**1,0**	–	–
Узкочерепная полевка	*– 0,29*	*– 0,22*	**0,7**	–
Полевая мышь	– 0,41	**0,68**	– 0,33	– 0,57

Жирным выделена приуроченность, курсивом – безразличие к данному биотопу, обычным – несвойственность данному биотопу (случайное посещение).

Видовое разнообразие складывается из двух показателей: видового богатства и выравненности сообщества.

Видовое богатство в простейшем виде выражается количеством видов изучаемого таксона в данном местообитании, Так, в примере 7 видовое богатство в лесу и в поле (по 6 видов) выше, чем на лугу (4 вида) или на болоте (5 видов). Более точные оценки видового богатства в многовидовых выборках дает использование *индекса видового богатства Маргалефа (I_{sd}).*

$$I_{sd} = \frac{S - 1}{lnN},$$

где S – количество видов изучаемого таксона (таксонов) в исследуемом местообитании; N – общее число особей всех этих видов.

ПРИМЕР:

8. Из примера 7 рассчитываем индексы Маргалефа для каждого биотопа. Для леса: (6 – 1) : ln60 = 5 : 4,094 = 1,22; для поля: (6 – 1) : ln 75 = 5 : 4,317 = 1,16; для луга: (4 – 1) : ln 55 = 3 : 4,007 = 0,749; для болота: (5 – 1) : ln 51 = 4 : 3,932 = 1,017; для всего участка: (7 – 1) : ln 241 = 6 : 5,4848 = 1,094.

Как видно, при применении индекса Маргалефа мы получаем более точные данные для сравнения видового разнообразия в отдельных биотопах, чем при простом сравнивании количества видов даже в маловидовых и малочисленных выборках; в более крупных выборках разница будет ещё больше.

Выравненность сообщества тем выше, чем ближе показатели обилия отдельных видов. В сильно невыравненном сообществе один вид резко преобладает по обилию над всеми остальными (выравненность близка к нулю). В полностью выровненном сообществе обилие всех входящих в него видов одинаково (выравненность равна единице).

Ряд часто употребляемых показателей, характеризующих разнообразие, по разному выражают различные аспекты этого явления. Поэтому при анализе видового разнообразия нужно ясно понимать особенности используемых показателей и стремиться осуществлять обоснованный их выбор. Функция разнообразия должна удовлетворять следующим требованиям.

1. Она должна быть определена при всех выборках более 0.

2. Она должна быть непрерывна при величине выборки больше 0.

3. Она не может быть отрицательна при величине выборки больше 0.

4. Она не должна быть функционально связана с объемом выборки.

5. При фиксированном значении выборки разнообразие должно строго возрастать при росте выравненности.

6. При фиксированном значении выравненности разнообразие должно строго возрастать при увеличении объема выборки.

Из наиболее часто употребляемых индексов разнообразия Симпсона (*D*), Шеннона (*H*) и Макинтоша (*M*) всем шести требованиям удовлетворяет только индекс Симпсона. Индекс Шеннона удовлетворяет 2-му, 3-му и 4-му требованиям, а индекс Макинтоша 3-му и 5-му. Следовательно, при изучении видового разнообразия необходимо употреблять прежде всего индекс Симпсона, а остальные – лишь как дополняющие и уточняющие его.

$$D = \frac{1}{\Sigma p_i^2};\ H = \Sigma\,(p_i \times lnp_i);\ M = \frac{N - \sqrt{\Sigma n^2}}{N - \sqrt{N}},$$

где N – общий объем выборки (общее количество особей всех видов, входящих в неё); n – количество особей отдельных видов, входящих в выборку; p_i – индекс доминирования вида, выраженный в долях единицы.

Поскольку индексы Симпсона и Шеннона выражаются, как правило, числами, превышающими единицу, то к ним необходимо рассчитывать ещё и степень выравненности (E – для индекса

Симпсона и J – для индекса Шеннона), которая имеет значение от 0 до 1.

Формулы:

$$E = \frac{D}{S}; J = \frac{H}{lnS},$$

где S – общее число видов в выборке.

Поскольку значение индекса Макинтоша укладывается в интервале от 0 до 1, для него выравненность не рассчитывается. Также строгое ограничение его параметров позволяет дать шкалу его качественных определений: 0–0,2 – фауна бедна; 0,21–0,4 – фауна однообразна; 0,41–0,6 фауна умеренно разнообразна; 0,61–0,8 – фауна разнообразна; 0,81–1,0 – фауна высоко разнообразна.

Так как индекс Макинтоша не удовлетворяет 4-му требованию, он может быть применен только для достаточно крупных выборок (не менее 50 особей). Что касается индекса Шеннона, он не удовлетворяет исключительно важному 5-му требованию (которому удовлетворяет индекс Макинтоша). Поэтому часто при расчетах мы получаем синхронно изменяющиеся индексы Симпсона и Макинтоша, а индекс Шеннона изменяется не синхронно. Индекс Шеннона рационально применять при многолетнем анализе изменений разнообразия, в случаях, когда в сообществе появляется (или исчезает) какой-либо достаточно многочисленный вид.

ПРИМЕР:

9. Из данных примера 7 (табл. 1) рассчитать показатели разнообразия.

Составляем таблицы со всеми основными параметрами, необходимыми для расчетов для каждого биотопа и для участка в сумме (табл. 3). В графе «сумма» (Σ) получаем все необходимые данные для подстановки в формулы.

Таблица 3

Необходимые данные для расчета индексов разнообразия по биотопу «лес»

Вид зверьков	*n*	n^2	p_i	p_i^2	$ln\ p_i$	$ln\ p_i \times p_i$
Обыкновенная бурозубка	12	144	0,2	0,04	–1,6094	–0,3219
Красная полевка	27	729	0,45	0,2025	–0,7985	–0,3593
Полевка экономка	5	25	0,08	0,0064	–2,5257	–0,2021
Темная полевка	4	16	0,07	0,0049	–2,6593	–0,1861
Обыкновенная полевка	0	0	0	0	0	0
Узкочерепная полевка	6	36	0,1	0,01	–2,3025	–0,2303
Полевая мышь	6	36	0,1	0,01	–2,3025	–0,2303
Σ	60	986	1,0	0,2738	–	–1,53
D	3,65					
E	0,61					
H	1,53					
J	0,81					
M	0,55					

$$D = \frac{1}{0{,}2738} = 3{,}65;\ H = 1{,}53;\ M = \frac{60 - \sqrt{986}}{60 - \sqrt{60}} = 0{,}55;$$

$$E = \frac{3{,}65}{6} = 0{,}61;\ J = \frac{1{,}53}{1{,}7918\ (\ln 6)} = 0{,}85.$$

Аналогично рассчитываются показатели и для других биотопов и для участка в целом. Соответственно для поля D = 3 < 75, E = 0,62, H = 1,22, J = 0,68, M = 0,55; для луга D = 3,14, E = 0,78, H = 1,23, J = 0,89, M = 0 < 5; для болота D = 2,76, E = 0,55, H = 1,2, J = 0,75, M = 0,46; для участка в целом D = 5,78, E = 0,82, H = 1,74, J = 0,94, M = 0,65 (при расчете индекса Шеннона минус отбрасывается).

Индекс общности фауны применяется для сравнения двух выборок, содержащих ряд видов одного или нескольких таксонов,

взятых из разных биотопов или из одного биотопа в разное время. Из нескольких общеупотребительных индексов общности фауны наиболее часто применяется *индекс общности фауны Чекановского – Соренсена (If_{cs})*. Выражается в долях единицы или в процентах. В последнем случае результат в долях единицы умножается на 100.

$$If_{cs} = \frac{2\,n}{n_1 + n_2},$$

где n – количество видов, общих для обоих сравниваемых выборок; n_1 и n_2 – количество видов соответственно в 1-й и 2-й выборках.

ПРИМЕР:

10. Из данных примера 7 (таблица 1) рассчитываем индекс Чекановского – Соренсена для выборок из леса и поля. Общих видов 5 (обыкновенная бурозубка, красная полевка, полевка экономка, узкочерепная полевка, полевая мышь.

$$\mathrm{If_{cs}} = \frac{2 \times 5}{6 + 6} = 0{,}83 \text{ или } 83\ \%.$$

Более точные данные дает этот же индекс, расширенный по количественным данным (индекс общности населения $\mathrm{Ip_{cs}}$). При этом учитываются не только общие виды, но и их количественное соотношение.

$$Ip_{cs} = \frac{2\,\Sigma\,(mn\ I_n 1\text{-й},\ I_n\ 2\text{-й})}{I_n\ 1\text{-й} + I_n\ 2\text{-й}},$$

где ($minI_n$ *1-й,* I_n *2-й*) – наименьший индекс обилия данного вида в двух сравниваемых выборках; I_n *1-й* и I_n *2-й* – суммарные индексы обилия соответственно первой и второй выборок.

ПРИМЕР:

11. Из данных примера 7 (таблица 1) рассчитываем индексы обилия, учитывая то, что в каждом биотопе было отработано в сумме 450 ловушко-суток.

Численность (общая) мелких млекопитающих в поле (75 : 450)100 = 16,7 %; в лесу (60 : 450)100 = 13,3 %. Далее выписываем по парам численность отдельных видов – в экз. на 100 л/суток.

	Лес	Поле
Обыкновенная бурозубка	2,7	2,7
Красная полевка	6,0	0,9
Полевка экономка	1,1	1,1
Узкочерепная полевка	1,3	1,8
Полевая мышь	1,3	8,0

Выбираем из каждой пары минимальное значение индексов обилия и суммируем их:

$$Ip_{cs} = \frac{2,7 + 0,9 + 1,1 + 1,3 + 1,8}{13,3 + 16,7} = \frac{7,8}{30} = 0,26 \text{ или } 26\ \%$$

Словесная характеристика общности населения по индексу Чекановского – Соренсена такова: 0 – 0,2 (сходства нет); 0,21 – 0,4 (сходство слабое); 0,41 – 0,61 (сходство среднее); 0,61 – 0,8 (сходство высокое); 0,81 – 1 (населения идентичны).

Также часто применяется *индекс общности фауны Жаккара – Малышева (If_{jm})*. Выражается в долях единицы или в процентах. В последнем случае результат в долях единицы умножается на 100.

$$If_{jm} = \frac{n}{n_1 + n_2 - n},$$

где n – количество видов, общих для обоих сравниваемых выборок; n_1 и n_2 – количество видов соответственно в 1-й и 2-й выборках.

ПРИМЕР:

12. Из данных примера 7 (таблица 1) рассчитываем индекс Жаккара – Малышева для выборок из леса и поля. Общих видов 5 (обыкновенная бурозубка, красная полевка, полевка экономка, узкочерепная полевка, полевая мышь).

$$If_{jm} = \frac{5}{6 + 6 - 5} = 0{,}71 \text{ или } 71{,}4\ \%.$$

Значения индекса Жаккара – Малышева всегда получаются несколько меньшими, чем значения индекса Чекановского – Соренсена.

Более точные данные дает этот же индекс, расширенный по количественным данным (индекс общности населения Ip_{jm}). При этом также учитываются не только общие виды, но и их количественное соотношение.

$$Ip_{jm} = \frac{\Sigma\ (mn\ I_n 1\text{-й}, I_n\ 2\text{-й})}{\Sigma\ (max\ I_n\ 1\text{-й}, I_n\ 2\text{-й})},$$

где ($minI_n$ *1-й* , I_n *2-й*) – наименьший индекс обилия данного вида в двух сравниваемых выборках; (*maxIn 1-й, In 2-й*) – наибольший индекс обилия в двух сравниваемых выборках.

ПРИМЕР:

13. Из данных примера 12 берем индексы обилия:

	Лес, %	Поле, %
Обыкновенная бурозубка	2,7	2,7
Красная полевка	6,0	0,9
Полевка экономка	1,1	1,1
Узкочерепная полевка	1,3	1,8
Полевая мышь	1,3	8,0

Выбираем из каждой пары минимальное значение индексов обилия и суммируем их, затем так же суммируем наибольшие значения:

$$Ip_{cs} = \frac{2,7 + 0,9 + 1,1 + 1,3 + 1,8}{2,7 + 6,0 + 1,1 + 1,8 + 8,9} = \frac{7,8}{20,5} = 0,36 \text{ или } 36,6\ \%.$$

Значения индекс общности населения по Жаккару – Малышеву всегда получаются несколько большие, чем значения индекса Чекановского – Соренсена.

Далее приведем некоторые показатели, используемые в паразитологических исследованиях.

Индекс встречаемости (I_m) (экстенсивность инвазии) – доля хозяев (гнезд) в которых встречены паразиты (нидиколы) всех видов в сумме и каждого вида в отдельности. Выражается в долях единицы или в процентах. В последнем случае результат расчета по формуле умножается на 100.

Сумма индексов встречаемости отдельных видов, как правило, больше суммарного индекса, так как на одной особи хозяина могут быть несколько видов паразитов (в одном гнезде – несколько видов нидиколов).

Формула:

$$I_m = \frac{N'}{N},$$

где N' – количество хозяев (гнезд), где встречены паразиты (нидиколы); N – общее количество исследованных хозяев (гнезд).

ПРИМЕР:

14. Из 27 обследованных красных полевок клещи найдены на 12 зверьках, причем *Ixodes persulcatus* – на 8 зверьках, *Dermacentor reticulauts* – на 3, *D. silvarum* – на 4. Суммарный индекс встречаемости (12 × 100) : 27 = 44,4 %. Индекс встречаемости первого вида (8 × 100) : 27 = 29,6 %; второго вида (3 × 100) : 27 = 11,1 %; третьего вида (4 × 100) : 27 = 14,85.

Индекс верности – удельный вес членистоногого паразита (нидикола) на хозяине и в гнезде (I_c). Выражен долях единицы или

в процентах, в последнем случае результат расчета по формуле умножается на 100.

$$I_c = \frac{I'_n}{\Sigma I'_n},$$

где I'_n – индекс обилия интересующего нас вида на хозяине (в гнезде); $\Sigma I'_n$ – сумма индексов обилия данного вида в гнезде и на хозяине. Сумма индексов верности хозяину и гнезду должна быть равна единице (100 %).

ПРИМЕР:

15. Обилие гамазовых клещей *Haemagamasus ambulans* в гнезде водяной полевки 2,3; на зверьках 0,7. Индекс верности гнезду 2,3 : (2,3 + 0,7) = 0,77 (76,7 %); хозяину 0,7 : (2,3 + 0,7) = 0,23 (23,3 %). Проверка: 0,77 + 0,23 = 1.

Гостально-топический индекс – показатель, одновременно характеризующий связь эктопаразита с хозяином и с его биотопом (I_{ht}). Выражается в долях единицы.

$$I_{ht} = \frac{n}{N} - \frac{n_1}{N_1} \times \frac{n_2}{N_2},$$

где n – количество эктопаразитов данного вида на данном виде хозяина в данном биотопе; n_1 – количество хозяев данного вида в данном биотопе на всех видах хозяев; n_2 – количество эктопаразитов данного вида в данном биотопе на всех видах хозяев; N – количество эктопаразитов всех видов интересующего нас таксона (группы) на данном виде хозяина в данном биотопе; N_1 – количество хозяев всех видов интересующего нас таксона (группы) в данном биотопе; N_2 – количество эктопаразитов всех видов интересующей нас группы (таксона) в данном биотопе.

При значениях I_{ht} около 0 связь эктопаразита с хозяином не выражена (эктопаразит непосредственно связан с биотопом). При значении $I_{ht} \leq 0{,}1$ связь с биотопом выражена помимо хозяина, при

значениях $0,1 \leq I_{ht} \leq 0,5$ умеренная связь с биотопом через хозяина, при значениях $I_{ht} \geq 0,5$ связь с хозяином выраженная. При отрицательных значениях I_{ht} связь с данным хозяином не выражена, но может быть связь с другими видами хозяев.

ПРИМЕР:

16. Из примера 7 (таблица 1) берем биотоп «поле». Здесь отловлено 75 видов зверьков, в том числе 36 полевых мышей. При сборе с них гамазовых клещей всего с 75 зверьков было собрано 416 клещей различных видов, в том числе 194 *Hirstionyssus isabellinus*, 48 *H. apodemi*, и 62 *Laelaps pavlovskyi*. В том числе с 36 полевых мышей было собрано 8 *H. isabellinus*, 44 *H. apodemi*, и 62 *L. pavlovskyi*.

Следовательно, значения n для разных видов будут 8, 44 и 62; значение n_1 36, значение n_2 для разных видов 194, 48 и 62; значения $N = 134$, $N_1 = 75$ и $N_2 = 416$. Значения I_{ht} будут, соответственно:

$$H.\ isabellinus\ \frac{8}{134} - \frac{36}{75} \times \frac{194}{416} = -0,41$$

$$H.\ apodemi\ \frac{44}{134} - \frac{36}{75} \times \frac{48}{416} = 0,27$$

$$L.\ pavlovskyi\ \frac{82}{134} - \frac{36}{75} \times \frac{62}{416} = 0,39$$

Следовательно, *H. isabellinus* для полевой мыши нехарактерен, но может иметь связь с биотопом через других хозяев, *H. apodemi* и *L. pavlovskyi* имеют умеренную связь с биотопом через хозяина, но у *L. pavlovskyi* она выше, чем у *H. apodemi*.

РАЗДЕЛ Б. ФОРМЫ КОНТРОЛЯ. ТЕСТЫ ДЛЯ ЗАЧЕТА И ТЕКУЩЕГО КОНТРОЛЯ

Вариант 1

1. Дайте определение популяции.

2. Наименьшая по размеру популяция, обладающая полностью всеми характеристиками популяции, называется...

а) микропопуляцией
б) элементарной
в) экологической
г) географической

3. Популяция, отделенная от соседних популяций трудно преодолимыми преградами (река, горы, морской пролив и пр.), называется ...

а) микропопуляцией
б) элементарной
в) экологической
г) географической

4. Какая из причин колебания уровня численности популяции является вторичной?

а) обеспеченность кормом
б) соотношение рождаемости и смертности
в) действие абиотических факторов
г) физиологическое состояние организма

5. r-стратегия поддержания численности это...

а) высокая плодовитость при высокой смертности и слабой защищенности молодняка
б) низкая плодовитость и низкая смертность при высокой защищенности молодняка
в) миграции с мест проживания при ухудшении условий существования

г) впадение в спячку или анабиоз при ухудшении условий жизни

6. Постоянная группа животных, в пределах которой осуществляются все биологические функции, называется...

а) стадом
б) стаей
в) колонией
г) поселением

7. Обратимые изменения в биоценозе называются...

а) флуктуацией
б) сукцессией
в) миграцией
г) комбинацией

8. Сукцессия, при которой происходит возникновение нового биоценоза на месте разрушившегося старого, называется...

а) первичной
б) вторичной
в) дисклимаксовой
г) демутационной

9. Сукцессия, в результате которой образуется не тот биоценоз, который был до разрушения, называется...

а) первичной
б) вторичной
в) дисклимаксовой
г) демутационной

10. Как называется масса вещества, произведенная экосистемой за определенный период времени?

а) валовая продукция
б) чистая продукция
в) биомасса
г) фитомасса

11. Как называется каждая из промежуточных стадий сукцессии?

а) климакс

б) серия

в) синузия

г) ярус

12. Как называется масса вещества, оставшаяся в экосистеме, когда собственные потребности экосистемы удовлетворены?

а) валовая продукция

б) чистая продукция

в) биомасса

г) фитомасса

13. Устойчивый биоценоз, возникший в конце сукцессии, называется...

а) серией

б) климаксом

в) экосистемой

г) биогеоценозом

14. Энергетическая емкость системы АТФ/АДФ составляет...

а) 1,6 кДж/моль

б) 10,6 кДж/моль

в) 30,6 кДж/моль

г) 50,6 кДж/моль

15. Что называется видовым богатством?

а) абсолютное количество видов в биоценозе

б) выравненность биоценоза

в) количество видов на единицу площади

г) всё это вместе взятое

16. Изменение освещенности как по сезонам, так и в течение суток наиболее характерно для...

а) тундры

б) степи
в) саванн
г) тропических лесов

17. Резкое чередование дождливого и сухого периодов характерно для...
а) тайги
б) тундры
в) степи
г) саванны

18. Озеро с однократным перемешиванием воды в летнее время назвыается...
а) олигомиктическим
б) холодным мономиктическим
в) теплым мономиктическим
г) меромиктическим

19. Часть моря, включающая прибрежные воды до глубины около 300 м называется...
а) литоралью
б) шельфом
в) батиалью
г) пелагиалью

20. Часть поверхностных морских вод, лежащая вне шельфа, называется...
а) неритической зоной
б) пелагиалью
в) батиалью
г) абиссалью

Вариант 2

1. Дайте определения биоценоза.

2. Популяция, которая отличается от соседних популяций сроками развития, сезонной динамикой, особенностями питания и т. п., называется...

а) микропопуляцией
б) элементарной
в) экологической
г) географической

3. Популяции, в которой разные возрастные группы занимают разные экологические ниши, называются...

а) микропопуляцией
б) гемипопуляцией
в) элементарной
г) экологической

4. К экзогенным факторам из нижеперечисленных относится...

а) обеспеченность кормом
б) величина рождаемости
в) ослабление организма при стрессе
г) плотность заселекния территории

5. К-стратегия поддержания численности – это...

а) высокая плодовитость при высокой смертности и незащищенности молодняка
б) низкая плодовитость при низкой смертности и хорошей защищенности молодняка
в) миграции с мест постоянного проживания при ухудшении внешних условий
г) впадение в спячку или анабиоз при ухудшении внешних условий

6. Временная группа животных, в которой осуществляется только часть биологических функций, называется...

а) стадом

б) стаей

в) колонией

г) поселением

7. Необратимые изменения в биоценозе называются...

а) флуктуацией

б) сукцессией

в) миграцией

г) комбинацией

8. Вид, являющийся центральным в биоценозе, от которого зависят большинство остальных видов, называется...

а) доминантным

б) эдификаторным

в) индикаторным

г) консортным

9. Сукцессия, при которой происходит заселение прежде необжитой территории, называется...

а) первичной

б) вторичной

в) дисклимаксовой

г) демутационной

10. Сукцессия, в процессе которой восстанавливается прежний (разрушенный) биоценоз, называется...

а) первичной

б) вторичной

в) дисклимаксовой

г) демутационной

11. Экосистема, занимающая территорию ландшафтно-климатической зоны (подзоны) называется...

а) биогеографическим царством

б) биомом

в) биохором

г) биотой

12. Какой из видов затрат энергии живым организмом считается затратой на поддержание жизни своего вида?

а) основной обмен

б) затраты активности

в) затраты на рост и развитие

г) затраты на размножение

13. Что из перечисленного является элементарной единицей эволюции?

а) особь

б) вид

в) популяция

г) биоценоз

14. Какая из перечисленных экосистем является наиболее зрелой?

а) коралловый риф

б) пелагиальный планктон

в) неритический планктон

г) литоральный бентос

15. Что называется видовым разнообразием?

а) абсолютное количество видов в биоценозе

б) количество видов на единицу площади

в) выравненность биоценоза

г) абсолютное количество видов и выравненность

16. Отсутствие сезонных колебаний освещенности при наличии суточных наиболее характерно для...

а) тундры

б) тайги

в) степи

г) тропического леса

17. Равномерное выпадение осадков в течение года характерно для...

а) тайги

б) саванны

в) тропического леса

г) тундры

18. Озера, вода в которых перемешивается дважды в год, называются ...

а) меромиктическими

б) димиктическими

в) полимиктическими

г) олигомиктическими

19. Часть открытого моря, лежащая над шельфом, называется...

а) неритической зоной

б) пелагиалью

в) батиалью

г) абиссалью

20. Часть моря, регулярно заливаемая в прилив, называется...

а) шельфом

б) литоралью

в) батиалью

г) пелагиалью

Вариант 3

1. Дайте определение экосистемы.

2. Популяция, лишенная какой-либо из основных популяционных характеристик называется...

а) элементарной популяцией
б) псевдопопуляцией
в) микропопуляцией
г) временная популяцией

3. Популяция, возникающая в несвойственном данному виду местообитании, если там появятся условия, комфортные для данного вида, и исчезающая при ухудшении условий, называется...

а) псевдопоуляцией
б) элементарной популяцией
в) временной популяцией
г) гемипопуляцией

4. К эндогенным факторам из нижеперечисленных относится...

а) температура и влажность местообитания
б) пресс хищников
в) выживаемость молодняка
г) обеспеченность кормом

5. Одновременное наличие в популяции растений особей разного возраста называется...

а) стратегией выживания
б) поливалентностью онтогенеза
в) кривой роста численности
г) экологической пирамидой

6 Совместное поселение животных называется...

а) группой
б) колонией
в) гнездовьем
г) популяцией

7. Можно ли назвать сезонные изменения в биоценозе сукцессиями?

а) да

б) нет

8. Наиболее массовый вид определенного высшего таксона в биоценозе называется...

а) индикаторным

б) эдификаторным

в) детерминантным

г) доминантным

9. Сукцессия, которая не заканчивается климаксом, называется...

а) дисклимаксовой

б) деструктивной

в) вторичной

г) демутационной

10. Сукцессия, возникшая в результате деятельности человека, называется...

а) искусственной

б) производственной

в) вторичной

г) антропической

11. Биомасса экосистемы при приближении к состоянию климакса...

а) увеличивается

б) уменьшается

в) остается неизменной

г) величина биомассы от приближения к климаксу не зависит

12. Экосистема, занимающая отдельный элемент ландшафта, называется...

а) биохорной

б) ярусной

в) синузионной
г) ассоциационной

13. Элементарным эволюционным событием являе(ю)тся...
а) генетические преобразования в популяции
б) заметные внешние изменения некоторых особей
в) изоляция части популяции
г) резкий рост численности популяции

14. Скорость переноса энергии в почве наибольшая в...
а) тундре
б) тайге
в) лиственных лесах
г) степи

15. Что называется плотностью населения?
а) количество особей на единицу площади (объема)
б) абсолютное количество особей в данном биоценозе
в) абсолютное количество особей и выравненность биоценоза
г) количество особей на единицу площади (объема) и выравненность

16. Наличие сезонных колебаний освещенности при отсутствии суточных наиболее характерно для...
а) тундры
б) степи
в) пустыни
г) тропического леса

17. Выпадение осадков преимущественно в летнее время характерно для...
а) тайги
б) тропического леса
в) саванны
г) пустыни

18. Озера, имеющие на разной глубине разный уровень минерализации, называются...

а) полимиктическими

б) меромиктическими

в) мономиктическими

г) олигомиктическими

19. Часть моря, лежащая ниже материкового склона, называется...

а) батиалью

б) абиссалью

в) пелагиалью

г) неритической зоной

20. Часть шельфа, лежащая ниже уровня отлива, но пропускающая свет, нормальный по спектру, называется...

а) супралиторалью

б) сублиторалью

в) энлиторалью

г) батиалью

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ И РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акимушкин И. И. Мир животных. М. : Мир, 1995. Т. 1. 446 с.; Т. 2. 462 с.; Т. 3. 382 с.; Т. 4. 462 с.

2. Алехин В. В. География растений. М. : Советская наука, 1944. 456 с.

3. Барабаш-Никифоров И. И., Формозов А. Н. Териология. М. : Высш. шк., 1963. 396 с.

4. Бей-Биенко Г. А. Общая энтомология. М. : Высш. школа, 1980. 416 с.

5. Беклемишев В. Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. М. : Наука, 1970. 502 с.

6. Белобров В. П., Замотаев И. В., Овечкин С. В. География почв с основами почвоведения. М. : Академия, 2004. 352 с.

7. Беловски Г. Модели вымирания и продолжительность существования популяций млекопитающих // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М. : Мир, 1989. С. 53–80.

8. Береговой В. Е. Географическая изменчивость и популяционная структура вида // Труды Института экологии растений и животных АН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 71. С. 16–27.

9. Березина Н. А., Афанасьева Н. Б. Экология растений. М. : Академия, 2009. 400 с.

10. Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества : в 2 ч. М. : Мир, 1989. Т. 1. 602 с.; Т. 2. 478 с.

11. Биогеография / С. М. Абдурахманов, Д. А. Криволуцкий, И. К. Лопатин и др. М. : Academia, 2009. 474 с.

12. Биологический энциклопедический словарь. М. : БРЭ, 1995. 864 с.

13. Богданов И. И. Геоэкология с основами биогеографии. Омск : Изд-во ОмГПУ, 2008. 210 с.

14. Богданов И. И. Экология животных. Омск : Изд-во ОмГПУ, 2012. 250 с.

15. Будыко М. Н. Глобальная экология. М. : Мысль, 1975. 328 с.

16. Войткевич Г. В., Вронский В. А. Основы учения о биосфере. Ростов н/Д : Феникс, 1996. 478 с.

17. Вольтера В. Математическая теория борьбы за существование. М. : Наука, 1976. 288 с.

18. Воронов А. Г. Биогеография с основами экологии. М. : МГУ, 1987. 304 с.

19. Вронский В. А. Экология и окружающая среда. Словарь-справочник. Ростов н/Д : Феникс; М. : МАРТ, 2008. 428 с.

20. Второв П. П., Дроздов Н. Н. Биогеография. М. : Владос-Пресс, 2001. 304 с.

21. Гаузе Г. Ф. Экспериментальные исследования борьбы за существование между *Parameciuv caudatum, P. aurelia* и *Stylonichia mitylus* // Зоологический журнал. 1934. Вып. 13. Т. 1. С. 18–32.

22. Геоэкология и природопользование (понятийно-терминологический словарь) / сост. В. В. Козин, В. А. Петровский. Смоленск : Ойкумена, 2005. 576 с.

23. Геннадиев А. Н., Глазовская М. А. География почв с основами почвоведения. М. : Высш. школа, 2008. 462 с.

24. Гептнер В. Г. Общая зоогеография. М. ; Л. : ГИВМ, 1936. 546 с.

25. Гиляров А. М. Популяционная экология. М. : МГУ, 1990. 190 с.

26. Гиляров М. С., Криволуцкий Д. А. Жизнь в почве. М. : Молодая гвардия, 1985. 192 с.

27. Гребенников В. С. В стране насекомых. М. : Колос, 1979. 168 с.

28. Дажо Р. Основы экологии. М. : Прогресс, 1975. 414 с.

29. Дарлингтон Ф. Зоогеография. М. : Прогресс, 1966. 520 с.

30. Де Ла Фуэнте Ф. Р. Африканский рай. М. : Наука, 1972. 174 с.

31. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М. : Высш. школа, 1975. 560 с.

32. Дылис Н. В. Структура лесного биоценоза. М., 1969. 312 с.

33. Дылис Н. В. Учение о биогеоценозах и его проблемы. М. : Знание, 1975. 78 с.

34. Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. М. : Прогресс, 1968. 294 с.

35. Карасева Е. В. Влияние распашки целины на образ жизни и территориальное распределение мышевидных грызунов в Северном Казахстане // Зоологический журнал. 1961. Т. 40. Вып. 6. С. 768–773.

36. Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. Л. : Наркомздрав, 1938. 476 с.

37. Константинов А. С. Общая гидробиология. М. : Высш. школа, 1967. 588 с.

38. Крайслер Л. Тропами карибу. М. : Мысль, 1966. 228 с.

39. Культиасов Н. М. Экология растений. М. : МГУ, 1962. 378 с.

40. Литвин В. Ю. Природный очаг инфекции как экологическая система: автореф. дис. … д-ра биол. наук. М., 1974. 45 с.

41. Лосев К. С. Экологическая энциклопедия : в 2 т. М. : Энциклопедия, 2008. Т. 1. 416 с.; Т. 2. 446 с.

42. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М. : Мир, 1957. 404 с.

43. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М. : Мир, 1974. 460 с.

44. Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск : Наука, 1984. 214 с.

45. Макфедьен Э. Экология животных. М. : Мир, 1965. 368 с.

46. Малькова М. Г. Зональные фаунистические комплексы и структура сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих в Западной Сибири: автореф. дис. … д-ра биол. наук. Новосибирск, 2009. 52 с.

47. Наумов Н. П. Экология животных. М. : Высш. школа, 1963. 618 с.

48. Наумов С. П. Зоология позвоночных. М. : Просвещение, 1982. 464 с.

49. Непомнящий Н. Н. Сто великих рекордов живой природы. М. : Вече, 2007. 432 с.

50. Никольский Г. В. Экология рыб. М. : Высш. школа, 1961. 584 с.

51. Новиков Г. А. Основы общей экологии и охраны природы. Л. : Высш. шк., 1979. 480 с.

52. О'Брайен С. Дж. Гепард в генетической опасности // В мире науки. 1986. № 7. С. 23– 27.

53. Огнев С. И. Зоология позвоночных. М. : Сов. наука, 1941. 668 с.

54. Одум Ю. Основы экологии. М. : Мир, 1975. 740 с.

55. Одум Ю. Экология : в 2 т. М. : Мир, 1986. Т. 1. 328 с., Т. 2. 276 с.

56. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 284 с.

57. Петров К. М. Биогеография. СПб. : СПбУ, 2005. 294 с.

58. Пономарева И. Н. Экология растений с основами биоценологии. М. : Просвещение, 1975. 314 с.

59. Прозоров Л. Л. Геоэкология : энциклопед. словарь. М. : Научный мир, 2008. 468 с.

60. Работнов Е. А. Фитоценология. М. : Наука, 1978. 288 с.

61. Радкевич В. А. Экология. Минск : Высш. школа, 1998. 160 с.

62. Реймерс Н. Ф. Популярный биологический словарь. М. : Наука, 1991. 540 с.

63. Резникова Ж.И. Популяции и виды на весах войны и мира. М. : Логос, 2001. 258 с.

64. Риклефс Р. Основы общей экологии. М. : Мир, 1979. 376 с.

65. Ручин А. Б. Экология популяций и сообществ. М. : Академия, 2006. 352 с.

66. Савинов А. Б. Биосистемология. Н. Новгород : Изд-во Нижегородского ун-та, 2006. 206 с.

67. Селье Г. На уровне целого организма. М. : Наука, 1972. 122 с.

68. Сергеев Б. Ф. Мир лесных дебрей. М. : Молодая гвардия, 1988. 256 с

69. Сергеева О. С. Устойчивость экосистем. Пермь, 2008. 276 с.

70. Сетров М. И. Организация биосистем. Л. : Наука, 1971. 216 с.

71. Смит Р. Наш дом – планета Земля. М. : Мысль, 1982. 316 с.

72. Степановских А. С. Общая экология. Курган, 1999. 512 с.

73. Степановских А. С. Биологическая экология. Теория и практика. М. : ЮНИТИ, 2009. 792 с.

74. Сукачев В. Н. Структура биогеоценозов и их динамика // Структура и формы материи. М. : Наука, 1967. С. 112–154.

75. Сукачев В. Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л. : Наука, 1972. 416 с.

76. Сулей М. Что нас ожидает? Жизнеспособность популяций // Природоохранные аспекты. М. : Мир, 1989. С. 210–218.

77. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяциях. М. : Наука, 1973. 280 с.

78. Уиттеккер Р. Х. Сообщества и экосистемы. М. : Прогресс, 1980. 328 с.

79. Фарб П. Популярная экология. М. : Мир, 1971. 190 с.

80. Флиндт Г. Биология в цифрах. М. : Мир, 1992. 304 с.

81. Фролов К. В., Богданов И. И. Элементарная биометрия. Омск, 2013. 148 с.

82. Чернова Н. М., Былова А. М. Общая экология. М. : Дрофа, 2007. 412 с.

83. Шафер М. Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М. : Мир, 1989. С. 210–218.

84. Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М. : МГУ, 1976. 264 с.

85. Шилов И. А. Экология. М. : Высш. школа, 1998. 512 с.

86. Шовен Р. Мир насекомых. М. : Мир, 1970. 240 с.

87. Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М. : Мир, 1960. 218 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 3

РАЗДЕЛ А. ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ
ГЛАВА 1. Понятие о популяции. Основные свойства популяции. Территориальная структура. Иерархия популяций. Зависимые и независимые популяции. Псевдопопуляции и временные популяции. Расселения 5
ГЛАВА 2. Функциональная структура популяций. Половозрастная структура популяций у растений и животных. Гемипопуляции. Стратегии выживания. Территориально-функциональное единство популяций.....25
ГЛАВА 3. Индивидуально-семейный и групповой образ жизни. Внутрипопуляционные циклы. Численность, её изменения, основные типы динамики численности. Некоторые отличия в экологии растений и животных 40
ГЛАВА 4. Сохранение устойчивых и жизнеспособных популяций. Понятие о максимальной жизнеспособной популяции. Причины вымирания популяций. Проблема сохранения популяций 67
ГЛАВА 5. Понятие о биоценозе. Пищевые цепи и сети. Экологические пирамиды. Типы биоценотических связей. Основные трофические связи: растение – фитофаг, жертва – хищник, хозяин – паразит.....82
ГЛАВА 6. Свойства биоценозов. Виды – эдификаторы. Устойчивые и циклические биоценозы. Экосистемы и их иерархия. Краевой эффект. Флуктуации и сукцессии. Законы развития экосистем 106
ГЛАВА 7. Энергетика экосистем. Принципы преобразования энергии в живых организмах и системах. Затраты энергии. Валовая и чистая продуктивность. Энергетическая эффективность. Скорость переноса энергии. Зрелость экосистем. Законы энергетики экосистем.....126
ГЛАВА 8. Закономерности функционирования и саморегуляции сообществ. Понятие о биоразнообразии. Закономерности структуры сообществ. Взаимосвязи видов внутри сообщества. Экологическое дублирование. Регуляция сообществ. Сложность и устойчивость сообществ. Жизненные формы 142
ГЛАВА 9. Разнообразие экосистем суши. Тундры, леса умеренного пояса, степи и пустыни.....160
ГЛАВА 10. Разнообразие экосистем. Субтропики, тропические леса, саванны, горы 174
ГЛАВА 11. Разнообразие экосистем. Пресноводные водоемы.....187
ГЛАВА 12. Разнообразие экосистем. Океаны и моря 205

ПРИЛОЖЕНИЕ К РАЗДЕЛУ А
Количественные методы в изучении популяций и сообществ (на примере животных) (по Фролову, Богданову, 2013).....223

РАЗДЕЛ Б. ФОРМЫ КОНТРОЛЯ. ТЕСТЫ ДЛЯ ЗАЧЕТА И ТЕКУЩЕГО КОНТРОЛЯ.....238

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ И РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ....250

Учебное издание

БОГДАНОВ Игорь Иванович

ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ

Учебное пособие для студентов
экологических специальностей педагогических вузов

Редактор *Г. Н. Орлов*
Технический редактор *Л. Л. Штаненко*

Подписано в печать 07.04.2015. Формат 60×84/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Печ. л. 16,0. Уч.-изд. л. 14,0.
Тираж 50 экз. Заказ Ш-42.

Издательство ОмГПУ.
Отпечатано в типографии ОмГПУ,
Омск, наб. Тухачевского, 14, тел./факс (3812) 23-57-93