

А.В. Салтыков

БИОЭКОЛОГИЯ

Учебное пособие



УЛЬЯНОВСК 2000

Министерство образования Российской Федерации
Ульяновский государственный технический университет

А.В. Салтыков

БИОЭКОЛОГИЯ

Учебное пособие

Ульяновск 2000

УДК 574 (075.8)

ББК 28.081 я 73

С 16

Рецензенты:

канд. биол. наук И.В. Благовещенский (кафедра общей экологии Ульяновского государственного университета);

канд. биол. наук Г.С. Зусмановский (кафедра зоологии Ульяновского государственного педагогического университета им. И.Н. Ульянова)

Салтыков А.В.

С16 Биоэкология: Учебное пособие. - Ульяновск: УлГТУ, 2000. - 88 с.
ISBN 5-89146-142-0

В пособии представлен лекционный материал по курсу биоэкологии. В конспективной форме изложены наиболее сложные фундаментальные основы экологии как биологической науки. В конце каждой темы приводится перечень соответствующих «теорем» и вопросы для самоконтроля. В пособие включены вопросы биоэкологического минимума, примерный перечень рекомендуемых тем рефератов по прикладной биоэкологии и ряд других материалов.

Учебное пособие предназначено для студентов, обучающихся по специальности «Защита окружающей среды» (инженер-эколог), и может быть использовано студентами других специальностей при изучении курса «Экология».

ISBN 5-89146-142-0

УДК 574 (075.8)

ББК 28.081 я 73

© Ульяновский государственный технический университет, 2000

ОГЛАВЛЕНИЕ

От автора-составителя	5
ВВЕДЕНИЕ В БИОЭКОЛОГИЮ	6
ЧАСТЬ I. БИОСФЕРА	10
Тема 1. Биосфера как специфическая оболочка Земли	10
1.1. Биосфера как арена жизни	10
1.2. Функциональные связи в биосфере	12
Тема 2. Системность жизни	16
2.1. Биосфера как целостная система	16
Тема 3. Биогеохимические циклы	18
3.1. Биогенный круговорот	18
3.2. Биогеохимические функции разных групп организмов	19
3.3. Энергетическое обеспечение биологического круговорота ..	20
ЧАСТЬ II. ОРГАНИЗМ И ФАКТОРЫ СРЕДЫ	24
Тема 4. Температура	24
4.1. Влияние температуры на жизненные процессы	24
4.2. Пойкилотермные организмы	26
4.3. Гомойотермные организмы	28
4.4. Стратегии теплообмена	31
Тема 5. Вода и минеральные соли	31
5.1. Водно-солевой обмен у водных организмов	33
5.2. Водный и солевой обмен на суше	35
Тема 6. Кислород	37
6.1. Газообмен в водной среде	39
6.2. Газообмен в воздушной среде	40
Тема 7. Свет	41
7.1. Биологическое действие различных участков спектра солнечного излучения	41
7.2. Свет и биологические ритмы. Физиологическая регуляция сезонных явлений	43
Тема 8. Общие принципы адаптации на уровне организма	45
8.1. Правило оптимума	45
8.2. Комплексное воздействие факторов. Правило минимума	46
8.3. Правило двух уровней адаптации	47

ЧАСТЬ III. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ.....	49
Тема 9. Популяция как биологическая система.....	49
9.1. Популяционная структура вида.....	49
9.2. Понятие о популяции.....	50
9.3. О популяциях у растений.....	51
Тема 10. Пространственная структура популяций.....	51
10.1. Типы пространственного распределения.....	52
10.2. Пространственная дифференциация.....	53
10.3. Функциональная интеграция.....	53
10.4. Разнокачественность внутрипопуляционных структур.....	54
Тема 11. Гомеостаз популяций.....	54
11.1. Поддержание пространственной структуры.....	54
11.2. Поддержание генетической структуры.....	55
11.3. Регуляция плотности населения.....	55
11.4. Общие принципы популяционного гомеостаза.....	56
Тема 12. Динамика популяций.....	57
12.1. Демографическая структура популяций и её динамика.....	57
12.2. Репродуктивный потенциал и рост популяции.....	59
12.3. Динамика численности и популяционные циклы.....	60
 ЧАСТЬ IV. БИОЦЕНОЛОГИЯ.....	 63
Тема 13. Биоценоз как биологическая система.....	63
13.1. Трофическая структура биоценозов.....	64
13.2. Пространственная структура биоценозов.....	66
13.3. Экологические ниши.....	67
Тема 14. Основные формы межвидовых связей в экосистемах.....	69
14.1. Взаимоотношения видов смежных трофических уровней.....	69
14.2. Конкуренция.....	70
Тема 15. Динамика экосистем.....	71
15.1. Суточные и сезонные аспекты экосистем.....	71
15.2. Экологические сукцессии.....	72
Тема 16. Человек и биосфера.....	74
16.1. Технологические формы воздействия человека на биосферу.....	74
16.2. Экологические формы воздействия человека на биосферу.....	76
16.3. Деятельность человека как фактор эволюции.....	78
 ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	 80
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	81
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	88

*«...Если мы хотим достичь
какого - то согласия с Природой,
то нам в большинстве случаев
придётся принимать её условия»*

Р. Риклефс

От автора-составителя

Современная экология имеет биологические корни, поэтому её изучение целесообразно начинать с классической экологии - биоэкологии. Специалисту технического профиля - инженеру по защите окружающей среды знание биологических основ экологии необходимо, прежде всего, для постижения предмета своей деятельности - объекта, подлежащего сохранению либо восстановлению с помощью новейших технологий.

Настоящее учебное пособие - первая (лекционная) часть курса «Биоэкология». Предполагается издание ещё двух частей - для аудиторного и полевого практикумов.

В основу пособия положен аналитический конспект учебника «Экология» академика И.А. Шилова (М.: Высшая школа, 1997). Кроме того, даётся обзор ряда основных современных представлений в области биоэкологии с привлечением описаний и иллюстраций из изданий известных экологов (Ю.Одум, Р.Риклефс, Г.А.Новиков, Н.Ф.Реймерс и др.), в том числе в авторской интерпретации. В конце каждой темы приводится список соответствующих «теорем» (из концептуальной экологии Н.Ф. Реймерса [5]) и вопросы для самоконтроля.

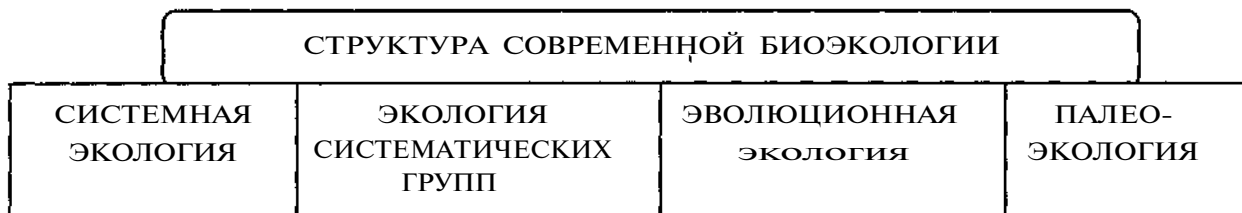
В приложениях содержатся вопросы биоэкологического минимума; рекомендуемые темы рефератов; копия протокола присоединения к Общественному Договору о сохранении живой природы России; постулаты биоэкологии.

ВВЕДЕНИЕ В БИОЭКОЛОГИЮ

Слово «экология» образовано от греческих слов «ОЙКОС» - дом и «ЛОГОС» - учение, наука. Этот термин был предложен немецким биологом Эрнстом Геккелем (Ernst Haeckel) в 1866 году. «Под экологией, - писал Геккель, - мы понимаем сумму знаний, относящихся к экономике природы: **изучение всей совокупности взаимоотношений животного с окружающей его средой**, как органической, так и неорганической, и, прежде всего - его дружественных или враждебных отношений с теми животными и растениями, с которыми он прямо или косвенно вступает в контакт. Одним словом, экология - это изучение всех сложных взаимоотношений, которые Дарвин называет условиями, порождающими борьбу за существование» (1870).

Биоэкология - это экология в первоначальном понимании термина, то есть часть биологии, изучающая отношения организмов (особей, популяций, биоценозов и т.п.) между собой и окружающей средой. Вместе с тем - это биологическая основа (базис) современной экологии.

В структуре современной экологии, предложенной Н.Ф. Реймерсом (1994) [5], биоэкология выглядит следующим образом:



Биоэкология включает в себя системную экологию, экологию систематических групп, эволюционную экологию и палеоэкологию.

Системная экология - это совокупность научных дисциплин, исследующих взаимоотношения системных биологических структур (биотических систем) между собой и с окружающей их средой.

В зависимости от иерархического уровня организации биологических структур (биотических систем) биоэкологию подразделяют на ЭНДОЭКОЛОГИЮ и ЭКЗОЭКОЛОГИЮ.

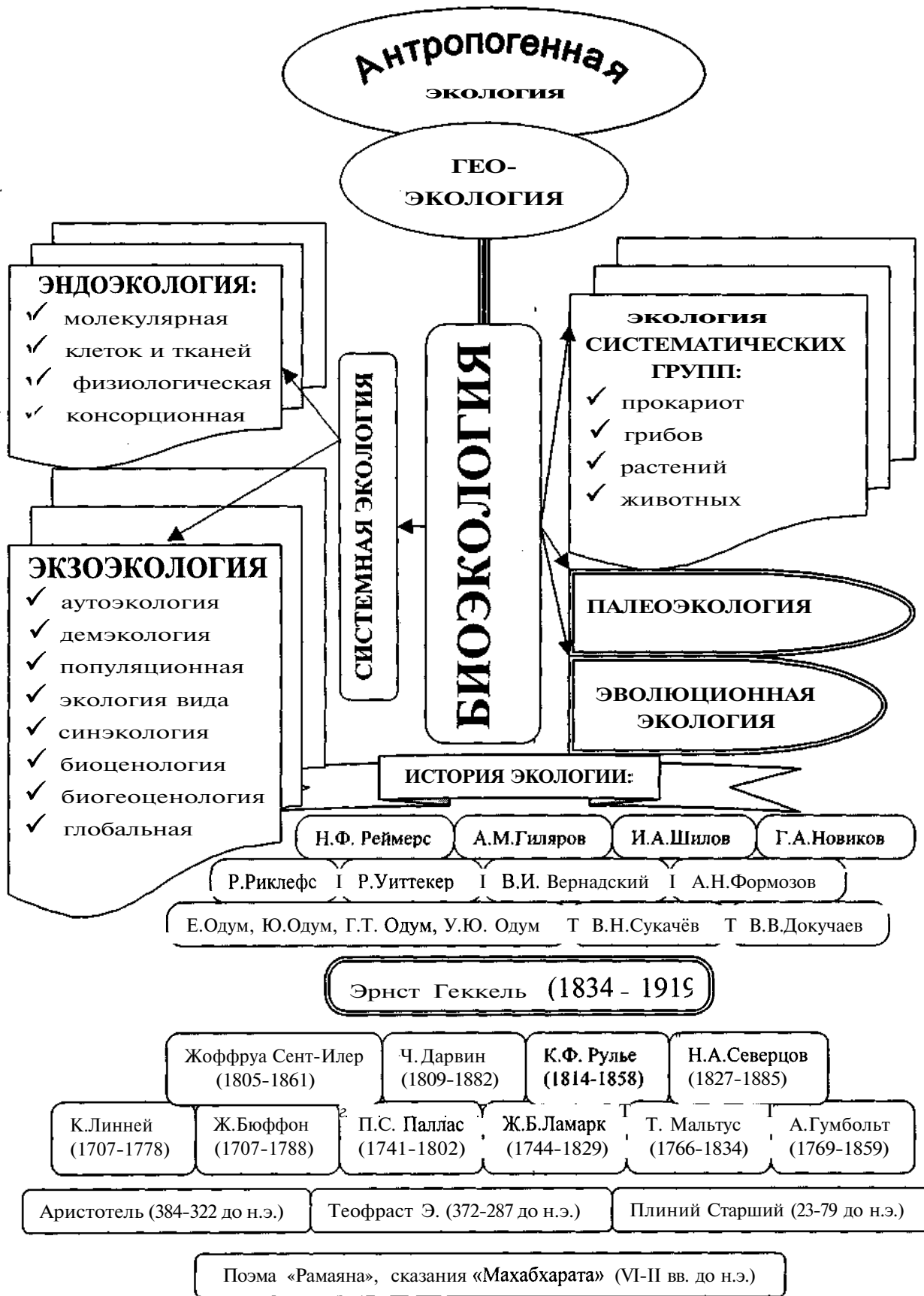
Эндоэкология:

- молекулярная экология (в т.ч. экологическая генетика);
- физиологическая экология (экология индивида).

Экзоэкология:

- аутоэкология (особей и организмов как представителей вида);
- демэкология (экология малых групп);
- популяционная экология;
- специоэкология (экология вида);
- синэкология (экология сообществ);
- биоценология (экология биоценозов);
- биогеоценология (учение об экосистемах различного иерархического уровня организации);
- учение о биосфере (биосферология);
- экосферология (глобальная экология /выходит за рамки биосферы, изучая всю экосферу планеты как космического тела/).

Развитие и структура биоэкологии показаны на приведённой ниже схеме.



«Древо» биоэкологии (развитие и структура экологии)

Элементарные сведения по биоэкологии, дошедшие до нашего времени, относятся к VI-II вв. до н. э.. Индийская поэма «Рамаяна» и сказания «Махабхарата» содержат данные об образе жизни примерно 50 видов животных (кабана, оленя, лани, антилоп, буйвола, льва, тигра, медведя, кита и других). При этом можно найти интересную информацию об их местообитаниях, питании, размножении, суточной жизни и поведении в связи с изменениями природной обстановки - выпадением дождей, пересыханием водоёмов, сменой растительности и т.д.

Весьма велико значение «биоэкологического» наследия древнегреческих учёных. Так, согласно «Истории животных» Аристотеля (384-322 гг. до н.э.). животные дифференцируются по способу существования, особенностям действий, местообитаниям. Ещё более экологическими были воззрения ученика Аристотеля Теофраста (370-285 гг. до н.э.), описавшего естественные группировки растений в типичных местообитаниях и установившего приспособительное значение окраски животных.

Среди римских учёных периода первичного накопления экологических данных следует упомянуть Плиния Старшего (23-79 гг. до н.э.) с его знаменитой «Естественной историей».

В эпоху Возрождения был проведён первый экологический эксперимент. Р. Бойль (1627-1691) опубликовал результаты сравнительного изучения влияния низкого атмосферного давления на различных животных. Знаменитый голландский микроскопист Антони ван Левенгук (1632-1723) первым приступил к исследованию пищевых цепей и регулирования численности популяций - двух **ВАЖНЫХ** разделов современной экологии животных.

Свой вклад в формирование экологического мышления внесли французские исследователи Рене Реомюр (1683-1757) Жорж Бюффон (1707-1788) и др. В течение XVIII века ещё присутствовали теологические представления об экологических закономерностях.

Карл Линней (1707 - 1778) /Швеция/ - систематизировал сведения об условиях жизни биологических видов.

Жан Батист Ламарк (1744-1829) /Франция/ - первым высказал мысль о единстве живого и неживого на нашей планете, о целостности биосферы. Кроме того, ему принадлежит пророческое высказывание: *«Можно, пожалуй, сказать, что назначение человека как бы заключается в том, чтобы уничтожить свой род, предварительно сделав земной шар не пригодным для обитания».*

Томас Мальтус (1766 - 1834) /Англия/ - математически описал закономерности демографического взрыва.

Чарльз Дарвин (1809 - 1882) /Англия/ - создал эволюционное учение (в т.ч. понятия естественного и искусственного отбора).

Следует также отметить выдающуюся роль наших отечественных учёных:

А.Т. Болотов (1738 - 1833) и Н.И. Вавилов (1887 - 1943) - заложили основы сельскохозяйственной экологии.

В.И. Вернадский (1864 - 1945) - создал целостное учение о биосфере, показав геологическую роль живых организмов в преобразовании планеты.

В.Н. Сукачёв (1908 - 1967) - создал учение об однородных наземных экосистемах - *биогеоценозах*.

Современный период становления экологии связан с такими учёными, как Ю. Одум, Р. Риклефс, Будыко, Н.Ф. Реймерс, А.В. Яблоков, В.Г. Горшков и другие.

Контрольные вопросы;

- ✓ Каковы различия между современным и исходным (по Э.Геккелю) определениями экологии?
- ✓ Как соотносятся понятия «экология» и «биоэкология»?
- ✓ Какова структура современной биоэкологии?
- ✓ Опишите развитие биоэкологии из биологии («древо» биоэкологии):
 - а Предыстория экологии (накопление первичных данных)
 - а Биоэкология во второй половине XIX - начале XX вв.
 - а Современные биоэкологи и их вклад в развитие науки

ЧАСТЫ. БИОСФЕРА

Тема 1. Биосфера как специфическая оболочка Земли

1.1. Биосфера как арена жизни

Биосфера — глобальная экологическая система, особая оболочка Земли, сфера распространения жизни, состав, структура и энергетика которой обусловлены прошлой и современной деятельностью живых организмов, границы которой определяются наличием пригодных для организмов абиотических условий: температуры, жидкой воды, состава газов, солёности вод, элементов минерального питания (Рис.1.1.).

Биосфера - «область жизни», пространство на поверхности земного шара (охватывающее нижнюю часть атмосферы, всю гидросферу и верхнюю часть литосферы), включающее всю совокупность живых организмов (живого вещества планеты), а также область былых биосфер, т.е. сферу и продукты жизнедеятельности всей совокупности живых организмов за всю историю существования жизни на Земле.

Термин «Биосфера» был введён в 1875 г. австрийским геологом Эдуардом Зюссом. Обсуждая особенности Земли как планеты, он писал: «Одно кажется чужеродным на этом большом, состоящем из сфер небесном теле, а именно органическая жизнь... На поверхности материков можно выделить самостоятельную биосферу». Э.Зюсс, таким образом, рассматривал биосферу в чисто топологическом смысле - как пространство, заполненное жизнью. Термин вошёл в обиход, не имея чёткого определения.

Ещё Ж.Б.Ламарк, в 1802г. не употребляя термина «биосфера», отметил планетарную роль жизни в формировании земной коры, как в настоящее время, так и в прошлые этапы истории планеты, предвосхитив, таким образом, современный взгляд на это понятие. На рубеже XIX-XX вв. идея о глобальном влиянии жизни на природные явления была обоснована в трудах учёного - почвоведом В.В. Докучаева.

Развёрнутое учение о биосфере создано и разработано акад. В.И.Вернадским, опубликовавшим в 1926г. свой классический труд «Биосфера». Он доказал, что все три оболочки планеты связаны воедино и приобрели современный облик и состав благодаря грандиозной преобразующей работе живых организмов. Они многократно пропустили через себя весь объём мирового океана, создали почву, наполнили атмосферу Земли кислородом, оставили после себя километровые толщи осадочных пород и топливные богатства недр. По В.И.Вернадскому в состав биосферы кроме активного живого вещества - биомассы растений, животных и микроорганизмов - входит биогенное вещество - остатки организмов на разных стадиях деструкции, органические и минеральные продукты жизнедеятельности (осадочные породы органического происхождения,

кислород, углекислота, уголь, углеводороды и другие ископаемые биогены) и *биокосное* вещество - продукты переработки горных и осадочных пород живыми организмами.

Суммарная биомасса всех организмов биосферы в пересчете на сухое вещество оценивается величиной в 2 трлн. т., причём 98% её представлено биомассой наземных растений. Если мысленно всё живое вещество равномерно распределить по поверхности планеты, то получится слой толщиной около 2 см.

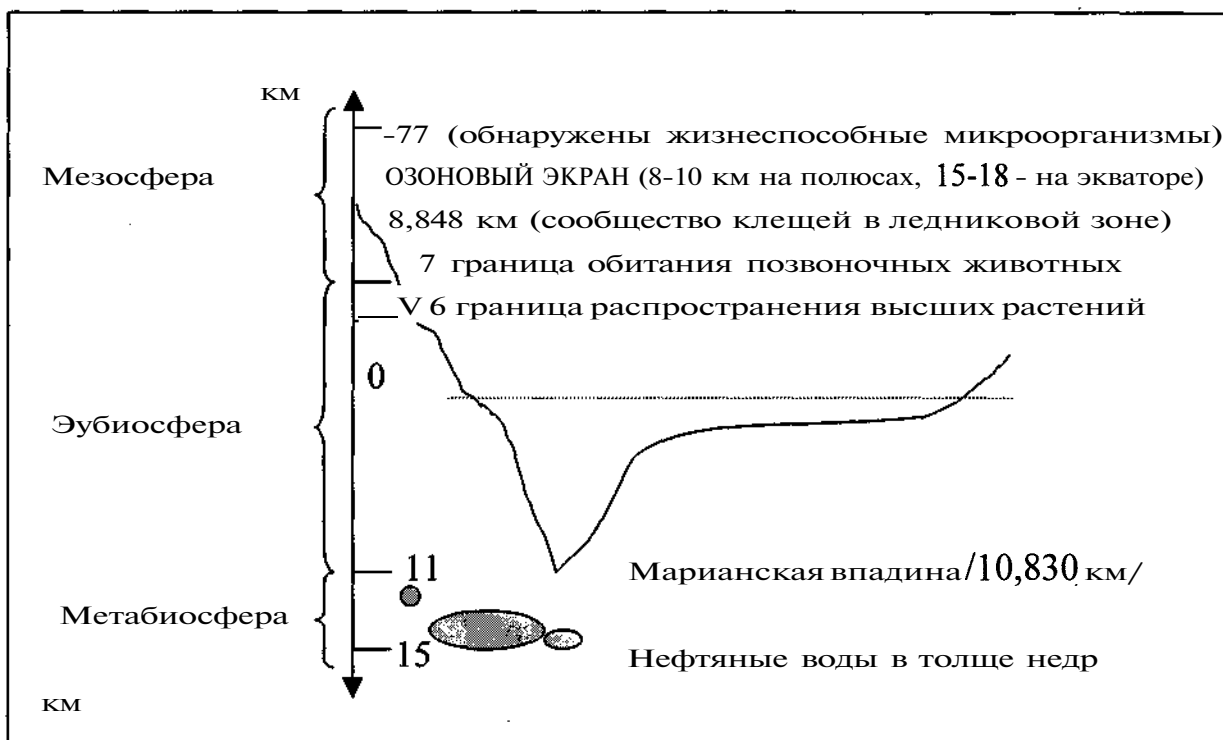


Рис. 1.1. Структура биосферы (вертикальный срез)

К собственно биосфере (*эубиосфере*) относят те участки, где есть условия не только для выживания, но и для размножения живых существ, - это *поле существования жизни*. К нему прилегают области, в которых живые существа находятся в угнетённом состоянии и не могут размножаться (*поле устойчивости жизни*).

Поле существования жизни определяют, как минимум пять условий:

1) **Достаточное** количество кислорода и углекислого газа. Живые существа адаптированы к современному составу и давлению воздуха. Весовая концентрация кислорода на уровне моря составляет 299 г/м^3 , на высоте 20 км это уже 15 г/м^3 , соответственно парциальное давление 160 мм и 8,7 мм. Поэтому на высоте 20 км при таком низком парциальном давлении жизнь невозможна, хотя количество кислорода по объёму осталось тем же, что и на уровне моря - 20,95%. Парциальное давление

углекислого газа на больших высотах (выше 6 км) меньше, чем необходимо.

2) **Достаточное** количество жидкой воды.

3) **Благоприятные** температуры, исключая денатурацию белков (до 100 С°) и обеспечивающие необходимую скорость ферментных биохимических реакций.

4) **Прожиточный** минимум минеральных веществ.

5) **Солёность** среды. Там, где концентрация солей примерно в 10 раз выше, чем в морской воде, жизни нет. Лишены жизни подземные воды с концентрацией солей выше 270 г/л.

1.2. Функциональные связи в биосфере

Три составные части биосферы - гидросфера, атмосфера и литосфера - тесно взаимосвязаны друг с другом, составляя вместе единую генеральную саморегулирующуюся экосистему, обеспечивающую устойчивый глобальный круговорот веществ.

Почва – особое органо-минеральное (биокосное) естественноисторическое природное образование, возникшее в результате воздействия живых организмов на минеральный субстрат и разложения мёртвых организмов, влияния природных вод и атмосферного воздуха на поверхностные горизонты горных пород [6](рис.1.2 [7]).

Функциональная связь почвы с гидросферой заключается в выносе почвенных вод в водоёмы. Переносимые с водой почвенные соединения участвуют в формировании биопродуктивности водоёмов. Сорбционные свойства почвы образуют «барьер», защищающий водоёмы от загрязнений.

Растения могут извлекать из почвы минеральные вещества только в виде ионов растворимых солей. Эти ионы быстро вымывались бы из почвы, если бы не были прочно связаны со стабильными почвенными частицами. Глина и гумус вступают в тесное взаимодействие, образуя глинисто-гумусовый комплекс, составленный частицами - *мицеллами*. Поверхность каждой такой сложной частицы имеет многочисленные отрицательно заряженные участки, притягивающие положительно заряженные ионы - кальций, магний и калий, - и таким образом удерживающие их в почве (рис. 1.2). Подвижность ионов в почве и дифференцировка горизонтов почвенного профиля обусловлены притоком водородных ионов угольной кислоты, которые в составе угольной кислоты непрерывно поступают с дождевой водой в верхние слои почвы. Ионы водорода вытесняют из мицеллы ионы кальция и других элементов, которые затем вымываются из почвы в грунтовые воды.

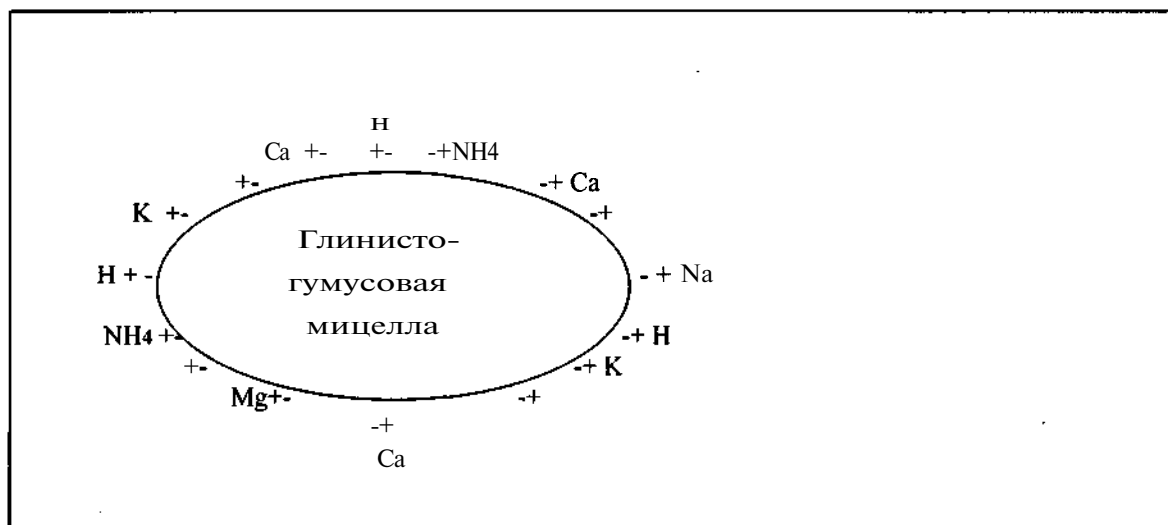


Рис. 1.2. Схематическое изображение глинисто-гумусового комплекса (мицеллы), на поверхности которого имеются отрицательные заряды, притягивающие ионы водорода и минеральные ионы (по Р.Риклефсу, 1979)

Поглощая и отражая солнечную энергию, почва выступает как мощный фактор энергетического баланса биосферы и связывается с атмосферными процессами (регулирование влагооборота и газового режима атмосферы).

С литосферой почва связана наиболее прямым путём: она возникла из верхних слоев литосферы и своей жизнедеятельностью способствует дальнейшему геохимическому преобразованию этих слоев. В то же время почва служит источником вещества для образования минералов, горных пород, полезных ископаемых и способствует переносу аккумулированной солнечной энергии в глубокие части литосферы. Все эти процессы можно рассматривать как глобальные функции почвы, имеющие общебиосферное значение.

Таким образом, значение почвы в биосфере можно определить как связующее звено биологического и геологического круговоротов.

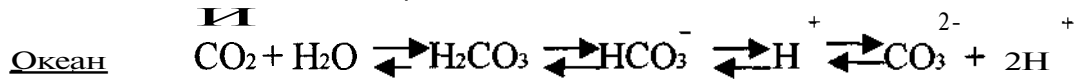
Вода и ВОЗДУХ

Во-первых, связь гидросферы с атмосферой осуществляется в форме круговорота (осадки - испарение).

Во-вторых, это энергетические связи как прямые - через тепловое излучение, так и опосредованные - через процессы фотосинтеза.

В-третьих, существуют химические связи: растворение в водах O_2 и CO_2 . Этот процесс поддерживает систему динамического равновесия в водной среде по принципу:

Атмосфера CO₂



Эта система имеет решающее значение в формировании условий жизни гидробионтов.

Особое положение в качестве планетарной функции имеют многочисленные и разнообразные живые организмы (живое вещество). Масса живого вещества в биосфере по некоторым подсчётам (по И.А.Шилову, 1997) составляет около 2400 млрд. т, что соответствует всего лишь 1/2100 массы атмосферы Земли. Общая толщина биосферы - порядка 1/320 радиуса Земли (1/325 с учётом атмосферы) - характеризует её как тонкую плёнку на поверхности планеты. Тем не менее, именно биосфера превращает её в уникальное по своим свойствам небесное тело.

Это объясняется высокой химической активностью живого вещества. Химические (биохимические) реакции, протекающие в живых организмах, осуществляются с участием мощных биологических катализаторов - ферментов - и по скорости в тысячи раз превосходят реакции в неорганическом мире. Кроме того, участие ферментов сдвигает температурные и иные условия реакций. Жиры и углеводы, например, окисляются в организмах при температуре до 37°C, тогда как в абиотических условиях те же реакции требуют высокой температуры (порядка 400-500°C). Промышленный синтез аммиака из молекулярного азота происходит при температуре 500°C и давлении 300-500 атм; микроорганизмы реализуют эту реакцию при нормальной температуре и давлении. На ферментативных реакциях в живых организмах базируется глобальный биологический круговорот, о масштабах которого можно судить по темпам оборота кислорода и углекислого газа в процессе фотосинтеза (табл. 1.1).

Таблица 1.1.

9
Продуктивность фотосинтеза в биосфере (X 10 т/год)
(по С.В. Войткевич, 1993)

Биоциклы	Используется, поглощается		Создаётся, выделяется	
	CO ₂	H ₂ O	C _n H _{2n} O _n	O ₂
Суша	253	103,5	172,5	184
Океан	88	36	60	64
Всего	341	139,5	232,5	248

Высокая химическая активность живого вещества способствует также постоянному вовлечению в круговорот элементов, активно извлекаемых из горных пород.

На высокой активности живого вещества основываются и регуляторные процессы в биосфере (поддержание озонового экрана за счёт продукции кислорода, обеспечение постоянства минерального состава океанических вод в результате деятельности организмов и др.).

Высокая способность биосферы как целостной системы к саморегуляции лежит в основе гипотезы «Геи», согласно которой живой мир Земли рассматривают как единый сверхорганизм (J.Lovelock, 1986), неразрывно связанный с неживым окружением и постоянно поддерживающий выгодные условия собственного существования.

* ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ КОСМОСФЕРЫ И БИОСФЕРЫ

Биосфера - высший уровень иерархии экосистем нашей планеты, и естественно, её законы функционирования аналогово справедливы и для ниже расположенных уровней в этой иерархии, хотя имеется и специфика (биосфера более закрытая система, чем её подразделения).

Биосферу, как и любую другую систему, формируют не только и не столько внешние факторы, сколько внутренние закономерности.

Эти закономерности представлены ниже в соответствии с аксиомой иерархической организации, или принципа интегративных уровней - подсистем различного функционального значения.

- Аксиома иерархической организации
- Закон преломления космических воздействий
- Закон биогенной миграции атомов В.И. Вернадского
- Правило незамкнутости биотических (биогеохимических) круговоротов
- Закон константности количества живого вещества В.И. Вернадского
- (Закон физико-химического единства живого вещества)
- Закон сохранения структуры биосферы, или первый закон экодинамики Ю. Голдсмита
- Закон стремления к климаксу, или второй закон экодинамики Ю. Голдсмита
- Принцип системной дополнителности
- Правило автоматического поддержания глобальной среды обитания

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

Эволюцию биогеоценозов, или экосистем, называют также экогенезом - совокупностью процессов и закономерностей необратимого направленного развития и смены биогеоценозов и биосферы в целом. Сущность экогенеза проявляется в способности сообществ организмов преобразовывать среду своего обитания и впоследствии изменять свой состав, структуру и продуктивность в направлении большего соответствия изменившимся условиям среды.

• Принцип Реди./Живое происходит только от живого, между живым и неживым веществом существует непреходимая граница, хотя и имеется постоянное взаимодействие/.

- Экоисторический (геоисторический) принцип
- Закон глобального замыкания биогеохимического круговорота
- Теорема порога возрастания энтропии в биосфере К.С. Тринчера
- Принцип (правило) катастрофического толчка
- Принцип прерывности и непрерывности развития биосферы
- Правило одного процента
- Правило десяти процентов
- Правило константности числа видов в ходе стационарной эволюции биосферы
- Правило множественности ЭКОСИСТЕМ./ Множественность конкурентно взаимодействующих экосистем обязательна для поддержания надёжности биосферы/.

Контрольные вопросы:

- ✓ Сформулируйте определение биосферы
- ✓ Изобразите вертикальный профиль биосферы Земли
- ✓ Каковы основные положения учения В.И. Вернадского о биосфере
- ✓ Опишите функциональные связи в биосфере
- ✓ Охарактеризуйте процесс биосферогенеза

Тема 2. Системность жизни

2.1. Биосфера как целостная система

Системность жизни и биосферы определяется их общесистемными свойствами (тройственное единство вещества, энергии, информации; структурно-функциональная организация; иерархичность подсистем /генетические, клеточные системы; системы органов, организмов; ПОПУЛЯЦИОННЫЕ системы; ЭКОСИСТЕМЫ/; взаимодействие; развитие и т.д.).

Характерными свойствами организмов являются: структурная организованность, обособленность, неделимость, видовая специфичность, самовоспроизводимость, потребление энергии, обмен веществ (Б.М. Медников, 1994).

Основные функции живого вещества: энергетическая, деструктивная, концентрационная, средообразующая (А.В. Лапо, 1987).

Исключительные свойства живого вещества: существование в форме чередования поколений; большое химическое разнообразие, высокая скорость химических реакций, свободная энергия, стремление заполнить всё свободное пространство (Н.М. Мамедов, И.Т. Суравегина, 1996).

* *Жизнь* — самоподдержание, самовоспроизведение и саморазвитие больших систем, состоящих из сложных органических молекул. Возникает в результате обмена веществ внутри этих молекул и между ними, а одновременно и с внешней средой на основе затраты получаемой извне энергии и информации.

* *Жизнь* — особая форма физико-химического состояния и движения материи, характеризующаяся зеркальной асимметрией аминокислот и Сахаров, обменом веществ, гомеостазом, раздражимостью, самовоспроизведением, системным самоуправлением, саморазвитием, приспособляемостью к среде (адаптацией), обычно подвижностью, физической и функциональной дискретностью отдельных индивидов или их общественных конгломератов (пчёлы, муравьи, термиты, кораллы и др.), исключительным разнообразием форм при общем физико-химическом единстве живого вещества биосферы. Важнейшими физико-химическими носителями жизни служат белки и нуклеиновые кислоты. Жизнь представляет собой единую глобальную систему, состоящую из многих подсистем, которая существует в рамках ограничений, диктуемых Солнечной системой и её местом во Вселенной, а также развитием самой планеты Земля. Взаимосвязи внутри системы жизни очень тесны, и исчезновение даже одного вида влечёт за собой вымирание многих взаимосвязанных организмов [6].

* ОБЩЕСИСТЕМНЫЕ ОБОБЩЕНИЯ

Биосфера - глобальная экосистема в полной мере характеризуется общим определением экосистемы:

• **Экологическая система** - информационно саморазвивающаяся, термодинамически открытая совокупность биотических экологических компонентов и абиотических источников вещества и энергии, единство и функциональная связь которых в пределах характерного для определённого участка биосферы времени и пространства (включая биосферу в целом) обеспечивает превышение на этом участке внутренних закономерных перемещений вещества, энергии и информации над внешним обменом (в том числе между соседними аналогичными совокупностями) и на основе этого неопределённо долгую саморегуляцию и развитие целого под управляющим воздействием биотических и биогенных составляющих.

Сложение систем:

- Аксиома системной целостности
- Закон подобия части и целого
- Аксиома эмерджентности
- Закон необходимого разнообразия
- Закон (правило) полноты составляющих

- Принцип перехода избыточности в самоограничение
- Закон (правило) перехода в подсистему, или принцип кооперативности
- Закон оптимальности
- Правило системно-динамической комплементарности

Внутреннее развитие систем:

- Закон вектора развития./ Развитие однонаправлено/
- Закон усложнения системной организации К.Ф. Рулье
- Биогенетический закон (Ф. Мюллера -Э. Геккеля)
- Системогенетический закон
- Закон анатомической (структурной) корреляции (Ж. Кювье)
- Закон синхронизации и гармонизации системных составляющих

Иерархия систем;

- Принцип иерархической организации, или **интегративных** уровней
- Закон периодичности строения системных совокупностей, или системопериодический закон

Отношения "система - среда"

- **ЗАКОН** развития системы за счёт окружающей её среды
- Принцип преломления действующего фактора в иерархии систем (и внутри системы)
- Закон функционально-системной неравномерности
- Правило затухания процессов
- Закон растворения системы в чужой среде Г.Ф. Хильми

Контрольные вопросы:

- ✓ В чём проявляются системные свойства биосферы?
- ✓ Назовите основные функции живого вещества
- ✓ Перечислите исключительные свойства живого вещества
- ✓ Дайте определение жизни
- ✓ Дайте определение экологической системы

Тема 3. Биогеохимические циклы

3.1. Биогенный круговорот

Известно, что вещество на нашей планете перемещается в соответствии с силами земного тяготения. Неживое вещество само по себе перемещается по наклонной плоскости исключительно сверху вниз. Только в этом направлении движутся реки, ледники, лавины, осыпи. Общее направление движения - от континентов к океану.

Живое вещество - единственный фактор, который обуславливает обратное перемещение вещества - снизу вверх, из океана на континенты.

* **Биологический круговорот** - поступление химических элементов из почвы и атмосферы в живые организмы; превращение в них поступающих элементов в новые сложные соединения и возвращение их в почву, атмосферу и воду в процессе жизнедеятельности с ежегодным опадом части органического вещества или с полностью отмершими организмами, входящими в состав биогеоценоза (по [6]).

Биологический круговорот веществ включён в более общий круговорот - геологический. Длительность биосферного цикла составляет от нескольких десятков и сотен до нескольких тысяч лет, а геологического - миллионы лет.

* **Круговорот веществ на Земле** - есть повторяющиеся процессы превращения, перераспределения и перемещения вещества, энергии и информации.

Космические излучения в биосфере преобразуются в разнообразные виды энергии. Преобразование энергии происходит в процессе её циркуляции между веществом планеты и живыми организмами биосферы, биогеохимического круговорота веществ - перемещения огромных масс химических элементов, перераспределения накопленной в процессе фотосинтеза энергии, преобразования информации. Биогенная миграция **АТОМОВ** обеспечивает непрерывность жизни в биосфере при конечном количестве вещества и постоянном притоке солнечной энергии.

3.2. Биогеохимические функции разных групп организмов

Биологическая составляющая биогеохимических циклов отдельных элементов выражается вовлечением неорганических веществ в органический синтез, многократной трансформацией органических веществ в процессе метаболизма и разложением их до минеральных веществ по ходу цикла редукции. Вместе эти звенья составляют биологический круговорот веществ.

Основные трофические уровни (**трофос** - питание), составляющие базу круговорота, представлены конкретными видами организмов - продуцентов, консументов и редуцентов, различающимися между собой по типу метаболизма и соответственно, по конкретной функции, выполняемой на данном трофическом уровне.

Пищевая специализация в наиболее общей форме выражена в подразделении всех живых организмов на автотрофов и **гетеротрофов**. Первые в циклах биогенного круговорота составляют уровень продуцентов, вторые - консументов и редуцентов.

Автотрофы, используя энергию солнечной радиации (фотосинтетики) или химических связей (хемосинтетики), из углекислого газа, воды и минеральных элементов синтезируют основные классы органического вещества: углеводы, жиры (**липиды**), белки, нуклеиновые кислоты и др.

Дальнейшие преобразования синтезированных продуцентами органических **веществ** происходят на уровне **организмов-гетеротрофов**, которые специализированы по использованию различного рода пищи. Среди гетеротрофов различают фитофагов, использующих растительную пищу и составляющих уровень консументов I порядка, и зоофагов (хищники, паразиты), питающихся животными и составляющих трофические уровни консументов II порядка и выше. Потребители мёртвых организмов, формирующие циклы деструкции органического вещества, по пищевой

специализации подразделяются на некрофагов (потребители трупов животных), копрофагов (потребители экскрементов), сапрофагов (потребители мёртвых растительных остатков) и детритофагов (потребители полуразложившихся органических веществ). На последних стадиях **деструкционных** циклов функционируют редуценты, минерализующие остатки органического вещества.

3.3. Энергетическое обеспечение биологического круговорота

Все преобразования веществ в процессе круговорота требуют затрат энергии. Ни один живой организм не продуцирует энергию - она может быть получена только извне. В современной биосфере главнейший источник энергии, утилизируемой в биогенном круговороте, - это энергия солнечного излучения. Соответственно первый этап использования и преобразования энергии в цепях круговорота - фотосинтез, в процессе которого создаются вещества для построения тела растительного организма. Энергия, полученная в виде солнечной радиации (ФАР), в процессе фотосинтеза преобразуется в **энергию** химических связей. Процесс аккумуляции энергии в организме фотосинтетиков сопряжён с увеличением массы организма. Массу веществ, созданных продуцентом-фотосинтетиком, обозначают как первичную продукцию; это биомасса растительных тканей.

Лишь 15% энергии солнечного излучения достигает поверхности Земли и только 1% связывается в виде органического вещества растительности (74% составляет тепло и 10% - отражённая энергия). Из суммы связанной в процессе продукции энергии около половины расходуется на жизненные процессы (потери на дыхание). Оставшиеся 50% аккумулярованной энергии составляет рост биомассы. Таким образом, чистая продукция соответствует примерно 0,5% солнечной энергии, падающей на Землю. По некоторым другим расчётам, эффективность фотосинтеза оказывается ещё ниже - порядка 0,1%.

Накопленная в результате фотосинтеза биомасса растений (первичная продукция) - это резерв, из которого часть используется в качестве пищи организмами-гетеротрофами (консументами I порядка). По тем же приблизительным расчётам, в пищу фитофагам изымается около 40% **фитомассы**; оставшиеся 60% означают реальную массу растительности в экосистеме.

Примерно в такой же последовательности идёт дальнейшее использование энергии организмами-гетеротрофами. Полученная с пищей энергия (так называемая большая энергия) соответствует энергетической стоимости общего количества съеденной пищи.

Усвоенная энергия, за вычетом энергии, содержащейся в выделениях организма (экскретах), составляет **метаболизированную** энергию. Часть её выделяется в виде тепла в процессе переваривания пищи и либо рассеивается, либо используется на терморегуляцию. Оставшаяся энергия подраз-

деляется на энергию *существования*, которая немедленно расходуется на различные формы жизнедеятельности (по существу это тот же расход на «дыхание»), и *продуктивную* энергию, которая аккумулируется (хотя бы временно) в виде массы нарастающих тканей, энергетических резервов, половых продуктов (рис. 3.1 ; 3.2). Энергия существования складывается из затрат на фундаментальные жизненные процессы (основной обмен, или **базальный** метаболизм) и энергии, расходуемой на различные формы деятельности. У **ГОМОЙОТЕРМНЫХ** животных к этому добавляются расходы энергии на терморегуляцию. Все эти затраты заканчиваются рассеиванием энергии в виде тепла - опять-таки в силу того, что ни одна функция не реализуется с КПД, равным 100%.

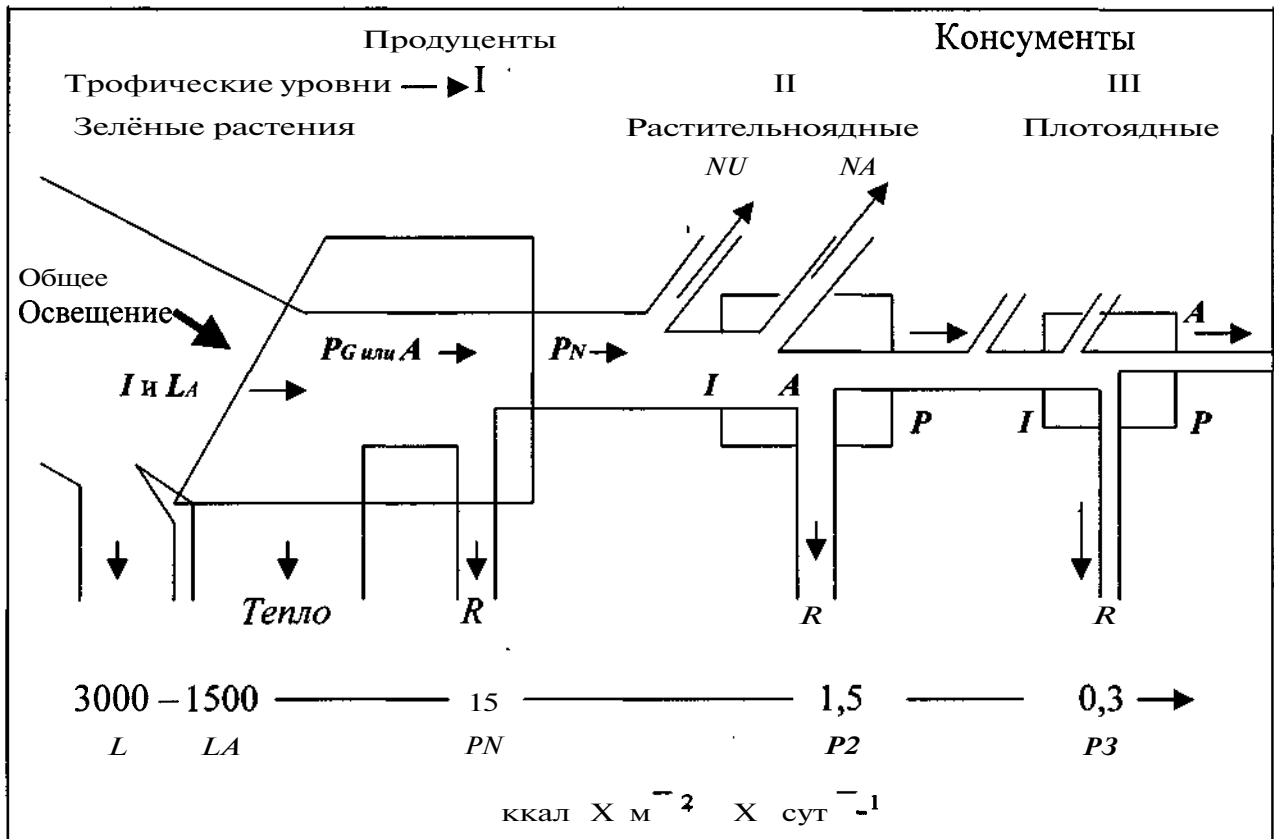


Рис. 3.1. Упрощённая схема потока энергии, показывающая три трофических уровня (I, II и III) в линейной пищевой цепи (E. Odum, 1963)

/ - общее поступление энергии; LA - свет, поглощаемый растительным покровом; PG - валовая первичная продукция; A - общая ассимиляция; PN - чистая первичная продукция; P - вторичная продукция (консументов); NU - неиспользуемая (накапливаемая или «экспортируемая») энергия; R - дыхание. Цифры внизу - порядок величины потерь энергии при каждом переносе, начиная с поступления солнечного излучения в количестве $3000 \text{ ккал} \times \text{м}^{-2} \times \text{сут}^{-1}$.

Энергия, накопленная в тканях **гетеротрофа**, составляет *вторичную продукцию* экосистемы, которая может быть использована в пищу **консументами** высших порядков.

Подобным образом энергия расходуется на всех гетеротрофных этапах круговорота, т.е. в организмах, последовательно использующих в пищу биомассу предыдущих трофических уровней (например, по схеме: Энергия солнца - продуценты (растения) - потребители /гетеротрофы/: заяц (консумент I порядка); волк (консумент II порядка) - редуценты (бактерии, грибы). В результате количество энергии, доступной для потребления, прогрессивно падает по ходу повышения трофических уровней, что лежит в основе относительно небольшой длины пищевых цепей.

В цепях разложения постепенная деструкция органических веществ связана с высвобождением энергии, которая частично рассеивается, а частично аккумулируется в составе тканей организмов-редуцентов. После гибели их тела также попадают в цикл редукции.

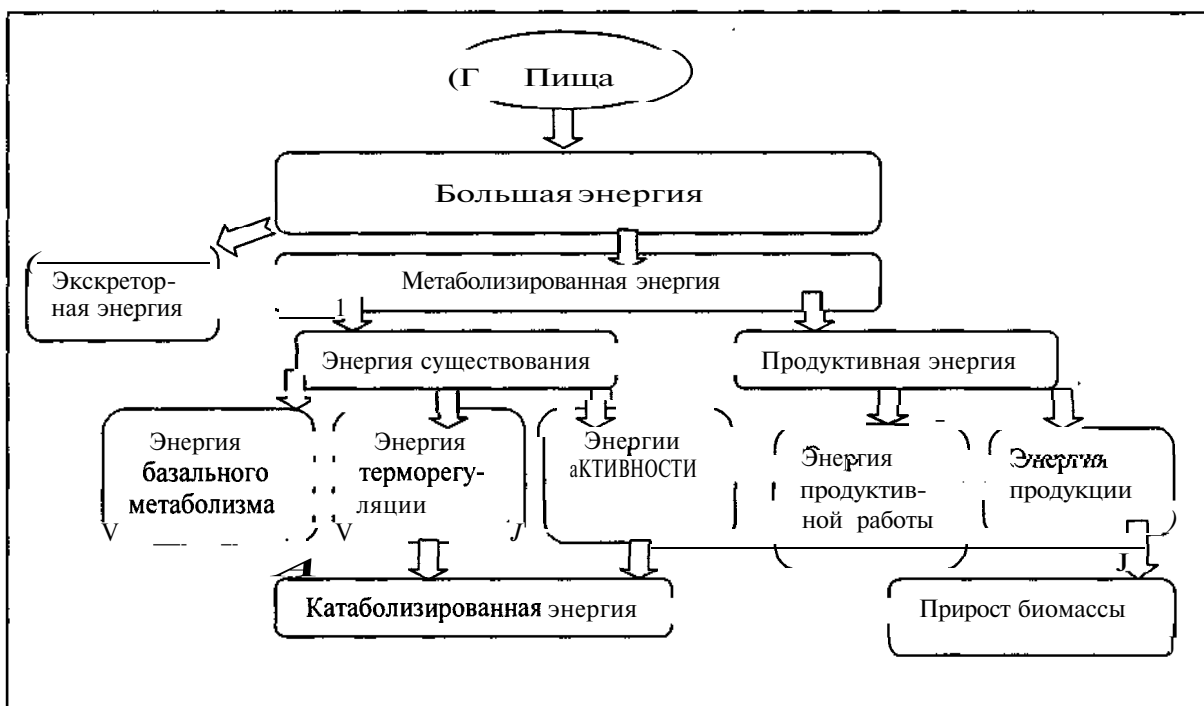


Рис. 3.2. Схема потока энергии в организме птиц (по В.Р. Дольнику, 1982)

Таким образом, на фоне биологического круговорота веществ потоки энергии **однаправлены**: первично аккумулированная в тканях продуцентов энергия постепенно рассеивается в виде тепла на всех этапах трофических цепей. Однако на всех этапах идёт процесс синтеза вещества и аккумуляции энергии в химических связях. Живые организмы в определённой степени препятствуют немедленному рассеиванию энергии, замедляют этот процесс, действуя против второго закона термодинамики.

❖ ЗАКОНЫ ТЕРМОДИНАМИКИ СИСТЕМ

Очевидно, в жизни экологических систем действуют общие термодинамические принципы и законы сохранения энергии, вещества, информации.

- Закон (принцип) «энергетической проводимости».
- Закон сохранения энергии (первый принцип термодинамики).
- Второй принцип (начало, закон) термодинамики.
- Принцип Ле Шателье - Брауна.
- Закон минимума диссипации (рассеивания) энергии, или принцип экономии энергии.
- Закон максимизации энергии и информации.
- Правило основного обмена

Контрольные вопросы:

- ✓ Дайте определение биологического круговорота
- ✓ Какова роль **автотрофов** и **гетеротрофов** в БГХ- круговоротах?
- ✓ Представьте упрощённую схему потока энергии в пищевой цепи
- ✓ Каково содержание принципа Ле Шателье - Брауна?
- ✓ Дайте определение правила основного обмена

ЧАСТЬ II. ОРГАНИЗМ И ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Всё многообразие воздействующих на организм факторов принято делить на три большие группы: абиотические, биотические и антропогенные. Их простейшая классификация приводится Г.А. Новиковым [3] в следующем виде:

I. Физико-химические (абиотические) факторы:

1. Климатические, или атмосферные:
 - а) свет и лучистая энергия;
 - б) температура;
 - в) влажность воздуха, осадки;
 - г) снежный покров;
 - д) атмосферное давление, газовый состав и движение воздуха;
 - е) атмосферное электричество.
2. Почвенно-грунтовые (эдафические).
3. Орографические (геоморфологические).
4. Гидрологические.

II. Биотические факторы:

1. Микроорганизмы.
2. Растения и растительные группировки.
3. Животные.

III. Антропогенные факторы:

1. Прямое влияние на организмы и их группировки.
2. Косвенное влияние посредством изменения среды обитания.

Тема 4. Температура

4.1. Влияние температуры на жизненные процессы

Теплота - основа кинетики химических реакций, из которых складывается жизнедеятельность организма. Поэтому температурные условия оказываются одним из важнейших экологических факторов, влияющих на интенсивность обменных процессов. Температура относится к числу постоянно действующих факторов; количественное её выражение характеризуется широкими географическими, сезонными и суточными различиями.

Диапазон температур от + 50 до - 50°С представляет собой фундаментальную характеристику температурных условий в биосфере, хотя имеются и отклонения от этих параметров.

Хорошо выражена разница температурных режимов по климатическим зонам - от полярных пустынь Арктики и Антарктики с суровой и продолжительной зимой и прохладным коротким летом до экваториальной области с высокими и устойчивыми температурами.

В горах выражены вертикальный градиент температур, зависимость температур от экспозиции склона, его изрезанности и т.п.

Значительно более сглажены температурные условия в почве. С глубиной сезонные и иные колебания температур уменьшаются и температурный режим становится стабильно благоприятным для живых организмов.

В океанической среде температурный режим отличается меньшими колебаниями. С глубиной постоянство температур возрастает.

В континентальных водоёмах условия более разнообразны. Диапазон температур в них составляет от нуля градусов до величины, близкой к точке кипения (в термальных источниках, где обитают некоторые прокариоты).

Согласно общему для всех химических реакций правилу Вант-Гоффа, повышение температуры ведёт к пропорциональному возрастанию скорости реакции. В живых организмах скорость ферментативных реакций не является линейной функцией температуры.

Температурные пороги жизни.

Верхний температурный порог жизни теоретически определяется температурой свёртывания белков. Необратимые нарушения структуры белков обычно возникают при температуре порядка 60°C. Именно таков порог «тепловой смерти» у ряда простейших и некоторых низших многоклеточных организмов. Обезвоживание организма повышает этот порог. Именно на этом основана высокая термоустойчивость цист, спор, семян. У прокариот высокая термоустойчивость определяется биохимическими особенностями протоплазмы. Некоторые анаэробные археобактерии нормально существуют при температурах 85-105°C.

У более сложно организованных растений и животных тепловая гибель наступает при более низких температурах. Основная причина её - рассогласование обменных процессов, вызванное разным значением коэффициента температурного ускорения химических реакций. У животных большое значение имеют нарушения деятельности нервной системы и её регуляторных функций. Поэтому у большинства животных тепловая гибель наступает раньше, чем начинают коагулировать белки - при температуре тела порядка 42-43°C. Растения аридных зон выдерживают нагревание до 50-60°C.

Нижний температурный порог жизни. Нарушения метаболических и регуляторных процессов наступают и при очень низких температурах. У животных с понижением температуры тела проявляются нарушения деятельности сердечной мышцы, функций почек. Условные рефлексы собак угасают при температуре тела 30-27°C.

Нехолодостойкие растения (обитатели влажных тропических лесов, водоросли тёплых морей) погибают при температуре несколько выше 0°C

из-за инактивации ферментов и нарушения ряда метаболических процессов.

Важное значение в определении нижнего температурного порога жизни имеют структурные изменения в клетках и тканях, связанные с замерзанием внеклеточной и внутриклеточной жидкостей. При образовании кристаллов льда механически повреждаются ткани, что часто служит причиной холодовой гибели. Кроме того, образование льда нарушает обменные процессы: обезвоживание цитоплазмы влечёт за собой повышение концентрации солей, нарушение осмотического равновесия и денатурацию белков. Для многих животных именно нарушения метаболизма вызывают **ХОЛОДОВУЮ** гибель. Среди растений холодоустойчивые формы выдерживают полное зимнее промерзание, что определяется сезонной перестройкой ультраструктуры клеток, направленной на устойчивость к их обезвоживанию. Сухие семена выдерживают охлаждение практически до абсолютного нуля.

Принципы теплообмена организма. Постоянно происходящий обмен тепла (теплообмен) организма со средой складывается из двух противоположных процессов: притока тепла и отдачи его во внешнюю среду. Поступление тепла в организм из внешней среды идёт путём теплопроводности и радиации; кроме того, в любом живом организме продуцируется эндогенное тепло как результат всех метаболических реакций. Отдача тепла во внешнюю среду осуществляется также проведением и радиацией; кроме того, значительное количество тепла расходуется организмом в процессе жизнедеятельности путём испарения влаги (скрытая теплота испарения при 22°C составляет 2443,5 Дж/г, или 584 кал/г). Баланс этих двух процессов и определяет собой температуру тела, т.е. тепловую среду биохимических и физиологических реакций, протекающих в организме.

По принципиальным особенностям теплообмена различают две крупные экологические группы организмов: **пойкилотермные** и **гомойотермные**.

4.2. Пойкилотермные («холоднокровные») организмы

К **пойкилотермным** (от греч. poikilos - изменчивый, меняющийся) организмам относят все таксоны органического мира, кроме двух классов позвоночных животных - птиц и млекопитающих. Название подчёркивает одно из наиболее заметных свойств представителей этой группы: неустойчивость температуры их тела, меняющейся в широких пределах в зависимости от изменений температуры окружающей среды.

Температура тела. Прямая зависимость температуры тела **пойкилотермных** животных от температуры среды обусловлена низкой интенсивностью метаболизма. Главным источником поступления тепловой энергии у них является внешнее тепло.

Скорость изменений температуры тела пойкилотермов связана обратной зависимостью с их размерами. Это, прежде всего, определяется соотношением массы и поверхности: у более крупных форм относительная поверхность тела уменьшается. Это имеет большое экологическое значение, определяя для разных видов возможность заселения географических районов или биотопов с определёнными режимами температур. Именно крупные размеры тела позволяют животным проникать в более холодные районы.

Скорость метаболизма. Скорость потребления кислорода, в частности при быстрых изменениях температуры следует за этими изменениями, увеличиваясь при повышении её и уменьшаясь при снижении. То же относится к другим физиологическим функциям: частота сердцебиений, интенсивность пищеварения и т.д. У растений в зависимости от температуры изменяются темпы поступления воды и питательных веществ через корни. Показано, что при понижении температуры от 20 до 0°C поглощение воды корнями уменьшается на 60-70%. Как и у животных, повышение температуры (до определённых пределов) вызывает у растений усиление дыхания.

Влияние температуры не прямолинейно: по достижении определённого порога стимуляция процесса сменяется его подавлением. Это общее правило, объясняющееся приближением к зоне порога нормальной жизни.

У животных зависимость от температуры весьма заметно выражена в изменениях активности, которая отражает суммарную реакцию организма и **пойкилотермных** форм самым существенным образом зависит от температурных условий.

Температура и развитие. В наиболее генерализованной форме влияние температуры на обменные процессы прослеживается при изучении онтогенетического развития пойкилотермных организмов. Так, развитие икры форели при 2°C продолжается 205 суток, при 5°C - 82, при 10°C - 41сут.

Этот пример идеально отвечает общей закономерности, представленной **правилом температурной константы развития:**

$$T(t - t_0) = K,$$

где T - продолжительность развития, $(t - t_0)$ - эффективная температура, K - термальная константа развития, которая представляет собой сумму эффективных температур, необходимую для прохождения процессов развития данного вида.

***Эффективными температурами** называют температуры выше того минимального значения, при котором процессы развития вообще возможны; эту пороговую величину называют **биологическим нулём развития**. (t_0).

Закономерности развития, связанные с температурой, используются в сельском хозяйстве для прогнозов урожая, сроков вылета вредителей, числа их генераций в течение летнего сезона и т.п. Так, установлено, что яблоневая плодовая жорка *Laspeyresia pomonella* в северной Украине при годовой сумме эффективных температур 930°C даёт лишь одно поколение, в лесостепной части Украины - два, а на юге, где сумма эффективных температур достигает 1870°C , возможны три генерации за лето.

Пассивная Устойчивость. За границами температурного диапазона активной жизнедеятельности у многих организмов проявляются реакции оцепенения, характеризующиеся резким снижением уровня обменных процессов. В таком пассивном состоянии **пойкилотермные** организмы могут переносить достаточно сильное повышение либо ещё более выраженное понижение температуры без патологических последствий. Основа такой температурной толерантности заключена в высокой степени тканевой устойчивости, свойственной всем видам **пойкилотермных** и часто поддерживаемой сильным обезвоживанием (семена, споры, некоторые мелкие животные).

Состояние оцепенения следует рассматривать как адаптивную реакцию. Тем не менее при переходе температуры за пределы толерантности наступает гибель организма.

Активные формы температурных адаптации (элементы терморегуляции) у пойкилотермных организмов проявляются в способности поддерживать высокую температуру тела за счёт двигательной активности. Хорошо известен способ «**общественной** регуляции» температуры в пчелином улье путём трепетания крыльев большого числа особей. Широко распространено использование охлаждающего действия испарения влаги.

Для животных характерно адаптивное поведение: активный выбор мест с наиболее благоприятным микроклиматом и смена поз.

4.3. Гомойотермные («теплокровные») организмы

К этой группе относят два класса высших позвоночных - птицы и млекопитающие. Принципиальное отличие теплообмена **гомойотермных** (от греч. homoios - одинаковый, подобный) животных от пойкилотермных заключается в том, что приспособления к меняющимся температурным условиям среды основаны у них на функционировании комплекса активных **регуляторных** механизмов поддержания теплового гомеостаза внутренней среды организма. Благодаря этому биохимические и физиологические процессы всегда протекают в оптимальных температурных условиях.

Интенсивность метаболизма у гомойотермных организмов на один - два порядка выше, чем у пойкилотермных. В основе их теплового баланса лежит использование собственной теплопродукции. Поэтому птиц и млекопитающих относят к **эндотермным** организмам **Эндотермия** -

важное свойство, благодаря которому существенно снижается зависимость жизнедеятельности организма от температуры внешней среды.

Температура тела ГОМОЙОТЕРМНЫХ животных характеризуется довольно высоким постоянством. Даже у арктических и антарктических видов при температуре среды до минус 50°C температура тела колеблется не более чем в пределах $2-4^{\circ}\text{C}$ (и составляет у птиц около 41°C).

У млекопитающих температура тела несколько ниже, чем у птиц, и у многих видов подвержена более сильным колебаниям. Характерны видовая специфичность температуры тела млекопитающих. Межвидовые отличия укладываются в диапазон $30 - 39^{\circ}\text{C}$. Для многих млекопитающих характерно снижение температуры во время сна (от десятых долей градуса до $4-5^{\circ}\text{C}$).

Всё сказанное относится к так называемой глубокой температуре тела, характеризующей тепловое состояние термостатируемого «ядра» тела. У всех гомойотермных животных наружные слои тела (покровы, часть мускулатуры и т.д.) образуют «оболочку», температура которой изменяется в широких пределах. Таким образом, устойчивая температура характеризует лишь область локализации важных внутренних органов и процессов.

Механизмы терморегуляции. Физиологические механизмы, обеспечивающие тепловой гомеостаз организма (его «ядра»), подразделяются на две функциональные группы: механизмы химической и физической терморегуляции.

Химическая терморегуляция представляет собой регуляцию теплопродукции организма. Это процесс рефлекторного усиления либо уменьшения **теплопродукции** в ответ на снижение либо повышение температуры окружающей среды.

Тепло постоянно вырабатывается в организме в процессе окислительно-восстановительных реакций метаболизма. При этом часть его отдаётся во внешнюю среду тем больше, чем больше разница температуры тела и среды. Поэтому поддержание устойчивой температуры тела при снижении температуры среды требует соответствующего усиления процессов метаболизма и сопровождающего их теплообразования, что компенсирует теплопотери и приводит к сохранению общего теплового баланса организма.

Специфическое **терморегуляторное** теплообразование сосредоточено преимущественно в скелетной мускулатуре. *Терморегуляционный тонус* выражен микросокращениями фибрилл, регистрируемыми в виде повышения электрической активности внешне неподвижной мышцы при её охлаждении. При этом наблюдается повышение потребления мышцей кислорода подчас более чем на 15% . При более сильном охлаждении наряду с резким повышением терморегуляционного тонуса включаются

видимые сокращения мышц в форме холодовой дрожи. Газообмен при этом возрастает до 300–400% (К.П.Иванов, 1965).

При длительном воздействии холода сократительный тип термогенеза может быть замещён (или дополнен) переключением тканевого дыхания в мышце на так называемый свободный (**нефосфорилирующий**) путь, при котором выпадает фаза образования и последующего расщепления АТФ.

У млекопитающих (а также возможно и у птиц) существует ещё одна форма недрожевого термогенеза, связанная с окислением особой бурой жировой ткани, откладывающейся в области межлопаточного пространства, шеи и грудной части позвоночника. Бурый жир содержит большое количество митохондрий и пронизан многочисленными кровеносными сосудами. Под действием холода увеличивается кровоснабжение бурого жира, интенсифицируется его дыхание, возрастает выделение тепла. Важно, что при этом непосредственно нагреваются расположенные вблизи органы: сердце, крупные сосуды, лимфатические узлы, а также центральная нервная система. Бурый жир используется, главным образом, как источник экстренного теплообразования.

Физическая терморегуляция - процесс поддержания оптимальной температуры тела регулированием теплоотдачи при помощи комплекса морфофизиологических механизмов.

Теплоизоляционные структуры (перьевой, волосистой покровы) удерживают вокруг тела слой воздуха, который играет роль теплоизолятора. Рефлекторное управление (*пиломоторная реакция*) параметрами покровов (объём, плотность и т.п.) обеспечивает быстрый и эффективный ответ организма на нарушения теплового баланса при меньших по сравнению с химической терморегуляцией затратах энергии.

Для **гомойотермных** животных характерны охлаждающие механизмы регулируемого *испарения воды* (пота с поверхности кожи, влаги слизистых оболочек с поверхности ротовой полости и верхних дыхательных путей /с изменением частоты **дыхания**/), а также *сосудистые реакции* (при которых изменение теплоотдачи достигается расширением и сужением мелких кровеносных **сосудов**, расположенных близко к поверхности кожи).

Поведенческие адаптации направлены на более экономичное расходование энергии на терморегуляцию. Характерно использование и поддержание особенностей микроклимата.

Обратимая гипотермия - способность некоторых групп гомойотермных животных подобно **пойкилотермным** впадать в состояние оцепенения со снижением интенсивности метаболизма и понижением температуры тела. У видов с сезонной и суточной ритмикой гипотермии развиты эндогенные биологические часы, основанные на термофотопериодической реакции.

4.4. Стратегии теплообмена

В эволюции органического мира температурные адаптации развивались двумя разными путями.

Для большинства животных характерен **пойкилотермный** тип теплообмена, при котором приспособления к температурным воздействиям в основном осуществляются по отношению к средним режимам температур, сохраняющимся длительное время (географические и сезонные адаптации). Адаптации происходят в первую очередь на клеточно-тканевом уровне. Приспособления к конкретным, лабильным температурным условиям носят по преимуществу характер простых поведенческих реакций.

Принципиально иной тип приспособления к температурному фактору свойственен **гомойотермным** животным. У них температурные адаптации связаны с активным поддержанием постоянства внутренней температуры и основаны на высоком уровне метаболизма и эффективной регулирующей функции центральной нервной системы. Комплекс морфофизиологических механизмов поддержания теплового гомеостаза организма - специфическое свойство **гомойотермных** животных.

Обе вышеописанные эволюционные стратегии обеспечивают широкое расселение и занятие многообразных экологических ниш. В первом случае это достигается на базе общей температурной толерантности (стратегия **пойкилотермии**). Во втором - на основе поддержания теплового гомеостаза внутренней среды теплообмена (**гомойотермия**).

Контрольные вопросы:

- ✓ Дайте определение экологических факторов
- ✓ Приведите классификацию экологических факторов
- ✓ Охарактеризуйте влияние температурного фактора на организмы
- ✓ Назовите типы температурных адаптации (стратегии теплообмена)

Тема 5. Вода и минеральные соли

Вода имеет первостепенное значение в функционировании живых организмов. Это основная среда биохимических реакций, необходимая составная часть протоплазмы. Питательные вещества циркулируют в организме главным образом в виде водных растворов; в таком же виде транспортируются, а в значительной степени и выносятся из организмов продукты диссимиляции. Вода составляет основную массу организмов растений и животных; её относительное содержание в тканях колеблется в пределах 50-80%, а у ряда видов и значительно выше. Так, в теле медуз содержится около 95% воды, в тканях многих моллюсков - до 92. От

количества воды и растворённых солей в значительной мере зависит внутриклеточный и межклеточный обмен, а у гидробионтов - и осмотические взаимоотношения с внешней средой. Газообмен у животных возможен только при наличии влажных поверхностей. У наземных организмов испарение влаги участвует в формировании теплового баланса со средой.

Водный обмен организма со средой складывается из двух противоположных процессов: поступление воды в организм и отдача её во внешнюю среду. У высших растений этот процесс представлен всасыванием воды из почвы корневой системой, проведением её (вместе с растворёнными веществами) к отдельным органам и клеткам и выведением в процессе **транспирации**. В водном обмене около 5% воды используется для фотосинтеза, а остальное - на компенсацию испарения и поддержание **тургора**.

Животные получают влагу в виде питья, и этот путь для многих форм, даже водных, оказывается необходимым. Выведение воды происходит с мочой и экскрементами, а также путём испарения.

Многие организмы, особенно обитающие в водной среде, способны получать и отдавать воду через покровы или специализированные участки тканей, проницаемые для воды. Это относится к обитателям наземной среды: получение влаги из таких источников, как роса, туман, дождь, характерно для многих растений, беспозвоночных животных, амфибий.

Для животных важным источником воды является пища; при этом значение её в водном обмене не исчерпывается содержанием воды в тканях кормовых объектов. В процессе окисления органических веществ образуется так называемая метаболическая вода. Усиленное питание сопровождается накоплением в организме жировых резервов; значение этих запасов двойное: это и энергетический резерв, и внутренний источник поступления воды в клетки и ткани.

Значительные колебания условий обеспечения влагой в разных средах, географических регионах и местообитаниях вызвало эволюционное становление широкого круга специальных адаптаций. Экологическое значение воды не ограничивается наличием скоплений её в водоёмах разного типа. В наземной среде не меньшее значение имеют осадки, которые определяют режим водоёмов, почвенной влаги и влажности воздуха. Распределение осадков очень неравномерно. В тропических лесах выпадает более 1000 мм (1 л на 1 км²) в год (на Гавайских островах до 12 м!), тогда как в пустынях тропического пояса - менее 200 мм в год (Сахара, Аравийские пустыни, Южная Калифорния). В умеренном поясе, в пустынях Центральной Азии, Ирана и др., также выпадает не более 250 мм осадков в год, в лесах этого пояса - больше (в Колхиде - до 2500 мм), но, в общем, осадки здесь менее обильны, чем в тропиках. Выпадение осадков подчас резко колеблется по сезонам.

Влажность воздуха отражает содержание водяных паров к их количеству, насыщающему воздух при данной температуре (относительная влажность, ‰). Влажность воздуха определяет поступление воды в организм через покровы, а также условия потери воды этим путём и с поверхности дыхательных путей. В последнем случае важное значение имеет показатель дефицита насыщения - разность между количеством паров, насыщающих воздух при данной температуре, и абсолютной влажностью.

Водный обмен теснейшим образом связан с обменом солей. Определённый набор солей (ионов) представляет собой необходимое условие нормальных функций организма, так как соли входят в состав тканей, играя важную роль в обменных механизмах клеток. Изменение количества воды и солей влечёт за собой соответствующие сдвиги осмотических процессов и ионного равновесия. Водный и солевой аспекты обмена веществ связаны общими приспособлениями, поэтому обычно говорят об адаптациях водно-солевого обмена к условиям среды. Особо важное значение поддержание устойчивого водно-солевого обмена имеет для **первичноводных** организмов, у которых осмотические процессы осуществляются не только на суборганизменном уровне, но и с окружающей их водной средой, для которой солёность выступает как один из важнейших параметров.

5.1. Водно-солевой обмен у водных организмов

По степени солёности естественные водоёмы подразделяются на пресные с солёностью менее 0,5 ‰, **СОЛОНОВАТОВОДНЫЕ** - солёность колеблется в пределах 0,5 - 16 и солёные - больше 16 ‰. Солёность океанических водоёмов составляет 32 – 38 ‰ (в среднем 35 ‰), но самое высокое содержание солей характеризует не морские, а некоторые внутренние водоёмы типа солёных озёр, где концентрация электролитов доходит до 370 ‰.

По характеру водно-солевого обмена **ГИДРОБИОНТЫ** делятся на пресноводных и морских, хотя некоторые *эвригалинные* (приспособленные к широкому диапазону солевых концентраций) формы могут обитать и в тех, и в других условиях. Для всех первичноводных организмов характерно наличие проницаемых для воды покровов, поэтому различие осмотической концентрации водной среды и жидкостей организма создаёт осмотический ток воды в сторону большего осмотического давления. Результат осмотических процессов неодинаков для обитателей разных типов водоёмов.

Жизнь формировалась в морской воде, что наложило свой отпечаток на основные физико-химические показатели живых организмов.

У большинства обитателей морских водоёмов концентрация солей в организме близка к таковой окружающей среды, а благодаря проницаемости покровов любые изменения солёности немедленно уравниваются осмотическим током воды. Такие организмы принято называть *пойкилоос-*

мотическими. Таковы практически все цианобактерии и низшие растения, а также большинство морских беспозвоночных животных; последних часто называют *осмоконформерами*.

Животных, способных к активной регуляции осмотического давления жидкостей тела, поддерживающих относительное постоянство этого параметра внутренней среды независимо от окружающей воды, называют *гомойоосмотическими*, или *осморегуляторами*.

Существует небольшая группа *изотоничных* организмов (кишечно-полостные, иглокожие). Осмотическое давление жидкостей их тела близко к таковому морской воды и изменяется параллельно изменениям внешней солёности.

У большинства других беспозвоночных регистрируется некоторое превышение осмотического давления внутренней среды организма (его *гипертоничность*), что обеспечивает постоянный приток в организм воды в пределах, легко уравниваемых процессами выделения.

Способность изотоничных животных переносить некоторые изменения солёности среды определяются главным образом механизмами клеточной устойчивости к обводнению или дегидратации. Диапазон такой устойчивости обычно не очень велик, поэтому изоосмотические **осмоконформеры** распространены, как правило, в морских водоёмах с относительно устойчивой солёностью. Беспозвоночным **осморегуляторам** (высшие раки, моллюски, насекомые и др.) свойственно переносить более значительные колебания солёности. Это обеспечивается механизмами активной регуляции осмотического давления внутренней среды, которые включают изменения проницаемости мембран, активный перенос ионов (включая выведение избытка солей), а также изменения внутриклеточной концентрации свободных аминокислот в направлении, уравнивающим суммарное осмотическое давление в клетке с внешней средой.

У пойкилоосмотических организмов имеется возможность осуществления *активной ионной регуляции*, которая определяет отличия количественных показателей содержания отдельных ионов в среде и в организме. Это основа жизнедеятельности организмов-концентраторов, способных избирательно извлекать из среды и накапливать в организме отдельные соли. В отличие от **осморегуляции** ионная регуляция свойственна большинству живых организмов.

Пресноводные жизненные формы всегда **ГИПЕРТОНИЧНЫ**, в силу чего внутрь организма направлен постоянный осмотический поток воды. Они относятся к гомойоосмотическим формам.

Наиболее эффективная адаптация позвоночных к обитанию в гипотонической среде - образование **КЛУБОЧКОВЫХ** почек, действие которых основано на принципах избирательной ультрафильтрации и реабсорбции. Продукты азотистого обмена - аммиак и мочевины - растворимы в воде и легко выводятся не только через почки, но и через жабры.

Действие **осморегуляторных** механизмов может изменяться в зависимости от соотношения осмотических давлений водной среды и жидкостей организма. Это открыло водным позвоночным возможность освоения различных по солёности водоёмов.

Морские формы существуют в условиях гипертоничности внешней среды, обуславливающей постоянные осмотические потери воды (в основном через жабры). Пополнение потерь воды у них происходит путём питья. Избыток получаемых при этом солей выводится через почки и с фекалиями (главным образом двухвалентные ионы), а также активно **экскретируются** особыми клетками жаберного эпителия (преимущественно $\text{Na}^+ \text{Cl}^-$).

Замечательным примером широкой приспособляемости к солевому режиму служат проходные формы некоторых **круглоротых** (миноги) и рыб. При миграциях из моря в реки механизм **осморегуляции** у них полярно преобразуется (смена гипо- и гипертонического состояния организма), что основано на пресноводном типе строения почек у всех водных позвоночных.

5.2. Водный и солевой обмен на суше

Выработка адаптации к дефициту влаги - ведущее направление эволюции при освоении различными группами организмов наземной среды (рис. 5.1.; [10]).

В экономии расхода влаги организмом существенную роль играет уменьшение водопроницаемости покровов (наличие слизи у амфибий, ороговевшего эпидермиса у высших позвоночных; отсутствие кожных желез у пресмыкающихся и птиц).

В аридных условиях характерна пассивная адаптация (оцепенение). Активная адаптация к дефициту влаги выражается у подвижных форм животных различными поведенческими реакциями. Проникновение в биотопы с колеблющейся влажностью сопровождается сдвигами характера активности в сторону периодов времени с благоприятными режимами влажности.

Среди позвоночных животных наиболее совершенные адаптации к жизни в воздушной среде сформировались у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Эти три класса объединяются в группу амниот (**Amniota**), специфические особенности морфологии и физиологии которой целиком связаны с преобразованиями водного обмена, открывающими возможность существования в полном отрыве **от** водной среды. Помимо приспособлений к размножению вне водоёмов принципиальные изменения водного обмена у этих животных, как и у наземных беспозвоночных, связаны с эффективным использованием метаболической воды и с морфофизиологическими особенностями покровов и выделительной системы.

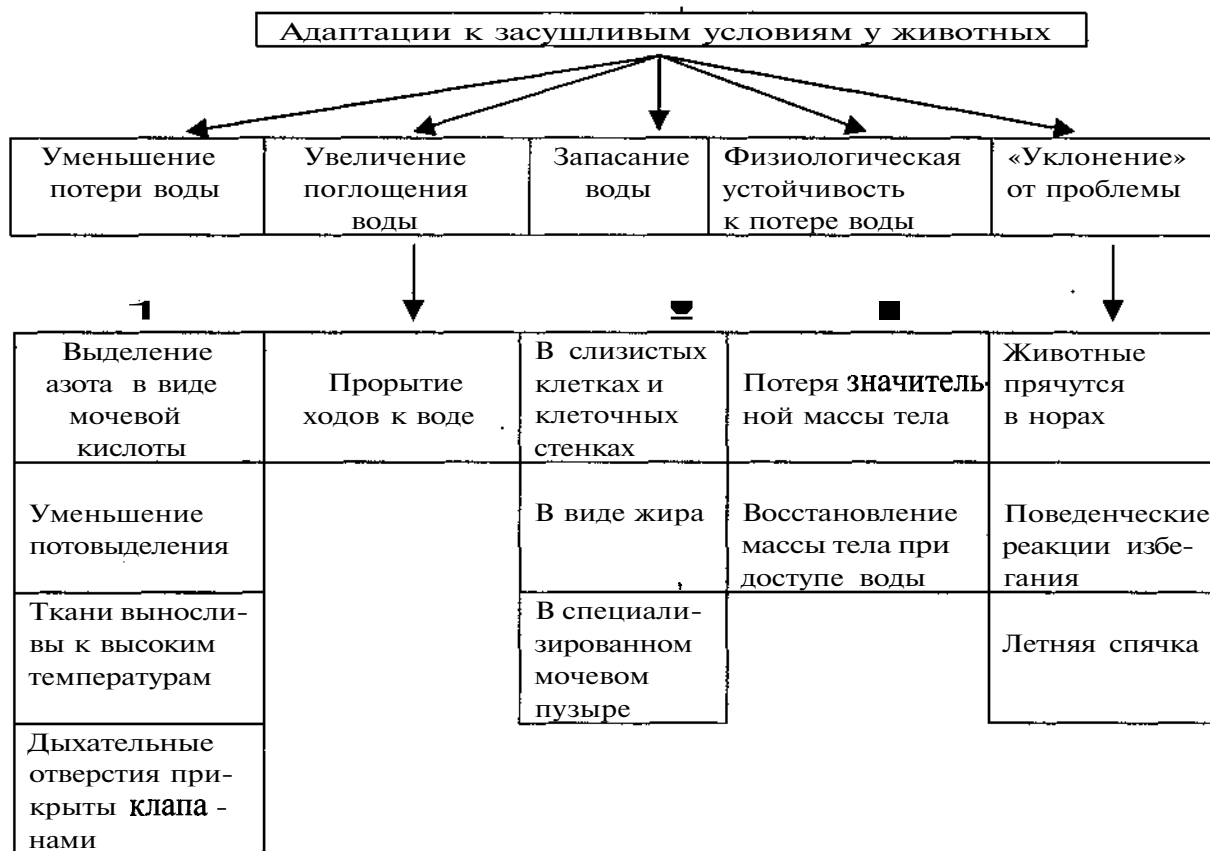


Рис. 5.1. Адаптации к дефициту влаги у животных

Растения существенно отличаются от животных по характеру механизмов водно-солевого обмена. Для растений вода является не только фактором среды, но и ресурсом, непосредственно участвующим в продукции (роль воды в процессе фотосинтеза). Поэтому разрыв связи растения с источником воды невозможен; при временном разрыве этой связи неизбежен переход в неактивное состояние (анабиоз). Отсюда важная роль структуры корневой системы. Через корневую систему растение получает и воду, и минеральные соли, т.е. водно-солевой обмен у них и в наземной среде остаётся целостным процессом.

Экстенсивная корневая система охватывает большой объём почвы, но слабо ветвится. *Интенсивная корневая система* отличается тем, что небольшой объём почвы густо пронизан многочисленными ветвящимися корнями и корневыми волосками. Например, у ржи (интенсивная корневая система) общая длина корней без корневых волосков в 1000 см³ почвы может достигать 13 км.

По отношению к водному режиму (влажности биотопа, морфофизиологическим адаптациям) растения могут быть разделены на несколько экологических групп (рис. 5.2.; [10]).

выгоден энергетически. Он связан с закономерными процессами газообмена: постоянным притоком O_2 и выносом CO_2 , образующегося в результате окисления органических субстратов.

Механизм газообмена заключается в диффузии газов - кислорода и диоксида углерода - по градиенту их концентрации. Это обстоятельство определило принципиальные пути эволюционного становления системы газообмена и механизмы экологических вариантов этой системы в различных по обеспеченности кислородом условиях существования.

У растений дыхание в отличие от фотосинтеза осуществляется всеми органами и тканями. Кислород проникает в растения через устьица, растворяется в жидкостях клеточных стенок и отсюда по градиенту парциального давления проникает в цитоплазму. В связи с этим возникает проблема важности влажной поверхности оболочек и мембран, связывающая процессы дыхания с условиями водного обмена.

В принципе растения (по крайней мере их надземные части) не лимитированы по снабжению кислородом. Экологически вызванные трудности могут возникать с дыханием корней при переувлажнении почвы. Аэрация почвы обеспечивается системой пор, заполненных отчасти воздухом, а отчасти водой. В условиях переувлажнения почв (паводки, длительные ливневые дожди и т.п.) все поры заполняются водой, и даже в верхних, обычно наилучшим образом аэрированных горизонтах почвы возникает ситуация кислородной недостаточности. Это нарушает рост корней и их функцию; снижается уровень поглощения воды и транспирации. При длительной нехватке кислорода для корневой системы растение увядает и погибает. Поэтому нормально корневая система растений не проникает в горизонты грунтовых вод.

Для большинства растений минимальная концентрация кислорода в почвенной влаге, которая обеспечивает рост и функционирование корней, составляет около 1-2 мг/л (сосна, ель). Однако устойчивость разных видов к недостатку кислорода в почве различна и связана с их биологией. Высокой устойчивостью к дефициту кислорода отличаются растения-гидрофиты, корни которых нормально развиваются в переувлажнённой почве. Такая устойчивость отчасти объясняется толерантностью на тканевом уровне, а отчасти тем, что нехватка кислорода в почве компенсируется передачей его в корни из надземных частей растения по воздухоносной системе.

У животных диффузионный принцип газообмена лежал в основе формирования специализированных органов дыхания. Для крупных форм это связано с разделением общего процесса дыхания на две составляющие: внешнее дыхание (газообмен в дыхательных органах) и внутреннее (газообмен в клетках и тканях). При этом формируется транспортная система (гемолимфа, кровь), функционально объединяющая эти два процесса. Объясняется это тем, что скорость диффузии кислорода

прогрессивно уменьшается по мере удаления от поверхности газообмена; кроме того, на этом пути кислород активно поглощается живыми клетками. Поэтому дыхание через поверхность тела без участия транспортной системы эффективно лишь для очень мелких организмов. Подсчитано, что при сферической форме такой тип дыхания может обеспечить потребность в кислороде лишь у организмов диаметром около 1 мм. Этим условиям отвечают, например, простейшие.

Известны и более крупные животные, осуществляющие газообмен прямо через поверхность. Они либо имеют сильно уплощённое тело, благодаря чему кислород легко диффундирует на всю его толщину (плоские черви), либо их поверхность сложно структурирована, открывая доступ кислорода к отдельным клеткам (губки), либо, наконец, живые клетки расположены тонким слоем на поверхности инертной **Массы** воды и минеральных веществ (медузы). Все эти формы отличаются очень низким уровнем окислительного метаболизма.

В большинстве же случаев у многоклеточных животных сформировались специальные органы внешнего дыхания, связанные транспортной системой со всеми клетками и тканями организма. Принцип таких органов достаточно однообразен: формируются открытые участки покровных эпителиальных тканей, густо снабжённые системой кровеносных капилляров. Через эти участки осуществляется диффузия O_2 из внешней среды в кровь и CO_2 - в обратном направлении (исключение составляют насекомые).

6.1. Газообмен в водной среде

Первичноводные животные и погруженные растения используют для дыхания кислород, растворённый в воде, извлекая его либо всей поверхностью тела, либо специальными органами дыхания. Растворимость кислорода в воде невелика: при $15^\circ C$ и давлении сухого газа над водной поверхностью в 1 атм (101,3 кПа) в 1 л воды растворяется около 34 мл O_2 . Практически содержание кислорода в природных водоёмах существенно ниже и редко превышает 10-11 мл/л.

Суммарное воздействие многих и разнообразных факторов на процесс растворения кислорода приводит к тому, что его содержание в естественных водоёмах не только невелико, но и весьма изменчиво, что создаёт сложную экологическую обстановку для реализации процессов газообмена у гидробионтов.

6.1.1. Принцип водного дыхания

У всех рыб жаберный аппарат устроен так, что вода активно прокачивается сквозь систему жаберных лепестков, на поверхности которых происходит газообмен. Извлечение кислорода из воды в жабрах рыб усиливается вследствие использования принципа противотока: движение крови в капиллярах жаберных пластинок ориентировано так, что оказывается противоположным току воды.

6.1.2. Адаптации к изменениям содержания кислорода в воде

Важнейшим параметром, определяющим эффективность дыхания является общая дыхательная поверхность жаберных пластинок. Число и величина этих пластинок хорошо коррелируют с экологическими особенностями разных видов рыб (относящихся к разным экологическим группам). Аналогичная закономерность прослеживается и у многих других гидробионтов - водных животных (личинок эфемерид и др.).

Наряду с анатомическими приспособлениями существуют физиологические адаптации к колебаниям концентраций кислорода. Они проявляются в изменении частоты дыхательных движений и увеличении объёма пропускаемой через органы дыхания воды в единицу времени.

Экология и физиология дыхания тесно взаимосвязаны. Обитатели хорошо аэрированных водоёмов обычно высокоподвижны (и наоборот).

В реактивных ответах на гипоксию большую роль играет динамика содержания гемоглобина в крови (дафнии и др.). У рыб изменяется число эритроцитов.

6.1.3. Воздушное дыхание рыб

У многих видов рыб эволюционно сформировались морфофизиологические приспособления к использованию атмосферного воздуха, как дополнительного либо единственного (в экстремальных условиях) источника кислорода. Так, илистый прыгун *Periophthalmus*, обитающий в болотистых эстуариях тропической зоны, подолгу находится вне воды, передвигаясь по суше с помощью грудных плавников. Органом воздушного дыхания у этой рыбы служит кожа. У некоторых видов рыб на базе выростов кишечника сформировались настоящие лёгкие.

6.2. Газообмен в воздушной среде

Фактором, лимитирующим газообмен в воздушной среде, оказывается сухость воздуха. Поэтому важнейшее условие - поддержание дыхательной поверхности лёгких и иных органов, выполняющих функции дыхания, во влажном состоянии.

6.2.1. Приспособления к гипоксии

Неблагоприятные условия газового режима складываются в норах, дуплах, в листовой подстилке, под снегом, в верхнем поясе гор и др.

Наиболее быстро в ответ на первые признаки гипоксии (например, при быстром подъёме в горах) включается механизм учащения дыхания и сердцебиения. Параллельно этим реакциям нередко наблюдается повышение общей кислородной ёмкости крови путём увеличения числа эритроцитов, а соответственно и количества гемоглобина за счёт извлечения из кровяных депо. В наиболее острых случаях при экстренном выбросе эритроцитов в кровь захватываются даже не вполне зрелые клетки.

В случаях стабильного приспособления к высокогорью повышение кислородной ёмкости обеспечивается развитием мощного миокарда.

Контрольные вопросы;

- ✓ Какова биохимическая природа дыхания?
- ✓ Каковы различия в системах дыхания у растений и животных?
- ✓ Какова специфика газообмена у организмов в водной среде?
- ✓ Какова специфика газообмена у организмов на суше?

Тема 7. Свет

Свет как экологический фактор имеет важнейшее значение уже потому, что является источником энергии для процессов фотосинтеза, т.е. участвует в образовании органических веществ из неорганических составляющих. Он играет большую и разнообразную роль в различных жизненных процессах у животных, что определяется его физическими свойствами.

Строго говоря, в экологии под термином «свет» подразумевается весь диапазон солнечного излучения, представляющий собой поток энергии в пределах длин волн от 0,05 до 3000 нм и более. Этот поток радиации распадается на несколько областей, отличающихся физическими свойствами и экологическим значением для живых организмов.

7.1. Биологическое действие различных участков спектра солнечного излучения

Ионизирующее излучение (<150 нм). Биологическое действие радиации осуществляется, в основном, на субклеточном уровне (ядра, митохондрии, микросомы). Установлена зависимость этого действия от дозы облучения: при малых дозировках повреждающий эффект может сменяться стимулирующим. Известно влияние ионизирующей радиации на генетический аппарат (мутагенный эффект). Экологический аспект действия этой части спектра остаётся практически неизученным.

Ультрафиолетовые ЛУЧИ (150-400 нм). Наиболее коротковолновая (200-280 нм) зона этой части спектра («ультрафиолет С») активно поглощается кожей; по опасности УФ-С близок к X-лучам, но практически полностью поглощается озоновым экраном. Следующая зона - **УФ-В**, с длиной волны 280-320 нм - наиболее опасная часть спектра УФ, обладающая канцерогенным действием. Механизм этого действия неизвестен; предполагают влияние через нарушение молекулы ДНК. Кроме того, эти лучи инактивируют в коже клетки Лангерганса, отвечающие за её иммунитет, а также активируют некоторые микроорганизмы. Последнее свойственно только этой части спектра УФ; в других длинах волн УФ губителен для микробов. Большая часть зоны **УФ-В** также поглощается озоновым экраном; до поверхности Земли доходят лишь **УФ-лучи** с длиной волны примерно 300 нм. Эта часть спектра

обладает **большой** энергией и оказывает на живые организмы главным образом химическое действие. В частности, **УФ-лучи** стимулируют процессы клеточного синтеза. Показано, что облучение ультрафиолетом повышает продуктивность молодняка сельскохозяйственных животных.

Под действием этих лучей в организме синтезируется витамин D, регулирующий обмен Са и Р, а соответственно нормальный рост и развитие скелета. Поэтому многие млекопитающие, выводящие детёнышей в норах, регулярно (чаще по утрам) выносят их на освещённые солнцем места вблизи норы. «Солнечное купание» свойственно и многим птицам; основная роль этой формы поведения - нормализация обмена, синтез витамина D и регуляция продукции меланина.

Действие УФ зависит от дозы: слишком сильное облучение вредно для организма. Особенно неустойчивы к коротковолновой радиации активно делящиеся клетки. Как приспособление к экранированию организма от передозировки УФ у многих видов формируются тёмные пигменты, поглощающие эти лучи.

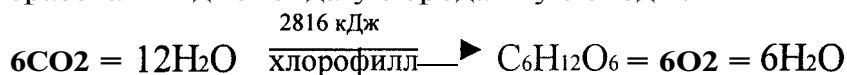
Определённое значение УФ-радиация имеет и в гидросфере, проникая на глубину до 65 м.

Ультрафиолетовая радиация составляет около 5-10% суммарной радиации, достигающей поверхности Земли.

Видимый свет (400-800 нм). Эта часть спектра составляет порядка 40-50 % солнечной энергии, достигающей Земли. Для животных видимая часть спектра связана прежде всего с ориентированием в окружающей среде. Зрительная ориентация свойственна большинству дневных животных и используется как источник сложной информации о внешних условиях. Ослабление интенсивности света вызывает адаптивные перестройки органов зрения (у ночных форм, подземных и глубоководных организмов): редукция глаз, развитие гипертрофированных глаз, генерирование собственного светового излучения (порядка 0,1 мкВт/кв.см).

На глубине 800-950 м в океане интенсивность света составляет около 1% полуденного освещения на поверхности. Этого ещё достаточно для **светоощущения**, т.к. порог зрительной чувствительности некоторых организмов приближается к 10% полуденного освещения.

Свет как фактор фотосинтеза. В процессе фотосинтеза свет используется как источник энергии, которая используется пигментной системой (хлорофилл либо его аналоги). В результате происходит расщепление молекулы воды с выделением газообразного кислорода, а энергия, полученная фотохимической системой, утилизируется для преобразования диоксида углерода в углеводы:



Способность использовать лучистую энергию у хлорофилла и зрительных пигментов животных очень близка; поэтому в спектре солнечного излучения область *фотосинтетически активной радиации* (ФАР) практически совпадает с диапазоном видимой части спектра с длиной волны порядка 400–700 нм.

Зелёный лист поглощает в среднем 75% падающей на него лучистой энергии. Но коэффициент использования её на фотосинтез невысок: 1–10%. Остальная энергия переходит в тепловую, которая затрачивается на транспирацию и другие процессы.

Наиболее важные факторы, воияющие на уровень фотосинтеза, - температура, свет, диоксид углерода и кислород.

**Минимальное освещение, при котором поглощение диоксида углерода для фотосинтеза равно выделению его при дыхании, называют точкой компенсации.*

Норма содержания CO₂ в атмосфере составляет 0,57 мг/л. Повышение концентрации до определённых пределов ведёт к усилению фотосинтеза, затем при концентрации 5–10% (против нормальной 0,013%) фотосинтез ингибируется.

7.2. Свет и биологические ритмы. Физиологическая регуляция сезонных явлений

Свет представляет собой первично-периодический фактор: закономерная смена дня и ночи, как и сезонные изменения длины светлой части суток, происходят с жёсткой ритмичностью, которая определяется астрономическими процессами и на проявления которой не могут повлиять условия и процессы, осуществляющиеся на Земле.

В эволюции большинства групп живых организмов основное синхронизирующее значение закрепилось за закономерными изменениями светового режима (*фотопериодическая регуляция*).

Режим освещения выступает в роли сигнального фактора, который определяет время начала и окончания активности. Наиболее отчётливо это проявляется в суточных ритмах жизнедеятельности организмов. В связи с сезонными изменениями длины дня у многих видов сдвигается и время активности.

В основе суточных ритмов жизнедеятельности лежат наследственно закреплённые эндогенные циклы физиологических процессов с периодом, близким к 24 ч. Циклические процессы такого рода получили название *циркадианных (циркадных)* /от лат. Circa - около и dies - день/. В эндогенном ритме имеются две фазы длительностью около 12 ч каждая: световая и темновая.

Природа «биологических часов», лежащих в основе эндогенных ритмов изучена ещё недостаточно. Согласно концепции *хронона* (С. Ehret, 1966) материальным носителем отчёта времени служит длинная молекула ДНК, нити которой расходятся, и на них строится информационная

(матричная) РНК, достигающая полной длины одиночной нити ДНК примерно за 24 ч. Участие нуклеиновых кислот в механизмах биологических часов подтверждается тем, что действие ультрафиолетового облучения, повреждающего спирали ДНК, останавливало биологические часы или заметно сдвигало фазы циркадианного ритма.

У позвоночных животных центральная регуляция **циркадианных** ритмов на уровне целого организма связывается с *промежуточным мозгом*. Полагают, что высший уровень биологических часов, регулирующих на основе обратной связи **циркадианные** ритмы, локализован в гипоталамусе и функционирует по принципу мембранной модели, тогда как клеточные циклы осуществляются на основе модели хронона. **Гипоталамическая** регуляция реализуется нейросекреторной системой и связана с участием гуморальных механизмов. Предполагается также существенная роль эпифиза в генерации и регуляции циркадианных ритмов у позвоночных животных.

Сезонные ритмы. Большинство организмов, обитающих в условиях сезонной смены климатических режимов, характеризуется наличием периодических сезонных процессов, охватывающих комплекс физиологических систем и обеспечивающих биологически значимые изменения форм деятельности. У растений это связано с сезонным характером репродукции, определёнными сроками образования семян, формированием клубней и других форм запаса питательных веществ перед зимой, обеспечивающих начало активной вегетации на следующий год, и т.д.

Годовые (цирканнуальные, или цирканные /от лат. circa - около, annus - год.) ритмы. В них заложен механизм свободно текущей временной программы и контроль со стороны естественного режима освещения.

У позвоночных животных центральные механизмы, регулирующие сезонные состояния в экологически оправданные сроки, также связывают с промежуточным мозгом, в частности с **морфофункциональной** системой гипоталамус-гипофиз. В гипоталамусе сконцентрированы механизмы автономного отсчёта времени, а также размещены группы **нейросекреторных** клеток, функционирование которых изменяется в порядке реакции на динамику фотопериода. Таким образом, на уровне **гипоталамических** структур осуществляется вызванная изменениями фотопериода «подстройка» **цирканнуальной** ритмики. Связанные с сезонной периодичностью физиологические процессы регулируются с помощью **гипофизарных** гормонов, продукция которых, в свою очередь, находится под контролем **гипоталамической** нейросекреторной системы.

В целом фотопериодическая регуляция сезонных циклов у позвоночных животных основывается на системе фазовых взаимодействий их суточных ритмов.

Годовой цикл жизнедеятельности представляет собой систему сменяющих друг друга сезонных физиологических состояний. Регуляция их на

протяжении годового цикла важна не только в плане приуроченности каждого процесса к экологически оправданному сезону, но и в плане упорядоченного распределения физиологических состояний во времени. Это важно, так как совмещение энергоёмких процессов биологически невыгодно (миграция, размножение, линька и др.). Кроме того, некоторые сезонные состояния физиологически несовместимы, и «настройка» организма на одно из них может прямо препятствовать проявлению другого.

Контрольные вопросы:

- ✓ Дайте характеристику света как экологического фактора
- ✓ Каково биологическое действие различных участков спектра солнечного излучения?
- ✓ В чём проявляется фотопериодизм растений и животных?

Тема 8. Общие принципы адаптации на уровне организма

8.1. Правило оптимума

** Количественное выражение (доза, интенсивность воздействия) фактора, соответствующее потребностям организма и обеспечивающее наиболее благоприятные условия для его жизни, рассматривают как оптимальное.* На шкале количественных изменений фактора диапазон колебаний, соответствующий указанным условиям, составляет зону оптимума (рис.8.1.). Зоны количественного выражения фактора, отклоняющегося от оптимума, но не нарушающего жизнедеятельность организма, определяются как зоны нормы. Дальнейший сдвиг в сторону недостатка или избытка фактора неизбежно снижает эффективность действия адаптивных механизмов. Это состояние соответствует зоне пессимума. Наконец, за пределами этих зон жизнь невозможна.

**Размах адаптируемых изменений количественного выражения фактора определяется как экологическая валентность вида по данному фактору.*

Виды, переносящие большие отклонения фактора от оптимальных величин, обозначаются термином, содержащим название фактора с приставкой эври- (от греч. euris- широкий). Виды, малоустойчивые к изменениям фактора, обозначаются термином с тем же корнем, с приставкой стено- (от греч. stenos - узкий). Отсюда **эвритермные** и **стенотермные**, **эври-** и **стеногалинные**, **эври-** и **стеноксобионтные** формы; и в целом (по отношению к комплексу факторов) **эври-** и **стенобионтные** формы.

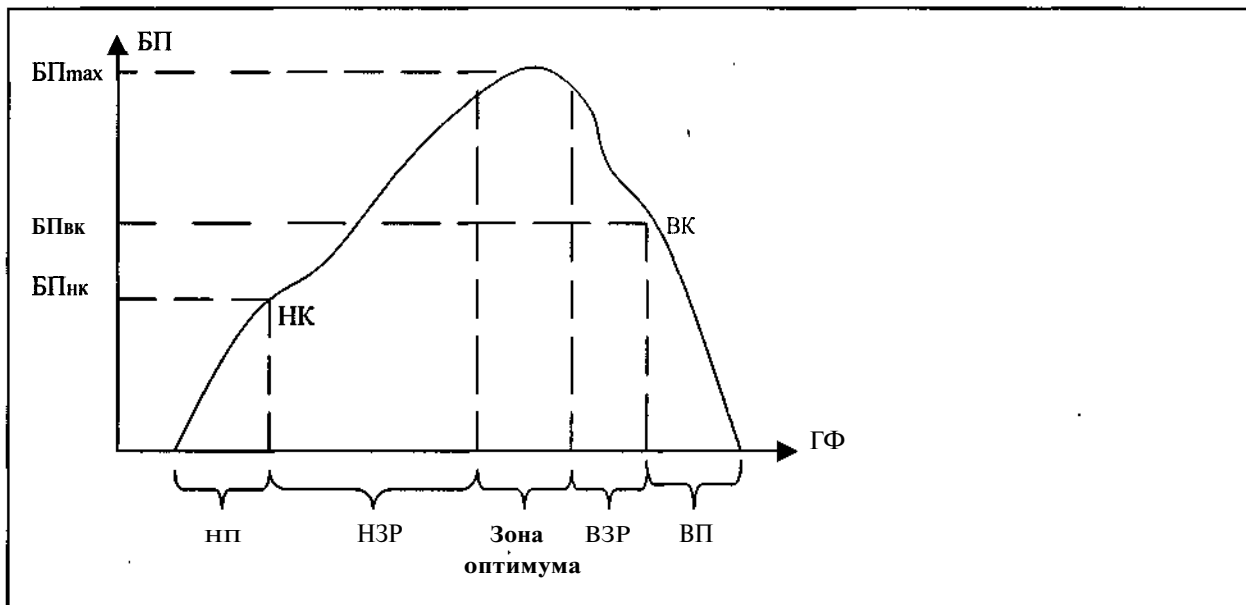


Рис.8.1. Область экологической потенции вида в градиенте фактора среды.

На оси абсцисс - градиент значений фактора среды (ГФ), например, температуры;

На оси ординат - значения биотического потенциала вида (БП) /численность, размножаемость, расселение и т.п./. НП - нижний пессимум - зона нарушения жизнедеятельности низким значением (недостатком) фактора; НК - нижняя критическая точка; НЗР и ВЗР - соответственно нижняя и верхняя зоны регуляции, в пределах которых, несмотря на отклонение фактора от оптимальных значений, за счёт механизма экологической регуляции поддерживается нормальная жизнеспособность вида; ВК - верхняя критическая точка; ВП - верхний пессимум - зона нарушения жизнедеятельности высоким значением (избытком) фактора (по Т.А. Акимовой, В.В. Хаскину, 1994).

8.2 Комплексное воздействие факторов. Правило минимума.

Совокупное действие на организм нескольких факторов среды обозначают термином «конstellация». В этом случае между факторами устанавливается взаимодействие, приводящее к изменению характера и степени влияния отдельных факторов.

Модифицирующие факторы - факторы, которые не участвуют прямо в физиологических процессах, но существенно изменяют воздействие других факторов, имеющих к этим процессам прямое отношение (ветер, течение, осадки, снежный покров).

Лимитирующие факторы. «Тот из необходимых факторов среды определяет плотность популяции данного вида живых существ..., который действует на стадию развития, имеющую наименьшую экологическую валентность, притом действует в количестве или интенсивности, наиболее далёких от оптимума» (А. Thienemann, 1939).

8.3. Правило двух уровней адаптации

Гомеостаз — это состояние динамического равновесия организма со средой, при котором организм сохраняет свои свойства и способность к осуществлению ЖИЗНЕННЫХ функций на фоне меняющихся внешних условий.

Это состояние достигается в результате функционирования двух генеральных адаптивных систем, действующих на основе различных принципов.

Адаптивные механизмы можно разделить на две группы:

1. Механизмы, обеспечивающие адаптивный характер общего уровня стабилизации отдельных функциональных систем и организма в целом по отношению к наиболее генерализованным и устойчивым параметрам среды обитания.

2. Лабильные реакции, поддерживающие относительное постоянство общего уровня стабилизации путём включения адаптивных функциональных реакций при отклонении конкретных условий среды от средних характеристик.

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

❖ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СИСТЕМЫ «ОРГАНИЗМ-СРЕДА»

Общие законы функционирования системы организм - среда

- Закон единства организм - среда
- Принцип экологического соответствия
- Правило соответствия условий среды генетической преопределённости организма

• Закон максимума биогенной энергии (энтропии) **В.И. Вернадского** - **Э.С. Бауэра**

- Закон давления среды жизни, или закон ограниченного роста

Ч. Дарвина

- Закон совокупного действия факторов **Э. Митчерлиха** - **Б.Бауле**
- Закон ограничивающих (лимитирующих) факторов **Ф. Блэк** - **мана**
- Закон толерантности **В. Шелфорда**
- Закон равнозначности всех условий жизни

Частные закономерности в системе «организм - среда»

- **Закон(ы) минимума Ю.Либиха**
- **Правило взаимодействия факторов**
- **Закон (эффект) компенсации (взаимозаменяемости) факторов**

Э. Рюбеля

- Правило замещения экологических условий В.В. Алёхина
- Закон незаменимости фундаментальных факторов В.Р. Вильямса
- Закон "всё или ничего"

Контрольные вопросы:

- ✓ Раскройте содержание понятия экологической валентности
- ✓ Какова роль модифицирующих факторов?
- ✓ Что такое лимитирующие факторы?
- ✓ Поясните определение правила двух уровней адаптации.

ЧАСТЬ III. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Тема 9. Популяция как биологическая система

Популяция (как биологическая система) характеризуется появлением специфических свойств, которыми не обладают отдельные организмы данного вида. Так, только на популяционном уровне выявляются такие свойства как численность и плотность населения, половой и возрастной состав, уровень размножения и смертности и др. По этим и другим признакам популяция качественно отличается от организменного уровня организации биологических систем. Так, популяция не имеет свойственной организмам морфологической отграниченности от среды и от других популяций; в её строении не вычленяются морфологически отличающиеся части, аналогичные физиологическим функциональным системам организма; интеграция функций отдельных особей, составляющих популяцию, осуществляется качественно иным путём, нежели интеграция функций органов в организме. Организм, как биологическая система, относительно недолговечен, популяция же при сохранении необходимых условий практически бессмертна.

В то же время популяция обладает и определёнными чертами сходства с организмом как системой, что позволяет и саму популяцию квалифицировать как биологическую систему надорганизменного уровня. В частности, такие принципиальные свойства, как *структурированность, интегрированность составных частей (целостность), авторегуляция и способность к адаптивным реакциям*, - основные черты, свойственные всем популяциям, характерны и для биологических систем иного уровня - от организма до биосферы в целом.

На основе пространственной и функциональной структурированности в популяциях развиваются такие формы индивидуальных и групповых отношений, которые образуют систему авторегуляции на популяционном уровне, определяющую устойчивость популяции как системы на фоне колеблющихся условий среды.

9.1. Популяционная структура вида

Структурированность свойственна как популяциям, так и виду в целом.

Подвид - категория таксономическая, но одновременно это крупная территориальная группировка общего видового населения. С экологических позиций подвид можно определить как совокупность особей, населяющих географически однородную часть видового ареала и отличающихся устойчивыми морфологическими признаками от особей других подвидов.

Географическая популяция - совокупность особей одного вида (или подвида), населяющих территорию с однородными условиями существо-

вания и обладающих общим морфологическим типом и единым ритмом жизненных явлений и динамики населения (Н.П. Наумов, 1963).

Экологическая популяция - это население одного типа местообитания (биотопа), характеризующееся общим ритмом биологических циклов и характером образа жизни (Н.П. Наумов, 1963). Экологические популяции - более мелкие территориальные группировки с меньшей степенью географической изоляции. Они возникают в силу наличия в пределах зон сходного благоприятствования мелких, но существенных отличий в особенностях мезо- и микроклимата, рельефа, гидрологического режима и т.п. Для них характерно довольно быстрое обновление особей в силу их подвижности (сезонные перемещения, расселение молодняка и т.д.).

Экологические популяции в свою очередь распадаются на ряд отдельных группировок особей, которые обозначают как *элементарные популяции* (Н.П. Наумов), *субпопуляции* (С.С. Шварц), *локальные или местные популяции* (К.М. Завадский). Внутри популяции можно выделить более мелкие подразделения (семьи, ДЕМЫ, парцеллы и др.) [2].

9.2. Понятие о популяции

Термин «популяция» происходит от латинского слова *populus* (народ, население).

С экологической точки зрения **популяция - это группировка особей одного вида, населяющих определённую территорию и характеризующихся общностью морфобиологического типа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей [9].*

Сложность представления о популяции определяется двойственностью её положения в рядах иерархически соподчинённых биологических систем, отражающих различные уровни организации живой материи (рис. 9.1.). С одной стороны, популяция включается в **ГЕНЕТИКО-ЭВОЛЮЦИОННЫЙ** ряд, отражающий филогенетические связи таксонов разного уровня как результат эволюции разных форм жизни: организм - **популяция** - вид - род - ... - **царство**.

В этом аспекте наиболее значимые свойства популяции характеризуются её генетической спецификой: общность и специфичность генофонда определяют адаптированность всех особей и популяции в целом к конкретным условиям среды, чем обеспечивается устойчивое выживание и воспроизведение вида. Популяция выступает не только как форма существования вида, но и как элементарная единица его эволюционного преобразования в условиях меняющейся среды.

Одновременно с этим, представляя вид в конкретных условиях среды, популяция вступает в трофические и иные отношения с популяциями других видов, т.е. включается в состав конкретного биогеоценоза. Этот подход к **ПОПУЛЯЦИОННЫМ** системам отражает функционально-энергетический ряд различных уровней организации жизни: организм - **популяция** - биогеоценоз - биосфера.

В этом ряду популяция выступает в качестве функциональной субсистемы конкретного биогеоценоза; её функция - участие в трофических цепях - определяется видоспецифическим типом обмена.

«Двойственная» природа ПОПУЛЯЦИОННЫХ систем **заключается** ещё и в биологической противоречивости их функций: генетическая однородность особей обостряет внутривидовую конкуренцию. Адаптации, направленные на снижение уровня конкуренции, приводят к разобщению особей в составе популяции при сохранении минимума необходимых связей. Разрешение этих противоречий - основа структурированности популяционных систем, поскольку поддержание оптимального соотношения между **внутрипопуляционными** процессами дифференциации и интеграции идёт на основе пространственной и функциональной неоднородности распределения и взаимосвязей особей в составе целостной популяции.

9.3.О популяциях у растений

Для обозначения популяции растений принят термин **«ценопопуляции»** (ценотическая популяция).

Существенная специфика ценопопуляции заключается в том, что они составлены прикреплёнными формами. В связи с модульной структурой тела растений в качестве структурных элементов ценопопуляции могут выступать как особи семенного происхождения, так и особи вегетативного происхождения (**партикулы**), клоны (совокупность особей вегетативного происхождения) и даже часть особи (фитомер, побег, лист, парциальный куст).

Контрольные вопросы:

- ✓ Дайте определение популяции
- ✓ Каковы качественные отличия уровня популяции от организменного уровня?
- ✓ Назовите системные свойства популяции
- ✓ Какова структура экологической популяции?
- ✓ В чём заключается двойственность природы популяционных систем?
- ✓ В чём заключается специфика ценопопуляции?

Тема 10. Пространственная структура популяций

Пространственная структура популяций выражается характером размещения особей и их группировок по отношению к определённым элементам ландшафта и друг к другу и отражает свойственный виду тип использования территории.

Пространственная структурированность определяет наиболее эффективное использование ресурсов среды (пищевых, защитных, микроклима-

тических и др.), а также оптимальный уровень **внутрипопуляционных** контактов между особями.

Таким образом, пространственная структурированность популяций представляет собой «морфологическую» основу популяционного гомеостаза, определяя снижение уровня конкуренции и поддержание устойчивых **внутрипопуляционных** контактов как функциональных, так и информационных.

10.1. Типы пространственного распределения

Различают равномерный (регулярный), диффузный (случайный) и агрегированный (групповой, мозаичный) типы пространственного распределения особей в популяциях (рис. 10.1.).

Равномерный тип распределения (рис. 10.1, А) в идеале характеризуется равным удалением каждой особи от всех соседних; величина расстояния между особями соответствует порогу, за которым начинается взаимное угнетение. Теоретически этот тип распределения в наибольшей степени соответствует задаче полного использования ресурсов при наименьшей степени конкуренции. В действительности же это редко встречающийся в природе тип распределения. В практике принято считать равномерным (регулярным) пространственное распределение, при котором величина дисперсии меньше среднего расстояния между особями: $\tilde{\sigma}^2/m < 1$. Близкий к этому характер распределения свойственен, например, **одновиДОВЫМ** зарослям некоторых растений.

Диффузный тип распределения особей встречается в природе значительно чаще. При нём особи распределены в пространстве неравномерно, случайно (рис. 10.1, Б). Статистически ЭТQ выражается в том, что величина дисперсии примерно равна среднему расстоянию между особями: $\tilde{\sigma}^2/m \approx 1$. В этом случае расстояния между особями неодинаковы, что определяется как вероятностными процессами, так и некоторой неоднородностью среды. Диффузное распределение характерно в частности для животных, у которых социальная связность в пространстве выражена относительно слабо.

Агрегированный (мозаичный) тип распределения выражается в образовании группировок особей, между которыми остаются достаточно большие ненаселённые территории (рис. 10.1, В). Дисперсия в этом случае превышает величину среднего расстояния между особями: $\tilde{\sigma}^2/m > 1$. Биологически это связано не только с неоднородностью среды, но и с выраженной социальной структурой, действующей на основе активного сближения особей (колонии). Групповой образ жизни энергетически более выгоден (рационален).

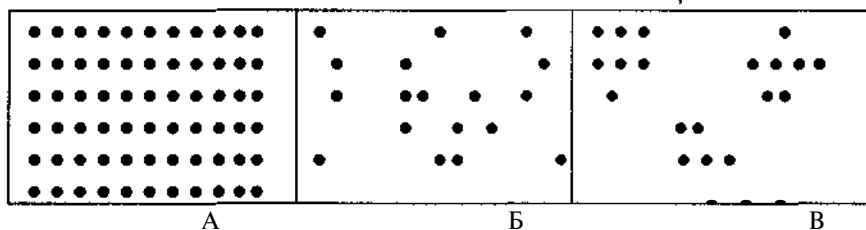


Рис. 10.1. Типы пространственного распределения особей в популяциях: А - равномерное; Б - диффузное; В - мозаичное (по И.А. Шилову, 1997)

10.2. Пространственная дифференциация

Для животных как подвижных организмов ведущее значение в определении характера пространственной структуры популяции имеет степень привязанности к территории. В крайних вариантах это свойство выражается либо оседлым, либо *номадным* (кочевым) образом жизни; между этими вариантами имеется ряд промежуточных.

Оседлым видам свойствен *интенсивный* тип использования территории (освоение ограниченной территории - участка обитания /включая обустройство убежищ, хранилищ запасов корма и т.д./). Номадные виды характеризуются *экстенсивным* типом использования территории (с кочевками на обширных территориях).

Если топография расположения особей - это «морфологический» аспект пространственной структуры популяции, то система взаимоотношений («этологическая структура») - это функциональный её аспект. Сочетание этих двух аспектов составляет биологическую сущность понятия *пространственно-этологической* структуры популяции животных (И.А. Шилов, 1977, 1985). Представление о пространственно-этологической структуре позволяет объективно определить механизмы, формирующие динамическую устойчивость и адаптивный характер структуры популяций разных видов животных.

Размеры участка обитания определяются комплексом факторов (обеспеченность кормом, степень разнородности рельефа и др.). Установлена зависимость площади участка от массы тела млекопитающих.

Для оседлых видов животных характерно наличие территориального поведения (активная защита участка, маркировка границ, территориальный консерватизм /привязанность к месту/).

10.3. Функциональная интеграция

Функциональная интеграция имеет «центростремительную» направленность в общей системе *ПОПУЛЯЦИОННЫХ* адаптации обеспечивает реализацию *общепопуляционных* функций: воспроизводство, регуляцию плотности населения, реакцию на внешние условия.

В основе механизмов интеграции лежат два взаимосвязанных процесса: непрерывная информация о месте локализации отдельных особей и их группировок и наследственно детерминированный стереотип поведения,

стимулирующего животное к поиску и поддержанию контактов с себе подобными.

10.4.Разнокачественность внутрипопуляционных структур

В наиболее общем виде пространственно выраженная разнокачественность представлена разделением популяции на «ядро» и «периферию». Как правило, ядро популяции представлено относительно устойчивыми, чётко структурированными группировками размножающихся животных в наиболее благоприятных станциях, тогда как в состав периферии входят особи, выселившиеся из ядра и занявшие второстепенные местообитания.

Динамичность пространственно-этологической структуры вида зависит от динамичности (сдвигов) и разнообразия внешней среды.

Ограниченность пространства и ресурсов закономерно ведёт к формированию иерархии внутри популяций.

Контрольные вопросы;

- ✓ Каков адаптивный смысл пространственной структурированности популяции?
- ✓ Назовите три основных типа пространственного распределения особей в популяциях
- ✓ Что означает выражение «пространственно-этологическая структура популяции?»

Тема 11. Гомеостаз популяций

Именно в поддержании динамического равновесия со средой заключается принцип гомеостаза популяции как целостной биологической системы.

Всё многообразие механизмов популяционного гомеостаза можно объединить в три важнейшие функциональные категории: 1 - поддержание адаптивного характера пространственной структуры, 2- поддержание генетической структуры, 3 - регуляция плотности населения.

Гомеостатические функции свойственны популяциям всех групп живых организмов, но достаточно хорошо изучены лишь у животных.

11.1.Поддержание пространственной структуры

Механизм «индивидуализации» территории присущ оседлым видам. Он включает стереотип территориального поведения (привязанность особей к участку, маркирование границ, территориальная агрессия).

Регуляция территориального поведения во многом обусловлена состоянием генеративной системы и гормональным фоном в организме.

Механизмы поддержания иерархии, (системы соподчинения животных, основанной на разнокачественности особей в составе популяции) представлены сложным комплексом поведения и физиологических реакций.

Индивидуальная разнокачественность особей (в частности, по типологическим особенностям ЦНС, возрастным, физическим, половым признакам) - важное условие становления устойчивой иерархии.

11.2. Поддержание генетической структуры

Популяция - элементарная единица эволюционного процесса. *Генетическая структура популяции определяется, прежде всего, богатством популяционного генофонда, включающего как общие видовые свойства, так и особенности, возникшие в порядке приспособления популяции к конкретным условиям существования.*

Поддержание высокого уровня гетерозиготности (генетической гетерогенности) - неперенное условие сохранения устойчивости популяционной системы в колеблющихся условиях среды. Если весь диапазон индивидуальной изменчивости адаптивных свойств в популяции представить в виде вариационной кривой, то её средние (модальные) характеристики отразят «настройку» этих свойств на средние, наиболее типичные и устойчивые условия среды. При изменении этих условий более адаптированными оказываются особи, не входящие в модальную группу, а отклоняющиеся от неё в сторону, адекватную изменённым условиям. Именно эти особи обеспечивают выживание и последующее восстановление популяции.

В механизмах поддержания генетической гетерогенности существенное значение имеют иерархия и сексуальное доминирование, половая избирательность, подвижность и расселение.

11.3. Регуляция плотности населения

Рациональное использование территории предусматривает определённое ограничение плотности, рассредоточение особей (групп) в пространстве, в то время как осуществление **внутрипопуляционных функций**, напротив, требует определённой концентрации особей, обеспечивающей устойчивое поддержание контактов. Под **оптимальной плотностью* населения можно понимать такой её уровень, при котором эти две биологические задачи уравновешены.

Информация о плотности населения имеет сигнальное значение для упреждающей регулирующей реакции, проявляемой до наступления истощения ресурсов (нехватки пищи, убежищ). Все формы плотностно-зависимой информации служат отправным пунктом включения специфических **популяционных механизмов**, регулирующих уровень рождаемости, смертности и дисперсии особей в популяции (рис. 11.1.).

В полном соответствии с правилом двух уровней адаптации самые общие и устойчивые характеристики популяций отражают их приспособленность к средним, длительно сохраняющимся или периодически повторяющимся условиям среды (морфобиологический тип животных, ритм жизненных явлений, средние **размеры** индивидуальных территорий, степень подвижности особей, сезонная динамика пространственной структуры, средний уровень плодовитости).

Механизмы формирования и закрепления уровня стабилизации наиболее генеральных **ПОПУЛЯЦИОННЫХ** свойств основываются в первую очередь на генетических (связанных с определённой степенью изоляции) и микроэволюционных процессах.

Изменчивость, динамичность конкретных условий жизни вызывают формирование лабильных функциональных адаптации, действующих на данном уровне стабилизации популяционных функций и поддерживающих этот уровень. Механизмы таких адаптации основаны на эколого-физиологических процессах, действующих по принципу обратной связи: в ответ на внешние или **внутрипопуляционные** изменения они вызывают адекватные сдвиги во **внутрипопуляционных** отношениях, продолжающиеся до тех пор, пока не восстановятся «уравновешенные» отношения между популяцией и средой. Именно лабильные **авторегуляторные** процессы придают определённую устойчивость **ПОПУЛЯЦИОННЫМ** системам на фоне изменчивых условий их жизни.

Контрольные вопросы:

- ✓ Назовите три группы механизмов гомеостаза популяций
- ✓ Каковы механизмы поддержания пространственной структуры популяций у животных?
- ✓ Каковы механизмы поддержания генетической структуры популяций у животных?
- ✓ Каковы механизмы поддержания плотности населения популяций у животных?
- ✓ Опишите общие принципы популяционного гомеостаза

Тема 12. Динамика ПОПУЛЯЦИЙ

12.1. Демографическая структура популяций и её динамика

* *Численное соотношение различных категорий организмов в составе населения рассматривается как демографическая структура популяции.* При этом в первую очередь имеется в виду соотношение половых и возрастных групп; изменения этих показателей существенным образом влияют на темпы репродукции, а соответственно на общую численность популяции и её изменения во времени.

Возрастная структура популяции определяется соотношением возрастных групп (когорт) организмов в составе популяции (рис. 12.1.). Особенно характерна разнокачественность сезонных возрастных когорт у видов, размножающихся неоднократно в течение года (грызуны и др.). Возрастные спектры меняются во времени, что, в частности, связано с различием уровней смертности в разных возрастных группах.

Анализ параметров выживания и смертности в разных возрастных группах открывает возможность расчёта ожидаемой продолжительности жизни особей данной возрастной когорты. Составленные по основным демографическим параметрам таблицы выживания (life tables) могут служить основой анализа и прогнозирования популяционной динамики.

Различные по своим свойствам когорты играют неодинаковую роль в жизни и динамике популяций.

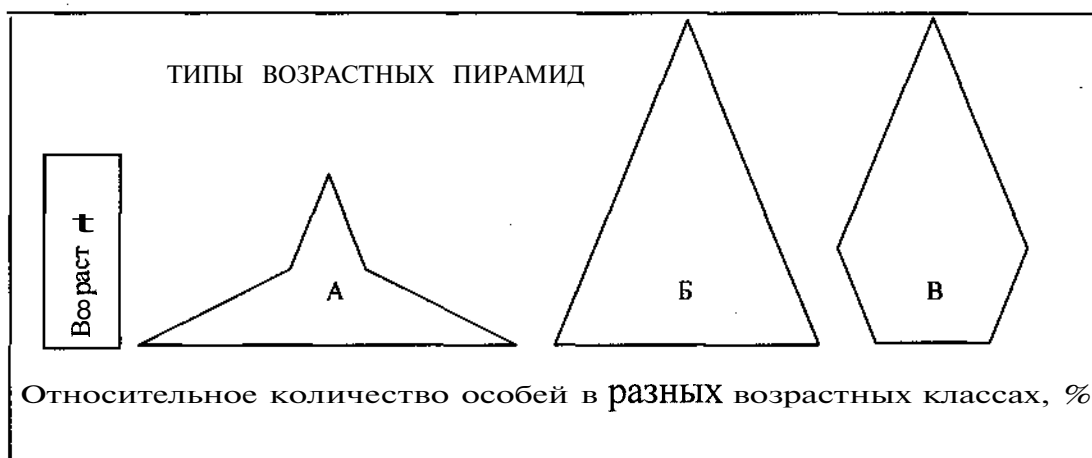


Рис. 12.1. Три типа возрастных пирамид, характеризующих популяции: А - высокой, Б- умеренной, В - малой численностью (в %) молодых особей

***Половая структура популяции** - соотношение полов (особей разного пола) в популяции тесно связана с возрастной структурой.

В связи с возрастом различают первичное, вторичное и третичное соотношение полов. Первичное соотношение полов определяется чисто генетическими механизмами, основывающимися на разнокачественности половых хромосом (X- и Y- хромосомы).

При теоретическом статистически равном соотношении полов в потомстве в момент оплодотворения фактически (под действием целого комплекса факторов) наблюдается смещение пропорции так, что вторичное соотношение полов отличается от генетически детерминированного. Третичное соотношение полов характеризует этот показатель среди взрослых животных и складывается в результате дифференцированной смертности самцов и самок в ходе онтогенеза.

В.Н. Большаков и Б.С. Кубанцев (1984) выделяют четыре типа динамики половой структуры:

- 1) неустойчивый половой состав популяции (у животных с коротким жизненным циклом);
- 2) с преимущественным преобладанием самцов на фоне колеблющегося полового состава (у животных не образующих крупных скоплений /хищные млекопитающие/);
- 3) с преимущественным преобладанием самок в третичной структуре на фоне примерно равного соотношения полов во вторичной структуре (копытные, ластоногие);
- 4) с относительным постоянством половой структуры при приблизительно одинаковом количестве самцов и самок (выхухоль, крот, бобр).

Таким образом, половая структура популяции лишь в самом обобщённом виде может быть представлена средним численным соотношением самцов и самок. Реально она характеризуется соотношением полов в различных возрастных группах и отражает не только интенсивность размножения, но и общий биологический потенциал популяции: ход численности, продукцию биомассы, уровень популяционных энергозатрат и др.

12.2. Репродуктивный потенциал и рост популяции

Естественный рост популяции (рис. 12.2) никогда не реализуется в форме экспоненциальной модели (рис. 12.3).

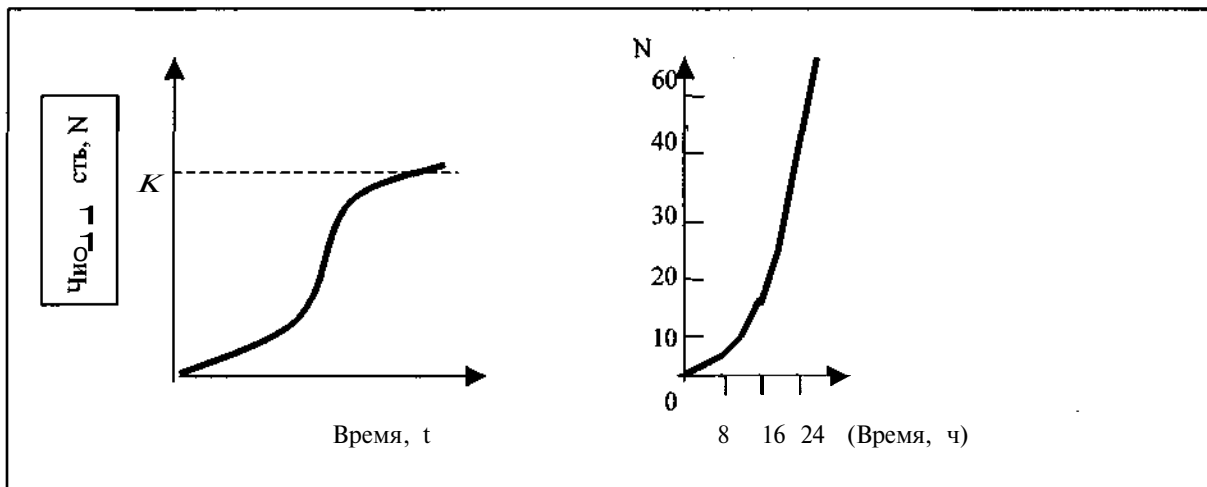


Рис. 12.2. Логистическая модель роста популяции (*S*-образная кривая)

Рис. 12.3. Экспоненциальная модель роста численности популяции одноклеточного организма, делящегося каждые 4 ч (по А.М. Гилярову, 1990) /арифм. шкала/

Наиболее близко естественный рост численности отражает логистическая модель роста популяции, в которой изменения численности во времени выражаются *S*-образной кривой, форма которой определяется зависимой от численности величиной соотношения рождаемости и смертности в условиях ограничения верхнего порога численности внешними условиями. Уравнение логистической кривой (динамика роста

численности популяции в промежуток времени t) выглядит следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = r_{max} N \left\{ \frac{K - N}{K} \right\},$$

где r_{max} - удельная скорость роста в условиях исходной (минимальной) численности; по мере увеличения удельной скорости роста значение «мгновенной» скорости роста (r) падает. N означает численность, а K - её предельную в данных условиях величину, отражающую экологическую «ёмкость угодий». Этот конечный уровень отражает уравнивание процессов рождаемости и смертности в соответствии с имеющимися пищевыми и иными ресурсами среды.

12.3. Динамика численности и популяционные циклы

Характер закономерных изменений численности видоспецифичен и в целом связан с особенностями биологии вида, его физиологии и места в естественных экосистемах. Для млекопитающих С.А. Северцов (1941, 1942) выявил семь типов динамики населения, связанных с такими видовыми особенностями, как продолжительность жизни, сроки полового созревания, число помётов в год и количество детёнышей в помёте, а также подверженность эпизоотиям и средняя степень истребления хищниками. В наиболее обобщённом виде (Н.П. Наумов, 1953) эта схема может быть представлена тремя фундаментальными типами динамики населения:

1) *Стабильный тип* характеризуется малой амплитудой и длительным периодом колебаний численности. Такой тип динамики свойствен крупным животным с большой продолжительностью жизни, низкой нормой естественной смертности, поздним наступлением половозрелости и низкой плодовитостью (имеющим эффективные механизмы адаптации к действию неблагоприятных факторов). Примером могут служить копытные млекопитающие (период колебания численности 10-20 лет), китообразные, ГОМИНИДЫ, крупные орлы, некоторые рептилии и др.

2) *Лабильный тип* динамики отличается закономерными колебаниями численности с периодом порядка 5-11 лет и более значительной амплитудой (численность меняется в десятки раз). Характерны сезонные изменения обилия, связанные с периодичностью размножения. Такой тип динамики характерен для животных разного, но, как правило, не крупного размера с более коротким сроком жизни (до 10-15 лет) и соответственно более ранним половым созреванием и более высокой плодовитостью, чем у представителей первого типа. Повышена и средневидовая норма гибели. К этому типу динамики из млекопитающих относятся крупные грызуны, зайцеобразные, некоторые хищные; таков же общий характер динамики

населения у многих птиц, рыб, насекомых с длинным циклом развития и некоторых других животных.

3) *Эфемерный тип* динамики отличается резко неустойчивой численностью с глубокими депрессиями, сменяющимися вспышками «массового размножения», при которых численность возрастает подчас в сотни раз. Перепады её от минимума до максимума осуществляются очень быстро (иногда в течение одного сезона); столь же быстро происходит спад численности, который в таком случае часто **называют** «крахом популяции». Общая длина цикла обычно составляет до 4-5 лет, в течение которых «пик» численности занимает чаще всего не более одного года; у некоторых животных (например, у мелких грызунов) на эти короткие циклы «накладываются» более продолжительные (10-11 лет, но часто такие «большие волны») более выражены охваченным вспышкой пространством, чем уровнем численности. Резко выражены сезонные колебания обилия особей. Такой тип характерен для короткоживущих (не более 3 лет) видов с несовершенными механизмами индивидуальной адаптации и соответственно с высокой нормой гибели. Это некрупные животные, отличающиеся большой плодовитостью. Наиболее характерен такой тип динамики для мелких грызунов и многих видов насекомых с коротким циклом развития, но встречается и в других группах животного мира.

Разработанная С.А. Северцовым схема хорошо показывает связь типа динамики численности с особенностями биологии отдельных видов и групп животных, наглядно демонстрируя, что изменения численности отражают интегральный эффект всех форм взаимодействия вида с абиотическими, биотическими и антропогенными факторами среды.

Разные типы динамики фактически отражают разные жизненные стратегии. Именно эта мысль лежит в основе концепции экологических стратегий, разработанной Р. Мак-Артуром и Э. Уилсоном (R. Mac Arthur, E. Wilson, 1967) и получившей широкое признание в современной экологии. Суть этой концепции сводится к тому, что успешное выживание и воспроизводство вида возможно либо путём совершенствования адаптированности организмов и их конкурентоспособности, либо путём интенсификации размножения, что компенсирует повышенную гибель особей и в критических ситуациях позволяет быстро восстановить численность. Аналогичные жизненные стратегии свойственны также и растениям (Л.Г. Раменский, 1938; Б.М. Миркин, 1985 и др.).

❖ ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ЗАКОНЫ

- Правило объединения в популяции.
- Принцип минимального размера популяций..
- Закон (правило) популяционного максимума Ю. Одум.
- Теория лимитов популяционной численности, или теория Х. Андерварты - Л. Бирча.

- Теория (принцип) биогеоценотической (экосистемной) регуляции численности популяции К. Фридерихса.
- Правило пищевой корреляции В. Уини - Эдвардса.
- Теория (принцип) Д. Лэка.
- Правило стрессогенного увеличения надпочечников Я. Кристиана.
- Теория общего адаптационного синдрома Г. Селье.
- Теория Дж. Кристиана - Д. Дейвиса.
- Правило сохранения видовой среды обитания.
- Правило колебаний (цикличности) численности.
- Правило максимума размеров колебаний плотности популяционного населения.
- Правило максимальной рождаемости (воспроизводства).
- Правило стабильности половозрастной структуры популяции.
- Принцип территориальности.
- Принцип скопления (агрегации) особей В. Олли.
- Правило топографического, или популяционного, кружева ареала.
- Принцип стабилизации экологической ниши, или принцип биоэкологической коэволюции
- Принцип, или теорема В. Людвига.
- Теория (принцип) А. Николсона. *Популяции суть стабильные системы, способные противостоять факторам внешней среды и контролировать (компенсировать) эти факторы изменением своей плотности населения/. Изменяя среду жизни популяций, человек должен ожидать компенсационных процессов. Не всегда они в его интересах.*

Контрольные вопросы:

- ✓ Сформулируйте определение возрастной структуры популяции
- ✓ Назовите и охарактеризуйте три типа возрастных пирамид
- ✓ Сформулируйте определение половой структуры популяции
- ✓ В чём проявляется динамика половой структуры популяции?
- ✓ Как оценивается и прогнозируется репродуктивный потенциал и рост популяции?
- ✓ Назовите и охарактеризуйте три фундаментальных типа динамики населения

ЧАСТЬ IV. БИОЦЕНОЛОГИЯ

Тема 13. Биоценоз как биологическая система

Биоценоз (от греч. bios- жизнь, koinos - общий) представляет собой эволюционно сложившуюся форму организации живого населения биосферы, многовидовую биологическую (экологическую) систему. В её состав входят представители различных таксонов, отличающиеся по своим экологическим и физиологическим свойствам и связанные по многим формам биологических отношений как между собой, так и с окружающей их неорганической средой. Именно эти связи как принципиальная характеристика многовидовых сообществ, определяющая их целостность и способность к самоподдержанию, подчёркивались уже первыми исследователями экосистемного уровня организации (К. Мёбиус, 1877; С. Фобс, 1887). Наиболее чётко учение об экосистеме сформулировано английским экологом А.Тенсли (A. Tensli, 1935).

Наиболее важные типы взаимоотношений видов в биоценозах - это пищевые /трофические/(питание одних видов другими, конкуренция за пищу и т.п.), пространственные (распределение в пространстве, конкуренция за место поселения, убежища и т.п.) и *средообразующие* (формирование определённой структуры биотопа, микроклимата и пр.).

Биоценоз можно определить как *исторически сложившиеся группировки живого населения биосферы, заселяющие общие места обитания, возникшие на основе биогенного круговорота и обеспечивающие его в конкретных природных условиях (Н.П. Наумов, 1963).*

Все сложные формы биоценологических отношений осуществляются в определённых условиях абиотической среды. Рельеф, климат, геологическое строение земной коры, гидрографическая сеть, гидрологические условия в водоёмах и многие другие факторы оказывают определяющее влияние на состав и биологические особенности видов, формирующих биоценоз, служат источником неорганических веществ, поступающих в круговорот, аккумулируют продукты жизнедеятельности.

Неорганическая среда - биотоп (от греч. bios - жизнь, topos - место) представляет собой необходимую составляющую биоценологической системы, обязательное условие её существования. Академиком В.Н. Сукачёвым (1942) создано учение о *биогеоценозе* как единстве биоценоза и его биотопа. Биогеоценоз пространственно определяется границами растительного сообщества - фитоценоза.

По определению В.Н. Сукачёва (1964) * **биогеоценоз** - это *«совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействия этих*

слагающих её **КОМПОНЕНТОВ** и определённый тип обмена веществами и энергией между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое единство, находящееся в постоянном движении, развитии» (рис.13.1).

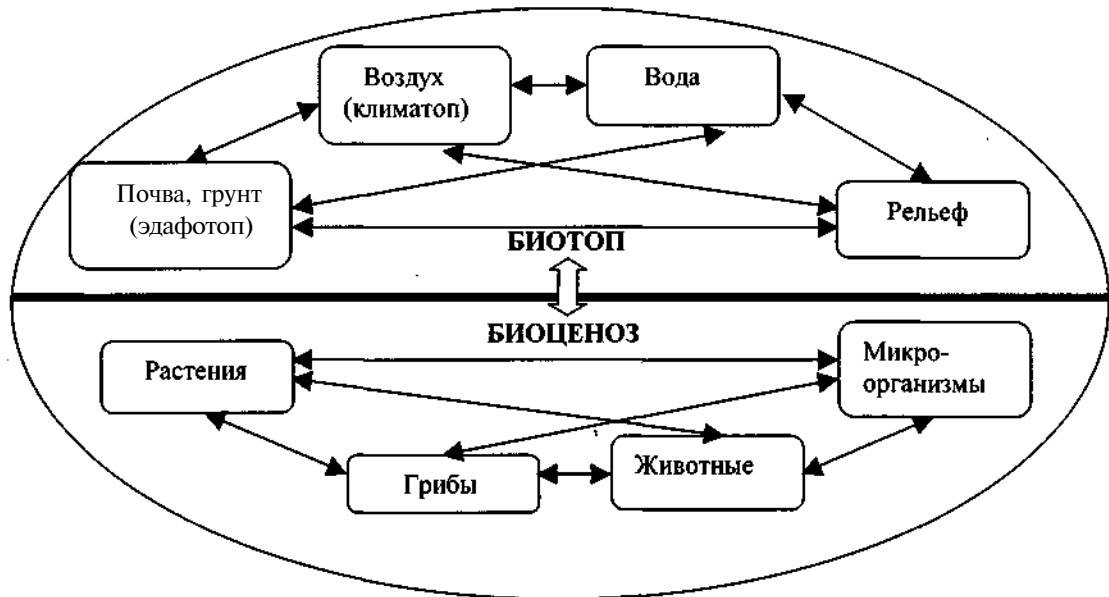


Рис. 13.1. Структура биогеоценоза (на основе схем В.Н. Сукачёва, 1964; Новикова, 1979)

Термины «биоценоз», «биогеоценоз» и «экосистема» близки по смыслу и практически означают одно и то же природное явление - надвидовой уровень организации биологических систем [8].

Целостность биоценозов поддерживается эволюционно сложившейся системой связей, прежде всего информационных. На уровне биоценоза постоянно функционируют два канала информации. Один из них обеспечивает устойчивое существование и репродукцию популяций конкретных видов; это система самоподдержания и развития видов, или *селфинг*. Второй канал связывает биоценоз, как целое, с его компонентами; это - *координации*, «принуждающие» популяции отдельных видов к выполнению специфических функций в составе целостной системы. На конфликте этих двух каналов информации строятся **регуляторные** механизмы, определяющие поддержание глобальных функций биоценоза (Э. Лежявичус, 1986).

13.1. Трофическая структура биоценозов

Основная функция биоценозов - поддержание круговорота веществ в биосфере - базируется на пищевых взаимоотношениях видов. Именно на этой основе органические вещества, синтезированные **автотрофными** организмами, претерпевают многократные химические трансформации и в конечном итоге возвращаются в среду в виде неорганических продуктов

жизнедеятельности, вновь вовлекаемых в круговорот. Поэтому, при всём многообразии видов, входящих в состав различных сообществ, каждый биоценоз с необходимостью включает представителей всех трёх принципиальных экологических групп организмов - *продуцентов, консументов и редуцентов*. Полночленность трофической структуры биоценозов - аксиома биоценологии.

В конкретных биоценозах продуценты, **КОНСУМЕНТЫ** и редуценты представлены популяциями многих видов, состав которых специфичен для каждого отдельного сообщества. Функционально же все виды распределяются на несколько групп в зависимости от их места в общей системе круговорота веществ и потока энергии. Равнозначные в этом смысле виды образуют определённый трофический уровень, а взаимоотношения между видами разных уровней - систему цепей и сетей питания в их конкретном выражении, включающем прямые и косвенные взаимоотношения составляющих их видов, формирует целостную трофическую структуру биоценоза.

Группа видов-продуцентов образует уровень *первичной продукции*, на котором утилизируется внешняя энергия и создаётся масса органического вещества. Первичные продуценты - основа трофической структуры и всего существования биоценоза. Составлен этот уровень растениями и **фотоавтотрофными** прокариотами; в особых случаях в качестве первичных продуцентов выступают бактерии-хемосинтетики.

Биомасса органического вещества, синтезированного автотрофами, определяется как первичная продукция, а скорость её формирования - биологическая продуктивность экосистемы. Продуктивность выражается количеством биомассы, синтезируемой за единицу времени (или энергетическим эквивалентом). Общая сумма биомассы рассматривается в этом случае как валовая продукция, а та её часть, которая определяет прирост, - как чистая продукция. Разница между валовой и чистой продукцией определяется затратами энергии на жизнедеятельность («затраты на дыхание»), **которые**, например, в умеренном климате могут составлять до 40-70% валовой продукции.

Накопленная в виде биомассы организмов-автотрофов чистая первичная продукция служит источником питания для представителей следующих трофических уровней. Потребители первичной продукции - консументы - образуют несколько (обычно не более 3-4) трофических уровней.

Переход биомассы с нижележащего трофического уровня на вышележащий связан с потерями вещества и энергии. В среднем считается, что лишь порядка 10% биомассы и связанной в ней энергии переходит с каждого уровня на следующий. В силу этого суммарная биомасса, продукция и энергия, а часто и численность особей прогрессивно уменьшается по мере восхождения по трофическим уровням. Эта закономер-

ность сформулирована Ч. Элтоном (Ch. Elton, 1927) в виде правила экологических пирамид (рис 13.2) и выступает как главный ограничитель длины пищевых цепей.

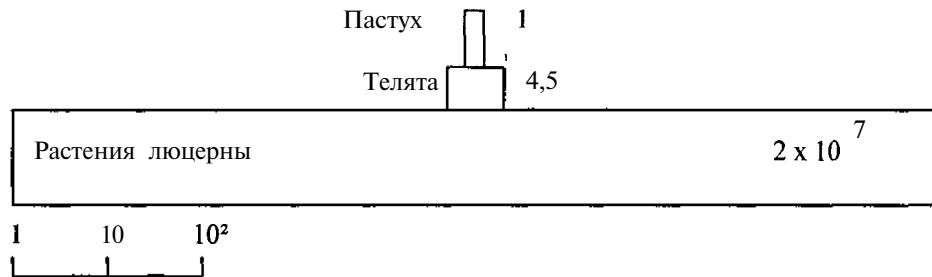


Рис. 13.2. Пример простой экологической пирамиды /пирамида чисел/ (по Ю. Одуму, 1975). Данные приведены в расчёте на 4 га за 1 год

Процессы, связанные с синтезом и трансформацией органического вещества в трофических сетях характеризуют собой так называемые *цепи выедания* или «*пастбищные цепи*». Процессы поэтапной деструкции и минерализации органических веществ (которые практически идут на всех трофических уровнях) обычно выводятся в отдельный блок трофической структуры, называемый *цепями разложения* (или **ДЕТРИТНЫМИ** цепями).

Наиболее активное участие в разложении мёртвого органического вещества принимают почвенные беспозвоночные животные (членистоногие, черви) и микроорганизмы. Процесс деструкции идёт последовательно, «волны» сапрофагов сменяют друг друга в соответствии с видоспецифичным типом питания.

13.2. Пространственная структура биоценозов

Видовые популяции в составе биоценоза закономерно располагаются не только по площади, но и **ПО** вертикали в соответствии с биологическими особенностями каждого вида. Благодаря этому экосистема всегда занимает определённое трёхмерное пространство; соответственно и межвидовые взаимоотношения имеют не только функциональную, но и пространственную направленность.

В наземных экосистемах основной фактор, создающий вертикальную структуру, имеет биологическую природу и связан с расчленением растительных сообществ по высоте. Особенно чётко это выражено в лесных фитоценозах, вертикальная структура которых выражена в виде *ярусности*. Верхний ярус (ярус) представлен древесными породами, далее следуют ярусы кустарников, кустарничков, травянистых растений и наземный моховой покров.

С позиции биогеоценологии ярус – сложная материально-энергетическая система, на базе которой дифференцируется ряд элементарных вертикальных слагаемых (Н.В. Дылис и др., 1964).

Вертикальная структура наземных экосистем тесно связана с их функциональной активностью: пастбищные цепи концентрируются преимущественно в наземной части биоценозов, а цепи разложения – в подземной их части.

Горизонтальная структура биоценозов выражена их *мозаичностью* и реализуется в виде неравномерного распределения популяций отдельных видов по площади. Это определяется, с одной стороны, особенностями биотопов – неодинаковость почвенно-грунтовых условий, микроклимата и т.п., - а с другой – взаимоотношениями отдельных видов как внутри их популяций, так и между собой. На этой основе формируются разного рода группировки, в которых видовые популяции связаны между собой более тесными функциональными отношениями, чем с остальной частью биоценоза. В наземных биоценозах наиболее функционально значимы *консорции* (от лат. Consortium - сообщество) – группировки видов-автотрофов и гетеротрофов, возникающие на основе тесных пространственных и трофических связей. Характерным для таких группировок является то обстоятельство, что они обычно формируются на основе особей одного вида, обладающего средообразующим действием. Основой консорции может быть, например, сосна со всеми связанными с ней видами микроорганизмов, микоризных грибов, лишайников, насекомых, птиц и т.д. Детерминантом консорции может оказаться и гетеротрофный организм («биоценоз» норы песчанки, «паразитоценоз» – комплекс паразитов, использующих одного хозяина) . По биологической роли в консорциях различаются детерминанты и собственно консорты, связанные с конкретной особью вида-детерминанта; выделяются также «суперконсорты», связанные с популяцией детерминанта.

Внутри фитоценозов выделяются элементарные группировки - *парцеллы*, которые можно рассматривать как комплексные части биогеоценоза, отличающиеся друг от друга как радиальным (горизонтальным) сложением элементов, так и спецификой радиально направленного материально-энергетического обмена.

13.3. Экологические ниши

Длительное существование в составе единого многовидового сообщества привело к эволюционному становлению такой системы взаимоотношений, при которой *каждый вид пространственно и функционально занимает определённое положение в составе биоценоза. Это положение рассматривается как экологическая ниша вида.*

Первым это понятие сформулировал Дж. Хатчинсон (G. Hutchinson, 1957), который представлял экологическую нишу как всю сумму связей организмов данного вида с абиотическими условиями среды и с другими

видами живых организмов. Объём многомерного пространства, соответствующего требованиям вида к среде, он назвал *фундаментальной нишей*, а реальное положение видовой популяции в конкретной экосистеме – *реализованной нишей*.

Ю.Одум вкладывает в понятие ниши тройственный смысл: физическое пространство, занимаемое видовой популяцией, место вида в системе градиентов внешних факторов и его функциональная роль в экосистеме. Следовательно, «экологическая ниша некоторого организма зависит не только от того, где он живёт, но и от того, что он делает (как он преобразует энергию, каково его поведение, **КАК** он реагирует на физическую и биологическую среду) и как он ограничен другими видами» (Е. Odum, 1975).

Жизнь в определённых условиях создаёт в процессе эволюции комплекс видовых приспособлений, обеспечивающих успешное выживание и воспроизведение в данной экологической нише. В этом случае говорят о *жизненных формах* различных видов. Жизненные формы организмов, занимающих одинаковые экологические ниши, могут быть причиной морфологического сходства представителей таксономически неродственных видов. Классический пример такого сходства «ихтиозавр – тунец – дельфин» объединяет быстро плавающих обитателей водных пространств. Жизненная форма животного-землероя сближает, например, крота, слепыша и даже насекомое медведку.

Известно явление *экологического варианта*, выражающееся в том, что в различных экосистемах аналогичные экологические ниши могут быть заняты разными видами. Это явление может иметь географический масштаб, но может проявляться и на уровне различных биоценозов. Так, разные виды дятлов часто занимают сходные экологические ниши в разных типах леса.

Контрольные вопросы:

- ✓ Сформулируйте определение биоценоза
- ✓ Как соотносятся между собой понятия биогеоценоз и экосистема?
- ✓ Какова основная функция биоценозов и каковы механизмы её осуществления?
- ✓ Раскройте суть понятия «трофическая структура биоценоза»
- ✓ Каковы принципы построения экологических пирамид?
- ✓ Как различаются между собой «пастбищные цепи» и цепи разложения?
- ✓ Представьте пространственную структуру биоценозов у животных и растений
- ✓ Что означает выражение «экологическая ниша»?

Тема 14. Основные формы межвидовых связей в экосистемах

Межвидовые отношения в конкретных биоценозах реализуются через сложные формы взаимодействия популяций разных видов. В основе их лежат трофические связи, обеспечивающие осуществление биологического круговорота как генеральной функции экосистем.

В общей форме говорят о межвидовых отношениях типа *антибиоза*, *нейтрализма* и *симбиоза*.

Антибиоз - крайнее выражение конкурентных отношений, при котором какой-либо вид полностью препятствует возможности поселения особей других видов в пределах определённой зоны влияния. Антибиоз поддерживается главным образом химическим воздействием на потенциальных конкурентов и в наиболее полном виде свойствен ряду видов грибов и прокариот.

Нейтрализм - тип отношений между видами, при котором они не формируют сколько-нибудь значимых форм прямых взаимодействий.

Симбиоз (от греч. symbiosis- совместная жизнь) - система отношений, при которой формируются тесные функциональные взаимодействия, выгодные для обоих видов (*мутуализм*, от лат. *mutuus* - взаимный), или только для одного из них (*комменсализм*, от лат. *com* - вместе, *mensa* - трапеза). Пример мутуализма - растительноядные животные с кишечными бактериями. Пример комменсализма - рыбы-прилипалы, перемещающиеся в пространстве, прикрепившись к телу акулы и питающиеся остатками её пищи.

Комменсализм часто проявляется наряду с обитанием в общих убежищах (*синойкия*). Примером синойкии могут быть «сообитатели» нор грызунов. В норах большой песчанки *Rhombomys opimus*, например, зарегистрировано 212 видов «квартирантов»: млекопитающие, птицы, рептилии, амфибии, моллюски, насекомые, клещи, черви и др.

14.1. Взаимоотношения видов смежных трофических уровней

Взаимоотношения растений и животных. Хорошо известна функция распространения семян животными-фитофагами.

Формирование плодов, привлекательных для животных, также есть выражение приспособления к зоохории. Плодоядные животные не специализированы на переваривании семян и потому способствуют их эффективному расселению. Всхожесть семян борщевика (*Heracleum laciniatum*) после прохождения их через кишечник медведя гризли значительно повышается. Это явление характерно и для многих других видов животных и растений.

Обладающие цепляющимися шипами семена растений распространяются, прикрепляясь к частям тела животных.

Известны коадаптации, выражающиеся в соответствии строения ротового аппарата насекомых морфологическим особенностям цветков

опыляемых ими видов растений. Характерна синхронизация биологических циклов растений и их опылителей.

Перекрёстное оплодотворение и распространение семян, осуществляемые животными, столь эффективны, что среди растений появились виды-имитаторы. Известно, например, что споры некоторых грибов (*Phallus* и др.) выделяются вместе со слизью, имеющей характерный гнилостный запах. Тем самым привлекаются мухи, к лапкам которых прилипают споры грибов.

Сложные формы взаимозависимости растений и животных образовались и на основе прямых трофических связей. Предотвращению (ограничению) выедания животными служат образование твёрдой коры, шипов и колючек, химических выделений и т.п. у растений.

Большое значение имеют средообразующие функции различных видов, адаптации у растений к вытаптыванию копытными животными.

Взаимоотношения хищников (зоофагов) и их жертв, паразитов и их хозяев сопровождаются широким спектром взаимных адаптации (поведенческих, морфологических, физиологических и др.), направленных на поддержание динамического равновесия в биоценозах.

14.2. Конкуренция

Конкуренция возникает в тех случаях, когда два (или больше) вида используют одни и те же ресурсы (пища, пространство, убежища и т.д.). Итог - вытеснение одного конкурента другим (правило конкурентного исключения).

Конкурентные взаимодействия оказывают существенное влияние на структуру биоценозов. На основе конкуренции формируется социальная иерархия видов в составе сообщества с выделением доминирующих и второстепенных форм, определяется размещение видов по вариантам местообитаний и уровень их численности (биомассы). Длительное сосуществование биологически сходных видов способствует их специализации, сужению и расхождению видовых экологических ниш, а в эволюционных масштабах времени выступает как одна из движущих сил видообразования.

* ЗАКОНЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ БИОЦЕНОЗОВ И СООБЩЕСТВ

Энергетика, потоки веществ, продуктивность и надёжность сообществ и биоценозов:

- Закон пирамиды энергий, или закон (правило) 10% Р. Линдемана
- Правило биологического усиления
- Правило "метаболизм и размеры особей", или правило Ю. Одум
- Закон удельной продуктивности
- Правило (принцип) экологического дублирования
- Принцип (правило) эквивалентности В. Тишлера
- Принцип подвижного равновесия А.А. Еленкина

- Принцип продуктивной оптимизации Г. Реммерта
- Принцип стабильности
- Правило биоценотической надёжности

Структура и видовой состав биоценозов и сообществ:

- Принцип (правило) разнообразия условий биотопа А. Тинемана
- Принцип отклонения условий существования от нормы А. Тинемана
- Принцип плотной упаковки Р. Макартура
- Правило обязательности заполнения экологических ниш./Пустующая экологическая ниша всегда и обязательно бывает естественно заполнена
- Правило экотона, или краевого эффекта

Биоценотические связи и управление:

- Правило относительной внутренней непротиворечивости (Н.Ф. Реймерса)
- Принцип коэволюции, или сопряжённой эволюции П.Эрлиха - П.Равена

Контрольные вопросы:

- ✓ Как соотносятся между собой понятия антибиоз, нейтрализм и симбиоз?
- ✓ Приведите примеры взаимодействия организмов смежных трофических уровней (растения - животные; хищники - жертвы; паразиты - хозяева)
- ✓ Какова роль конкурентных взаимоотношений в биоценозах?

Тема 15. Динамика экосистем

15.1. Суточные и сезонные аспекты экосистем

При закономерных ритмичных изменениях в масштабах суток не происходит принципиальных перестроек видового состава и основных форм взаимоотношений в биоценотической системе. Поэтому обычно говорят не о суточной динамике, а о суточных аспектах биоценоза. Так, видовой комплекс организмов с дневной активностью отличается от набора ночных видов того же биоценоза.

Суточные аспекты биоценоза отражают их «нишевую» структуру. Разделение периодов активности во времени снижает уровень прямой конкуренции (интерференции) и таким образом открывает возможность сосуществования видов со сходными биологическими требованиями. Эксплуатационная конкуренция при этом в принципе сохраняется, но отличия во времени активности с неизбежностью влекут за собой некоторый «сдвиг» в пищевых спектрах, а стало быть, ослабление конкурентных связей в этом аспекте. В целом расхождение в суточной активности

приводит к усложнению биоценоза, повышению биологического разнообразия и более полному использованию ресурсов среды.

Сезонные изменения затрагивают более фундаментальные характеристики экосистем. В первую очередь это касается видового состава биоценозов. В неблагоприятные сезоны года ряд видов мигрируют в районы с лучшими условиями существования. Оседлые виды составляют основное ядро биоценоза, тогда как сезонные определяют его облик а также характер биоценологических связей в отдельные периоды.

Некоторые виды отличаются «пульсирующим» характером сезонной активности. Они переносят неблагоприятные периоды в состоянии заторможенной жизнедеятельности (диапауза насекомых, оцепенение **ПОЙКИЛОТЕРМНЫХ** и спячка **ГОМОЙОТЕРМНЫХ** животных, инцистирование простейших и т.п.).

Растительные сообщества также меняются по сезонам как структурно (листопад, выпадение однолетников, засыхание травянистой растительности), так и функционально (изменение интенсивности фотосинтеза, накопления биомассы и пр.).

Во всех случаях уменьшение числа активных видов влечёт за собой снижение общего уровня биогенного круговорота веществ. Таким образом, такой «формальный» параметр, как число видов, оказывается важным фактором регуляции биосферных процессов.

Сезонные аспекты биоценозов лучше всего выражены в ландшафтно-климатических зонах, отличающихся резкими изменениями физических параметров среды летом и зимой (тундра). В тропиках сезонность функционирования биоценозов выражена не столь ритмично.

Сезонные биологические процессы в водной среде связаны с гидрологическими сезонами.

Таким образом, суточные и сезонные аспекты биоценозов не затрагивают принципиальных их параметров.

15.2. Экологические сукцессии

**Развитие биоценозов, при котором имеет место замещение во времени одного сообщества другим, называют ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ сукцессией (от лат. *successio* - преемственность).* В большинстве случаев процессы сукцессии занимают временные промежутки, измеряемые годами и десятилетиями, хотя в отдельных случаях смены следуют с большой скоростью (например, во временных водоёмах).

Наиболее существенный вклад в разработку концепции сукцессии сделали американские ботаники Коулес (H. Coules, 1899) и особенно Клементе (F. Clements, 1904, 1916).

Согласно Ф. Клементсу, сукцессия, как ответная реакция (адаптивный ответ на экосистемном уровне) на изменение внешних климатических условий среды, протекает в виде смены последовательного ряда сообществ и завершается формированием сообщества, наиболее адаптированного к

комплексу климатических условий. Такое конечное сообщество автор концепции называл «*климакс-формацией*» (или просто *климакс*).

Смены растительности, начинающиеся от разных сообществ и заканчивающиеся климаксом, называют *сукцессионными сериями*. Сукцессионные серии в зависимости от условий влажности делят на *гидросерии* (исходными являются сообщества влажных местообитаний) и *ксеросерии* (начинаются от сухих сообществ). Процесс сукцессии меняет их на ассоциации промежуточных по влажности местообитаний (мезосерии), которые существуют в динамическом равновесии с региональным климатом.

В настоящее время принято считать, что климакс, в свою очередь, является тоже лишь временным состоянием в масштабах и рамках вековых изменений климата и других свойств среды, в процессе которых имеют место «крупномасштабные» изменения экосистем.

Сукцессии могут иметь не только прогрессивный, но и регрессивный характер (обеднение и упрощение сообществ /например, под действием антропогенных факторов/).

Смены сообществ могут происходить под влиянием таких абиотических факторов, как изменение рельефа, ПЧВЫ, гидрологического режима, а также различных биотических факторов (одни виды организмов своей жизнедеятельностью подготавливают условия для других видов, т.е. для нового этапа сукцессии). В соответствии с этим различают сукцессии *экзоэкогенетические* /или *аллогенные*/ (т.е. вызванные внешними, абиотическими факторами) и *эндоэкогенетические* /автогенные/ (вызванные изменением структуры и системы связей в существующих сообществах).

По общему характеру сукцессии подразделяются на первичные и вторичные. *Первичные сукцессии* начинаются на субстрате, не изменённом деятельностью живых организмов. *Вторичные сукцессии* развиваются на субстрате, первоначально изменённом деятельностью комплекса живых организмов.

Вековые смены экосистем характеризуют собой фундаментальные крупномасштабные формы динамики биоценозов. Сукцессии такого масштаба охватывали целые геологические периоды и осуществлялись как смены типов сообществ в связи с изменениями климата, рельефа и других свойств поверхности Земли; они отражают историю развития биосферы.

❖ ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ

- Принцип сукцессионного замещения.
- Теория мозаичного климакса.
- Закон последовательности прохождения фаз развития.

- Закон **сукцессионного** замедления.
- Правило максимума энергии поддержания зрелой экосистемы, или правило Г. Одум и Р. Пинкертонна..
- Принцип "нулевого максимума", или минимизации прироста в зрелой экосистеме.
- Принцип "сукцессионного очищения", или стабилизации и минимизации видового состава климакса.
- Правило увеличения замкнутости биогеохимического круговорота вещества в ходе сукцессии.
- Закон эволюционно-экологической необратимости.

Контрольные вопросы:

- ✓ В чём заключается адаптивный «смысл» суточных и сезонных аспектов биоценозов?
- ✓ Дайте определение экологической сукцессии

Тема 16. Человек и биосфера

16.1. Технологические формы воздействия человека на биосферу

Катастрофические результаты влияния человека на природу впервые были восприняты через список истреблённых человеком видов растений и животных. Масштабы такого влияния впечатляющи: только за историческое время зарегистрировано исчезновение более 100 видов крупных млекопитающих и примерно такое же количество видов и подвидов птиц.

Уже в палеолите древний человек, владевший оружием, начал оказывать влияние на численность животных. Примерно сто тысяч лет назад видимо не без участия человека в Европе исчезли лесные слоны и носороги; позднее та же участь постигла мамонта, шерстистого носорога, гигантского оленя. Около одной тысячи лет назад древними полинезийцами истреблены огромные птицы моа (*Dinornis*) в Новой Зеландии.

Начиная с 1600 г. процесс истребления млекопитающих и птиц начинает документироваться (странствующий голубь, стеллерова корова, американский бизон, туранский тигр и т.д. и т.п.). Установлена интенсификация этого процесса в последние три столетия (особенно с началом промышленной революции). Главные причины уничтожения птиц и млекопитающих - неумеренная охота и борьба с вредителями. При этих формах вымирание видов шло через нарушение механизмов воспроизводства популяций из-за резкого снижения их численности и плотности населения. Однако не меньшее число видов исчезло с лица земли по

экологическим причинам, таким, как коренное изменение свойственных виду биотопов, нарушение биоценологических связей в виде появления новых хищников, возбудителей болезней и т.п.

Проблема переэксплуатации не менее важна и в водной среде. Перепромысел не только снижает численность промысловых видов гидробионтов, но и оказывает влияние на структуру и воспроизводительные способности их популяций. В частности, омоложение популяций ведёт к уменьшению средних размеров животных, т.е. сказывается на дальнейшей эффективности промысла. Крайнее выражение перепромысла - исчезновение вида и замена его в водных сообществах другими, менее ценными для человека (пример: смена сельди мойвой в Баренцевом море; смена морского окуня минтаем в северной части Тихого океана).

Не менее разрушительной деятельность человека оказалась по отношению к растительности. С давних пор во всех странах мира шла неумеренная вырубка лесов, вначале связанная с развитием примитивного подсечного сельского хозяйства, а позднее - главным образом ради получения древесины. В результате многие страны (например, Греция и некоторые другие средиземноморские государства) практически лишились леса, поскольку восстановление его не происходило из-за деятельности коз и других домашних животных. В России с конца XVII в. до 1914 г. лесистость снизилась с 51 до 33%. В настоящее время центр хищнического истребления лесов переместился в Центральную Америку, Индонезию и некоторые другие страны, ещё богатые ненарушенными лесами.

Дождевые тропические леса - самые богатые экосистемы на планете: занимая всего 8% площади, они дают приют почти половине ныне живущих видов животных. Экосистема эта отличается как богатством видов, так и полнотой круговорота: быстрая оборачиваемость биогенных элементов ведёт к тому, что они почти не накапливаются. Сведение этих уникальных лесов идёт со скоростью 71 - 91 тыс. км²/год, а в странах Амазонии - до 100 км²/год. В ближайшие годы эти леса могут быть уничтожены полностью на Филиппинах, в Малайзии, западной Африке; ненамного лучше обстоит дело в ряде стран Центральной Америки и Индонезии.

Замещение вырубленных лесов осуществляется посадками ценных в техническом отношении древесных пород. Таким путём эволюционно-сложившаяся устойчивая экосистема сменяется на **ОДНОВИДОВЫЕ** насаждения с соответственно упрощенной структурой. Это определяет их малую устойчивость к неблагоприятным влияниям, повышенную вероятность вспышек вредителей и т.п. Так происходит при современном промышленном освоении лесов. А между тем местное население, по многим линиям связанное с лесами, веками вырабатывало более рациональное к ним отношение. Так, индейцы бассейна Амазонки владеют эффективными приёмами лесопользования. Хорошо зная местные почвы, они не только

поддерживают эффективное земледелие, но и проводят лесопосадки, разумно подбирая подходящие породы. Таким путём они создают очаги леса в саванне, в известной мере компенсируя вырубку лесных массивов (D. Posey, 1989).

Антропогенное загрязнение биосферы, наряду с разрушением и истощением природных ресурсов, является глобальной экологической проблемой. Множество синтезированных человеком веществ несовместимы с жизнью; вовлекаясь через пищевые цепи в биогеохимические циклы, они блокируют обменные процессы, вызывают повреждения эволюционно сложившегося генного аппарата организмов, размыкают циклы и, в конечном счёте, выводя из равновесия экосистемы, приводят к опасной перестройке биосферы.

Биологическое самоочищение водоёмов и формирование качества **ВОДЫ** (А.С.Константинов, 1979) может быть использовано человеком в природоохранных целях (технологиях). Поступающая с водосборной площади органика (при умеренном её количестве) не накапливается в водоёме, минерализуясь в процессе дыхания. Различные загрязняющие вещества вовлекаются в метаболизм, и в результате их биологического разрушения происходит детоксикация среды. **Гидробионты-фильтраторы** и **седиментаторы** осветляют воду, осажая взвесь на дно и способствуя захоронению вредных веществ в грунте, т.е. удалению из экосистемы. Выделение автотрофами кислорода и поглощение углекислого газа обеспечивает поддержание оптимального газового режима водоёма. Большое значение имеет **ВОДОДВИГАТЕЛЬНАЯ** функция гидробионтов. Усиление турбулентного движения воды одновременно ускоряет многие процессы биологического самоочищения, способствуя повышению уровня метаболизма гидробионтов (отток катаболитов, приток анаболитов), поступлению ферментов из функционирующих и мёртвых организмов (экстракция). Обогащение воды некоторыми метаболитами гидробионтов имеет первостепенное значение для улучшения её питьевых качеств и условий существования многих представителей населения водоёмов.

16.2. Экологические формы воздействия человека на биосферу

Наряду с прямым влиянием человечество оказывает и ряд косвенных воздействий на состав и условия существования природных сообществ. Развитие транспорта и связи, гидростроительство и мелиорация, изменение ландшафтов в связи с созданием городов и введением методов индустриального сельского хозяйства - всё это независимо от желания человека коренным образом изменило условия существования окружающих его экосистем и отдельных видов.

Развитие транспорта способствует быстрому переселению животных и растений за пределы их естественных ареалов (расселение насекомых - вредителей, крыс, сорных растений и т.п.). Нередко **ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ** дают вспышки численности в новых условиях. Причины подобных «демографи-

ческих взрывов» заключаются в том, что виды, нашедшие благоприятные условия в новых местах, на первых порах ещё не входят в состав биоценоза и не испытывают контролирующее воздействие специфических паразитов, возбудителей болезней, хищников (на стадии невысокой численности) и т.п. С течением времени непомерные всплески численности обычно в той или иной степени купируются: вид входит в состав биоценологических связей, и его обилие устанавливается в зависимости от взаимодействия с популяциями других видов в системе биотического контроля. Однако нередко такой вид становится доминирующим в сообществе. В любом варианте последствия внедрения новых видов сказываются на структуре сообществ.

Стихийная, экологически непродуманная искусственная акклиматизация (интродукция) различных биологических видов нередко приводит к отрицательным последствиям. Пример: завоз с 1850 г. в Америку домовых воробьёв (*Passer domesticus*), ставших бичом сельского хозяйства из-за уничтожения ими значительной доли урожая зерновых и плодово-ягодных культур.

Вид-интродуцент может оказаться более сильным конкурентом, чем местные виды, и способствовать их вытеснению. Так, завезённые европейцами в середине XIX в. в Австралию кролики, размножившись, превратились в серьёзных пастбищных конкурентов домашнего скота. В России неудачей закончилась попытка акклиматизировать американскую норку (*Mustella vison*): размножившись, она активно вытесняет местный (кстати, более ценный в хозяйственном отношении) вид - норку европейскую (*M. lutreola*).

Масштабы акклиматизации - как направленной, так и **неумышленной** - весьма велики. В США, например, известно около 200 тыс. вселившихся видов и разновидностей растений изо всех частей света.

Гидротехническое строительство приводит к катастрофической перестройке структуры экосистем. Сооружение в 1970 г. Асуанской плотины в низовьях Нила нарушило в этом важном центре сельского хозяйства естественный гидрологический режим региона, процесс паводкового обновления плодородного ила, промывки солей и орошения полей.

Антропогенное изменение ландшафтов в современных условиях представляет собой наиболее мощный и постоянный фактор, оказывающий влияние на видовой состав, структуру и экологические связи в экосистемах. В схеме можно говорить о следующих главных направлениях этого процесса:

1. Происходит обеднение видового состава и упрощение биоценологических связей в экосистеме (это характерно для **агроэкосистем** и **лесохозяйственных** насаждений); упрощение почти всегда связано со снижением устойчивости систем как к внешним воздействиям, так и к нарушениям динамического равновесия внутрисистемных взаимосвязей.

2. Рост мозаичности ведёт к увеличению биологического разнообразия и усложняет связи в биоценозе; это повышает устойчивость антропогенных биоценозов такого типа.

3. Антропогенные «культурные» ландшафты всегда в чём-то несут черты, свойственные каким-либо естественным. Это определяет их пригодность и привлекательность для организмов определённых жизненных форм. На этом строится формирование биотических комплексов антропогенных экосистем.

Вместе взятые, эти свойства антропогенно изменённых ландшафтов определяют дифференцированную реакцию живых организмов на новые условия и лежат в основе антропогенных сукцессии преобразуемых человеком экосистем.

Рассмотренные закономерности подсказывают пути преодоления неблагоприятных последствий антропогенного упрощения экосистем. Этот путь - в формировании разнообразия.

16.3. Деятельность человека как фактор эволюции

Приспособления к обитанию в изменённых человеком ландшафтах не ограничиваются лабильными компенсационными реакциями на уровне отдельных организмов. Устойчивое внедрение в антропогенные экосистемы всегда связано с закреплением приспособительных свойств в процессе естественного отбора. Иными словами, это явление уже не только экологическое, но и эволюционное, по масштабам соответствующее микроэволюционным процессам. В наиболее полном виде результатом его оказывается образование новых видов, специфически приспособленных к новым условиям существования.

Синантропизация фауны (приспособление организмов к обитанию вблизи человека) - наиболее общая закономерность биоценотического ответа на антропогенные преобразования ландшафтов. Примеры видов-**синантропов**: серая ворона, сизый голубь, домовый воробей, домовая мышь, серая крыса (пасюк) и др.

Известно явление «индустриального **меланизма**» у насекомых (впервые выявлено в Англии в середине XX в. берёзовой пяденицы *Biston betularia*).

Классическим примером может также служить эволюционно обусловленная приспособительная реакция сорного растения - **субальпийского** горного подвида погремка *Alectorolophus major montanus*, **давшего** несколько форм, циклы размножения которых в местах расположения сенокосных угодий синхронизировались с учётом сроков **заготовки** сена человеком, в других случаях (на полях) плодоношение наступало одновременно с рожью, причём произошла и морфологическая подгонка семян под зёрна злаков.

Примеры быстрой эволюции, связанной с выработкой эффективных приспособлений к антропогенным воздействиям, неоднократно

регистрировались у видов, испытывающих особенно сильное давление со стороны человека. Известно, например, быстрое становление штаммов различных микроорганизмов и вирусов, устойчивых к антибиотикам. Эффективность этого процесса определяется генетическими механизмами и повышенными темпами смены поколений.

На такой же генетической основе базируется почти столь же быстрое «привыкание» ряда видов членистоногих к действию ДДТ и других пестицидов. По существу, уже начиная борьбу с вредителями, человек «запускает» механизмы естественного отбора на выживание резистентных к данным препаратам форм.

Под влиянием антропогенного воздействия эволюционируют не только отдельные виды, но и целые биоценотические комплексы.

Искусственно снижая видовое разнообразие экосистем, упрощая их структуру, поддерживая искусственные системы на стадии максимальной продуктивности, человек неизбежно должен взять на себя те общебиоценотические функции, **КОТОРЫЕ** при этом нарушаются. Только в этом случае возможно совмещение интересов человека в виде устойчивого получения высокой продуктивности с «интересами» сообщества в виде поддержания законченных циклов круговорота.

* **ЗАКОНЫ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕК - ПРИРОДА**

Скорость роста человеческих популяций в настоящее время носит аномальный характер. Специалисты показывают, что общая численность людей превышает допустимую от 3 до 10 раз (по критерию качества жизни, в том числе по состоянию среды обитания). Перейдя от собирательства и первобытной охоты к пастбищно-кочевому скотоводству и подсечно-огневому земледелию, а впоследствии к пастбищно-стойловому скотоводству и использованию рабочего скота, человек преодолел энергетические рамки своего популяционного роста. Значительный рост энергопотребления при резком **удельном сокращении** площади эксплуатации энергоресурсов способствовал развитию общественных отношений, дифференциации хозяйственных функций и социо-культурному развитию.

- Правило исторического роста продукции.
- Закон бумеранга, или закон обратной связи взаимодействия человек - биосфера П. Дансеро (четвёртый закон Б. Коммонера).
- Закон незаменимости биосферы.
- Закон обратимости биосферы П. Дансеро.
- Закон необратимости взаимодействия человек-биосфера П. Дансеро.
- Правило меры преобразования природных систем.
- Закон убывающей отдачи А. Тюрго - Т. Мальтуса.
- Правило демографического (**техничко** - социально -экономического) насыщения.
- Правило ускорения исторического развития.

* **ЗАКОНЫ СОЦИАЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ:**

- Правило социально-экологического равновесия.
- Принцип культурного управления развитием.
- Правило социально-экологического замещения.
- Закон исторической (социально-экологической) необратимости.
- Закон ноосферы В.И. Вернадского (1944)./Биосфера неизбежно превратится в ноосферу, т.е. в сферу, где разум человека будет играть доминирующую роль в развитии системы человек - природа/. Только предельная гуманизация общества, относительно бесконфликтное его включение в систему биосферы, основанные на использовании только прироста ресурсов, может спасти человечество. Управлять люди будут не природой, а, прежде всего собой. И в этом смысл закона ноосферы.

Контрольные вопросы:

- ✓ Назовите основные антропогенные факторы, существенно влияющие на биосферу
- ✓ Какова динамика сокращения видового биологического разнообразия планеты?
- ✓ Какова динамика сокращения площади естественных лесов планеты?
- ✓ Каково влияние антропогенных токсикантов на живые организмы?
- ✓ Охарактеризуйте искусственную интродукцию организмов как форму биологического загрязнения окружающей среды
- ✓ Представьте деятельность человека как эволюционного фактора
- ✓ Каковы перспективы развития природоохранных биотехнологий?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сохранение биологического разнообразия означает сохранение регулирующих механизмов природы, обеспечивающих бесперебойное функционирование экосистем и поддержание устойчивого уровня биологической продукции, регуляции физико-химических свойств биосферы, формирования и регулирования климата и других условий существования жизни на планете.

В России разработка фундаментальных экологических проблем базируется на учении В.И. Вернадского о биосфере и концепции В.Н. Сукачёва о биогеоценозе как системе, на уровне которой реализуются процессы биологического круговорота. По современным представлениям устойчивое поддержание глобального круговорота основывается на трёх генеральных свойствах жизни: её разнокачественности, её системности и гомеостазировании функций на разных уровнях биологических систем.

БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МИНИМУМ

извлечение из Примерной программы дисциплины «Экология»
для направлений 550000 - Технические науки

1. Взаимодействие организма и среды

- 1.1. **Фундаментальные** свойства живых систем.
- 1.2. **Уровни** биологической организации.
- 1.3. **Организм** как дискретная самовоспроизводящаяся открытая система, связанная со средой обменом веществ, энергии и информации.
- 1.4. Разнообразие организмов.
- 1.5. **Источники** энергии для организмов. Автотрофы и гетеротрофы.
- 1.6. **Фотосинтез** и дыхание: кислород атмосферы как продукт фотосинтеза. Основные группы **фотосинтезирующих** организмов (планктонные цианобактерии и водоросли в морях и высшие растения на суше).
- 1.7. Хемосинтез, жизнь в анаэробных условиях.
- 1.8. **Основные** группы гетеротрофов (бактерии, грибы, животные).
- 1.9. Трофические отношения между организмами: продуценты, консументы и редуценты.
- 1.10. Гомеостаз (сохранение постоянства внутренней среды организма); принципы регуляции жизненных функций.
- 1.11. Возможности адаптации организмов к изменениям условий среды. Генетические пределы адаптации. **Эврибионты** и **стенобионты**. Гомойо- и пойкилотермность.
- 1.12. **Принципы** воспроизведения и развития различных организмов. Особенности зависимости организма от среды на разных стадиях жизненного цикла. Критические периоды развития.

2. Факторы и ресурсы среды обитания живых организмов

- 2.1. **Представление** о физико-химической среде обитания организмов.
- 2.2. Особенности водной, почвенной и воздушной сред.
- 2.3. **Абиотические** и биотические факторы.
- 2.3. **Экологическое** значение основных абиотических факторов: тепла, освещённости, влажности, солёности, концентрации биогенных элементов. Заменяемые и незаменимые ресурсы. Значение почвы как особого биокосного тела.
- 2.4. **Сигнальное** значение абиотических факторов. Суточная и сезонная цикличность.
- 2.2. **Лимитирующие** факторы. Правило Либиха.
- 2.3. **Взаимодействие** экологических факторов. Распределение отдельных видов по градиенту условий. Представление об экологической нише; потенциальная и реализованная ниша. Организмы - индикаторы качества среды.

3. Популяции

- 3.1. **Определение** понятий «биологический вид» и «популяция».
- 3.2. Иерархическая структура популяций; расселение организмов и межпопуляционные связи. Популяция как элемент экосистемы.
- 3.3. **Статические** характеристики популяции: численность, плотность, возрастной и половой состав.

ЗАбиомасса и способы её выражения: сырой и сухой вес, энергетический эквивалент.

3.5. Методы оценки численности и плотности популяции.

3.5. Характер пространственного размещения особей и его выявление. Случайное, равномерное и агрегированное распределение.

3.6. Механизмы поддержания пространственной структуры. Территориальность. Скопления животных и растений, причины их возникновения.

3.7. Динамические характеристики популяции: рождаемость, смертность, скорость популяционного роста.

3.8. Таблицы и кривые выживания. Характер распределения смертности по возрастам в разных группах животных и растений.

3.9. Экспоненциальная и логистическая модели роста популяции. Специфическая скорость роста популяции, «плотность насыщения» как показатель ёмкости среды, чистая скорость размножения.

3.10. Динамика биомассы. Понятие о биопродуктивности.

4. Сообщества

4.1. Биоценозы (сообщества), их таксономический состав и функциональная структура.

4.2. Типы взаимоотношений между организмами: симбиоз, мутуализм, комменсализм, конкуренция, биотрофия (хищничество в широком смысле слова).

4.3. Межвидовая конкуренция. Эксплуатация и интерференция. Принцип конкурентного исключения. Условия сосуществования конкурирующих видов. Конкуренция и распространение видов в природе.

4.4. Отношения «хищник-жертва». Сопряжённые колебания численности хищника и жертвы. Сопряжённая эволюция.

4.5. Видовая структура сообществ и способы её выявления. Видовое разнообразие как специфическая характеристика сообщества. Динамика сообществ во времени. Сериальные и климаксовые сообщества.

5. Экосистемы

5.1. Определение понятия «экосистема».

5.2. Экосистемы как хронологические единицы биосферы. Составные компоненты экосистем, основные факторы, обеспечивающие их существование.

5.3. Развитие экосистем: сукцессия.

5.4. Основные этапы использования вещества и энергии в экосистемах. Трофические уровни. Первичная продукция - продукция автотрофных организмов. Значение фото- и хемосинтеза. Чистая и валовая продукция. Траты на дыхание.

5.5. Основные методы оценки первичной продукции.

5.6. Деструкция органического вещества в экосистеме. Биотрофы и сапротрофы. Пищевые цепи "выедания" (пастбищные) и пищевые цепи "разложения" (детритные).

5.7. Потери энергии при переходе с одного трофического уровня на другой. Экологическая эффективность; «Пирамида продукций» и «пирамида биомасс». Микро- и макроредуценты (консументы).

5.8. Климатическая зональность и основные типы наземных экосистем (тундры, болота, тайга, смешанные и широколиственные леса умеренной зоны, степи, тропические влажные леса, пустыни).

5.9. Первичная продукция разных наземных экосистем.

5.10. Взаимосвязи разных компонентов наземных экосистем. Полнота биотического круговорота.

5.11. Особенности сукцессии наземных экосистем.

5.12. Водные экосистемы и их основные особенности. Отличия водных экосистем от наземных. Планктон, бентос, нектон. Основные группы продуцентов в водной среде: фитопланктон, макрофиты, перифиты, перифитон. Роль зоопланктона и бактерий в минерализации органического вещества. Детрит. Вертикальная структура водных экосистем.

5.13. Континентальные водоёмы: реки, озёра, водохранилища, эстуарии.

5.14. Олиготрофные и евтрофные водоёмы. Антропогенное **евтрофирование** водоёмов.

5.16. Биологическая структура океана. Неритические и пелагические области. Зоны подъёма вод. Интенсивность первичного продуцирования в различных частях Мирового океана.

5.17. Разнообразие видов как основной фактор устойчивости экосистем.

6. Биосфера

6.1. Стрoение Земли, её оболочки, их структура, взаимосвязь, динамика.

6.2. Биосфера. Роль В.И. Вернадского в формировании современного понятия о биосфере. Живое и биокосное вещество, их взаимопроникновение и перерождение в круговоротах веществ и энергии. Функциональная целостность биосферы.

6.3. Почва как компонент биосферы. Происхождение и классификация почв. Разнообразие состава и свойств почв как результат функционирования экосистем и условие их устойчивости.

6.4. Энергетический баланс биосферы. Круговорот важнейших химических элементов в биосфере.

6.5. Преобразующее влияние живого на среду обитания.

6.6. Эффект самоочищения.

6.7. Обменные процессы в организмах как ключевой этап биопродуктивности.

6.8. Биогеохимические функции разных групп организмов.

6.9. Биоразнообразие как ресурс биосферы.

6.10. Первичная продукция суши и океана. Потенциальная продуктивность Земли. Распределение солнечной радиации на поверхности Земли.

6.11. Основные этапы эволюции биосферы.

6.12. Представления о ноосфере (В.И. Вернадский).

7. Человек в биосфере

7.1. Человек как биологический вид. Его экологическая ниша.

7.2. Популяционные характеристики человека.

7.3. Экология человечества: проблемы демографии, развития технологической цивилизации, ресурсы биосферы.

7.4. Преднамеренное и непреднамеренное, прямое и косвенное воздействие человека на природу. Экологический кризис. Ограниченность ресурсов и загрязнение среды как фактор, лимитирующий развитие человечества.

*Одобрено Президиумом научно-методического совета по биологии
Утверждено начальником Главного управления **образовательно-
профессиональных программ и технологий** Госкомитета РФ по высшему
образованию (Москва, 1996г.)*

**ПРИМЕРНЫЙ ПЕРЕЧЕНЬ ТЕМ РЕФЕРАТОВ
ПО КУРСУ «БИОЭКОЛОГИЯ»**

(специальность 300200 Инженерная защита окружающей среды)

1. ПРОБЛЕМЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ И ТЕХНИКИ

1.1. Влияние техники на объекты живой природы

1.1.1. Воздействие биоагрессивной техники на объекты живой природы

1.1.1.1. Гибель животных /и растений/ (на транспортных системах; гидротехнических сооружениях; от сельхозтехники; от военных объектов; на объектах нефте-газо-угледобычи, горных разработок и др.)

1.1.2. Адаптации животных и растений к условиям техногенной среды

1.1.3. Разработка экологичной (биосовместимой) и экологической (биозащитной) техники

2. МОНИТОРИНГ СОСТОЯНИЯ БИОТИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТОВ ЭКОСИСТЕМ

2.1. Методы полевых исследований структуры и динамики популяций и сообществ растений и животных

3. БИОМОНИТОРИНГ

3.1. Методы биоиндикации

3.1.1. Виды растений и животных - индикаторов состояния окружающей среды

3.1.2. Биоиндикация отдельных сред (водной, воздушной, почвенной)

4. БИОТЕХНОЛОГИИ

4.1. Биотехнологии очистки вод

4.2. Биотехнологии очистки воздуха

4.3. Биотехнологии очистки почв

5. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

5.1. Проблема карантинных видов животных и растений

5.2. Проблемы необоснованной интродукции животных и растений

5.3. Биологическое оружие

6. ОХРАНА БИОРАЗНООБРАЗИЯ

6.1. Биоразнообразие как основа устойчивости экосистем

6.2. Охрана редких и исчезающих биологических видов

6.3. Проблемы перепромысла биоресурсов

6.4. Правовая охрана биотических компонентов экосистем

6.5. Система организаций и движений по охране и воспроизводству объектов животного и растительного мира

(А.В. Салтыков)

УЛЬЯНОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

КАФЕДРА « БЕЗОПАСНОСТЬ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ, ЭКОЛОГИЯ И ХИМИЯ »
432027 г. Ульяновск ул. Северный Венец, 32 корп. 5 Тел.: 8 / 8422 34-39-17

ПРОТОКОЛ
присоединения к Общественному Договору
О СОХРАНЕНИИ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ РОССИИ

Мы, сотрудники кафедры «Безопасность жизнедеятельности, экология и химия», поддерживая Декларацию об общественном согласии в области сохранения живой природы России, признаём, что:

✓ присоединение к Договору означает принятие моральной ответственности за живую природу России перед собой, своими детьми, всем российским обществом и его будущим.

Осознавая и учитывая это, мы считаем необходимым и обязуемся:

✓ как можно шире распространять в студенческой аудитории и обществе идеи уникальности и незаменимости естественной живой дикой природы;

✓ доходчиво и эмоционально пропагандировать знания о законах природы, биологических основах устойчивости экосистем, новой биосферной функции человека по уменьшению риска экологических катастроф, биоповреждений в технике и гибели живых организмов при производственных процессах;

✓ исследовать экологические проблемы и стремиться внедрять в практику свои научные разработки, направленные на оптимизацию в системе «Человек-Техника-Живая природа».

✓ поддерживать своим участием акции в защиту биологического разнообразия (в частности по направлениям «Предотвращение химического загрязнения окружающей среды», «Предотвращение гибели птиц от электрического тока на ЛЭП», «Особо охраняемые природные территории» и др.)

29 декабря 1999 г.

ПОСТУЛАТЫ БИОЭКОЛОГИИ

Развитие биосистем

Правило ускорения эволюции:

В соответствии с законами усложнения системной организации и неограниченности прогресса биологических систем следует привести правило ускорения эволюции:

а с ростом сложности организации биосистем продолжительность существования вида в среднем сокращается, а темпы эволюции возрастают. Так, средняя продолжительность существования вида птиц - 2 млн. лет, млекопитающих - 0,8 млн. лет, **предковых** форм человека - 0,2 - 0,5 млн. лет, современного человека пока не более 50 тыс. лет (а уже возникли многие экологические кризисы, и генетики считают генетические резервы человека исчерпанными).

Правило экологической индивидуальности Л.Г. Раменского:

а каждый вид специфичен по экологическим возможностям адаптации, двух идентичных видов не существует.

Закон относительной независимости адаптации:

а высокая адаптированность к одному из экологических факторов не даёт такой же степени приспособления к другим условиям жизни (наоборот, она может ограничивать эти возможности в силу **физиолого** - морфологических особенностей организмов).

Аксиома адаптированности (**экологическая** аксиома Ч. Дарвина):

а каждый вид адаптирован к строго определённой, специфичной для него совокупности условий существования - экологической нише.

Эколого-организменные закономерности

Закон единства организм - среда:

а жизнь развивается в результате постоянного обмена веществом и информацией на базе потока энергии в совокупном единстве среды и населяющих её организмов.

Правило соответствия условий среды жизни генетической предопределённости организма:

а вид организмов может существовать до тех пор и постольку, поскольку окружающая его среда соответствует генетическим возможностям приспособления этого вида к её колебаниям и изменениям.

Популяционные законы

Правило объединения в популяции:

- а Индивиды любого вида живого всегда представлены не изолированными отдельностями, а их определённым образом организованными совокупностями.

Принцип минимального размера популяций

- а В связи с тем, что любая популяция обладает строго определённой генетической, фенотипической, половозрастной и другой структурой, она не может состоять из меньшего числа индивидов, чем необходимо для обеспечения стабильной реализации этой структуры и устойчивости популяции к факторам внешней среды. Выход за пределы минимума чреват для популяции гибелью: она уже не будет в состоянии самовозобновляться.

Теория лимитов популяционной численности (Х. Андресварты - Л. Бирча):

- а Численность естественных популяций ограничена истощением пищевых ресурсов и условий размножения, недоступностью этих ресурсов и слишком коротким периодом ускорения роста популяции.

Правило пищевой корреляции В. Уини - Эдвардса:

- а В ходе эволюции сохраняются только те популяции, скорость размножения которых скоррелирована с количеством пищевых ресурсов среды их обитания.

Правило стрессогенного увеличения надпочечников Я. Кристиана:

- а В условиях перенаселённости у высших позвоночных животных увеличиваются надпочечники. Это результат сдвига нейроэндокринного гомеостаза, ведущего к изменению поведения животных (в частности, к повышению их агрессивности), репродуктивного потенциала (происходит резорбция эмбрионов), снижению устойчивости к заболеваниям и другим последствиям. Комплекс этих изменений обычно приводит к резкому падению жизнеспособности особей, их массовой гибели, снижению плотности населения популяции или даже её элиминации от «стрессового шока».

Законы функционирования биоценозов

Закон пирамиды энергий, или правило 10 % Р. Линдемана:

- а С одного трофического уровня экологической пирамиды переходит на другой, более высокий её уровень (по «лестнице»: продуцент-консумент-редуцент) в среднем около 10 % поступившей на предыдущий уровень **пирамиды** энергии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акимова Т.А., Хаскин В.В. Основы экоразвития: Учеб . пособие. М.: Изд-во Рос. Экон. Акад., 1994. 312 с.
 2. Биологический энциклопедический словарь /Гл. ред. М.С. Гиляров. М.: Сов. Энциклопедия, 1989. 864 с. /М.: Большая российская энциклопедия, 1998. 864 с.
 3. Новиков Г.А. Основы общей экологии и охраны природы: Учеб. пособие. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1979. 352 с.
 4. Одум Ю. Экология: В 2 т.:Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 328 с.
 5. Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия Молодая, 1994. 367 с.
 6. Реймерс Н.Ф. Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.
 7. Риклефс Р. Основы общей экологии / Пер. с англ. Н.О. Фоминой; Под ред. Н.Н. Карташёва. М.: Мир, 1979. 424 с.
 8. Шилов И.А. Экология: Учеб. для биол. и мед. спец. вузов. М.: Высш. школа, 1997. 512 с.
 9. Шилов И.А. Физиологическая экология животных: Учеб. пособие для студентов биол. спец. вузов. М.: Высш. Школа, 1985. 328 с.
 10. Экология в схемах и таблицах: Учеб. пособие / Сост. З.И.Чердымова и др. Самара: АООТ Корпорация «Фёдоров», 1997.
-

Учебное издание

САЛТЫКОВ Андрей Владимирович

БИОЭКОЛОГИЯ

Учебное пособие

Редактор М.М. Козлова

Изд. лиц. 020640 от 22.10.97.

Подписано в печать 31.03.2000. Формат 60x84/16. Бумага писчая. Печать трафаретная.

Уч.-изд.л. 5,00, Усл. печ. л. 5,12. Тираж 100 экз. Заказ

Ульяновский государственный технический университет, 432027, Ульяновск, Сев. Венец, 32.
Типография УЛГТУ, 432027, Ульяновск, Сев. Венец, 32 .