

 учебное пособие
для педагогических
ИНСТИТУТОВ

Н.М. Чернова

А.М. Былова

ЭКОЛОГИЯ



СЕВЕРНАЯ АМЕРИКА

Американский кролик



ЮЖНАЯ АМЕРИКА

ЕВРАЗИЯ

Большой тушканчик



АФРИКА

Кафрский долгоног



АВСТРАЛИЯ

Гигантский рыжий кенгуру



СКАЧУЩИЕ ТРАВЯДНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Луговая собачка



Вискаша



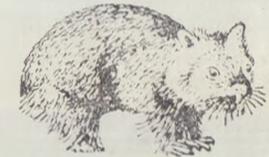
Сурик



Африканская



Вомбат



Суслик



Хомяк



земляная белка

РОЙЩИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ КОРМЯТСЯ НА ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ

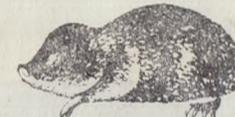
Мешчатая крыса



Цокор



Златокрот



Сумчатый крот



Туко-туко



Слепыш



РОЙЩИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ КОРМЯТСЯ ПОД ЗЕМЛЕЙ

Вилорог



Пампасский олень



Сайгак



Зебра



Бизон

Гуанако

Лошадь Пржевальского

Газель шпрингбок

БЕГУЩИЕ ТРАВЯДНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Копот



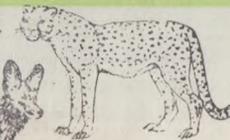
Гривистый волк



Каракал



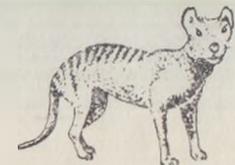
Гепард



Гиеновидная собака



Сумчатый "волк"



№ 9 Личная библиотека
И.Б.

**Н.М. Чернова
А.М. Былова**

ЭКОЛОГИЯ

**Допущено
Государственным комитетом СССР
по народному образованию
в качестве учебного пособия
для студентов
биологических специальностей
педагогических институтов**

2-е ИЗДАНИЕ, ПЕРЕРАБОТАННОЕ

**МОСКВА
«ПРОСВЕЩЕНИЕ» 1988**

Рецензенты: член-корреспондент АН СССР (кафедра позвоночных животных МГУ им. М. В. Ломоносова) И. А. Шиллов; доктор биологических наук профессор, заведующий кафедрой ботаники Воронежского государственного педагогического института В. М. Еремин.

Чернова Н. М., Былова А. М.

Ч-49 Экология: Учеб. пособие для студентов биол. спец. пед. ин-тов.—2-е изд., перераб.—М.: Просвещение, 1988.—272 с.: ил.

ISBN 5-09-000648 2

В пособии излагаются главные положения современной экологии; рассматриваются основные среды жизни и адаптации к ним организмов, экология популяций и сообществ, экосистемы и биосфера; излагаются принципы моделирования в популяционной экологии, дается концепция ноосферы; показано значение экологического образования в воспитании ответственности человечества за будущее биосферы.

ч 4309000000—786
103(03)—88 28—88

ББК 28.081

УЧЕБНОЕ ИЗДАНИЕ

**Чернова Нина Михайловна,
Былова Александра Михайловна**

ЭКОЛОГИЯ

Зав. редакцией Т. П. Крюкова. Редактор Л. А. Приходько. Художественный редактор Т. В. Бусарова. Редактор карты Н. И. Степанова. Технические редакторы П. А. Битюкова, О. И. Савельева. Корректор И. Н. Панкова.

Ил № 10742

Сдано в набор 09.12.87. Подписано к печати 17.05.88. А 09277. Формат 60×90¹/₁₆. Бум. типограф. № 2. Гарнит. литератур. Печать высокая. Усл. печ. л. 17,0+0,25 форз. Усл. кр. огт. 17,00. Уч.-изд. л. 19,98+0,31 форз. Тираж 63 000 экз. Заказ № 1847. Цена 85 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Государственного комитета РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 129846, Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Областная ордена «Знак Почета» типография им. Смирнова Смоленского облуправления издательств, полиграфии и книжной торговли, 214000, г. Смоленск, проспект им. Ю. Гагарина, 2.

ISBN 5-09-000648-2

© Издательство «Просвещение», 1988

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ЭКОЛОГИИ

Экология — это наука о взаимоотношениях живых существ между собой и с окружающей их неорганической природой, о связях в надорганизменных системах, о структуре и функционировании этих систем.

Экология как наука сформировалась лишь в середине прошлого столетия, после того, как были накоплены сведения о многообразии живых организмов на Земле, об особенностях их образа жизни. Возникло понимание, что не только строение и развитие организмов, но и взаимоотношения их со средой обитания подчинены определенным закономерностям, которые заслуживают специального и тщательного изучения.

Термин «экология» ввел известный немецкий зоолог Э. Геккель, который в своих трудах «Всеобщая морфология организмов» (1866) и «Естественная история миротворения» (1868) впервые попытался дать определение сущности новой науки. Слово «экология» происходит от греческого *oikos*, что означает «жилище», «местопребывание», «убежище». Э. Геккель определял экологию как «общую науку об отношениях организмов к окружающей среде, куда мы относим в широком смысле все условия существования. Они частично органической, частично неорганической природы, но как те, так и другие... имеют весьма большое значение для форм организмов, так как они принуждают приспособляться к себе». По Э. Геккелю, экология представляет собой науку о «домашнем быте» живых организмов, она призвана исследовать «все те принужденные взаимоотношения, которые Дарвин условно обозначил как борьбу за существование». Среди других названий в XIX в. часто употреблялось название «экономия природы». Этот термин подчеркивал проблему естественного баланса, «равновесия видов», которая и сейчас является одним из важнейших вопросов экологии.

Как и большинство наук, экология имеет длительную историю. Ее обособление представляет собой естественный этап роста научных знаний о природе. Выделившись в системе других естественных наук, экология и сейчас продолжает развиваться, обогащая свое содержание и расширяя задачи. Современная экология является теоретической основой рационального природопользования, ей принадлежит ведущая роль в разработке стратегии взаимоотношений природы и человеческого общества.

Накопление сведений об образе жизни, зависимости от внешних условий, характере распределения животных и растений началось очень давно. Первые попытки обобщения этих сведений

мы встречаем в трудах античных философов. Аристотель (384—322 до н. э.) описал свыше 500 видов известных ему животных и рассказал об их поведении, например о миграциях и зимней спячке рыб, перелетах птиц, строительной деятельности животных, паразитизме кукушки, способе самозащиты у каракатицы и т. д. Ученик Аристотеля, «отец ботаники» Теофраст Эрезийский (371—280 до н. э.) привел сведения о своеобразии растений в разных условиях, зависимости их формы и особенностей роста от почвы и климата.

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

Великие географические открытия в эпоху Возрождения, колонизация новых стран послужили толчком к развитию систематики. Описание растений и животных, их внешнего и внутреннего строения, разнообразия форм — главное содержание биологической науки на ранних этапах ее развития. Первые систематики — А. Цезальпин (1519—1603), Д. Рей (1623—1705), Ж. Турнефор (1656—1708) и другие сообщали и о зависимости растений от условий произрастания или возделывания, о местах их обитания и т. п. Сведения о поведении, повадках, образе жизни животных, которыми сопровождалось описание их строения, называли «историей» жизни животных.

В XVII—XVIII вв. экологические сведения составляли нередко значительную часть в работах, посвященных отдельным группам живых организмов, например в трудах А. Реомюра о насекомых (1734), Л. Трамбле о гидрах и мшанках (1744), или в описаниях путешествий, предпринимаемых натуралистами.

Много путешествий по неизведанным краям России было организовано в XVIII в. В трудах С. П. Крашенинникова, И. И. Лепехина, П. С. Палласа и других русских географов, и натуралистов указывалось на взаимосвязанные изменения климата, растительности и животного мира в различных частях нашей обширной страны. П. С. Паллас в своем капитальном труде «Зоография» подробно описал образ жизни 151 вида млекопитающих и 425 видов птиц и такие биологические явления, как миграции, спячка, взаимоотношения родственных видов и т. п.

Проблема влияния внешних условий на строение животных была поставлена во второй половине XVIII в. в трудах французского естествоиспытателя Ж. Бюффона (1707—1788). Считая возможным «перерождение» видов, Бюффон полагал основными причинами превращения одного вида в другой влияние таких внешних факторов, как «температура климата, качество пищи и гнет одомашнивания».

Жан Батист Ламарк (1744—1829), автор первого эволюционного учения, считал, что влияние «внешних обстоятельств» — одна из самых важных причин приспособительных изменений организмов, эволюции животных и растений.

Дальнейшему развитию экологического мышления способствовало появление в начале XIX столетия биогеографии. Труды

Александра Гумбольдта (1807) определили новое экологическое направление в географии растений. А. Гумбольдт ввел в науку представление о том, что «физиономия» ландшафта определяется внешним обликом растительности. В сходных зональных и вертикально-поясных географических условиях у растений разных таксономических групп вырабатываются сходные «физиономические» формы, т. е. одинаковый внешний облик; по распределению и соотношению этих форм можно судить о специфике физико-географической среды. Появились первые специальные работы, посвященные влиянию климатических факторов на распространение и биологию животных, например книга немецкого зоолога К. Глогера об изменениях птиц под влиянием климата (1833) и датчанина Т. Фабера об особенностях биологии северных птиц (1826), К. Бергмана о географических закономерностях и изменении размеров теплокровных животных (1848). А. Декандоль в «Географии растений» (1855) подробно описал влияние отдельных факторов среды (температуры, влажности, света, типа почвы, экспозиции склона) на растения и обратил внимание на повышенную экологическую пластичность растений по сравнению с животными.

Профессор Московского университета К. Ф. Рулье (1814—1858) широко пропагандировал необходимость развития особого направления в зоологии, посвященного всестороннему изучению и объяснению жизни животных, их сложных взаимоотношений с окружающим миром. К. Ф. Рулье подчеркивал, что в зоологии наряду с классификацией отдельных органов нужно производить «разбор явлений образа жизни». При этом следует различать явления жизни особи (выбор и запасание пищи, выбор и постройка жилища и т. п.) и «явления жизни общей» (взаимоотношения родителей и потомства, законы количественного размножения животных, отношение к животным того же вида и других видов, «жизнь в одиночестве», «жизнь в товариществе», «жизнь в обществе», отношения животных к растениям, почве, к физическим условиям среды). Наряду с этим следует специально изучать периодические явления в жизни животных — линьку, спячку, сезонные перемещения и т. д.

Таким образом, К. Ф. Рулье разработал широкую систему экологического исследования животных, «зообиологии», в его понимании, и оставил ряд трудов типично экологического содержания, например типизацию общих особенностей водных, наземных и роющих позвоночных и т. д.

Взгляды К. Ф. Рулье глубоко повлияли на направление и характер работ его учеников, одним из которых был Н. А. Севернов (1827—1885). Его труд «Периодические явления в жизни змеи, птиц и гад Воронежской губернии» (1855) был первым в России глубоким экологическим исследованием животного мира отдельного региона.

В 1859 г. появилась книга Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятст-

вuemых пород в борьбе за жизнь». Ч. Дарвин показал, что «борьба за существование» в природе, под которой он понимал все формы противоречивых связей вида со средой, приводит к естественному отбору, т. е. является движущим фактором эволюции. Стало ясно, что взаимоотношения живых существ и связи их с неорганическими компонентами среды («борьба за существование») — большая самостоятельная область исследований.

Термин «экология» прижился не сразу и получил всеобщее признание лишь к концу XIX в. Во второй половине XIX столетия содержанием экологии было в основном изучение образа жизни животных и растений и их адаптации к климатическим условиям: температуре и световому режиму, влажности и т. д. В этой области был сделан ряд важных обобщений. Продолжая «физиономическое» направление А. Гумбольдта, датский ботаник Е. Варминг в книге «Ойкологическая география растений» (1895) обосновал понятие о жизненной форме растения. А. Н. Бекетов (1825—1902) выявил связь особенностей анатомического и морфологического строения растений с их географическим распространением и указал на значение физиологических исследований в экологии. А. Ф. Миддендорф, изучая общие черты строения и жизни арктических животных, положил начало применению учения Гумбольдта к зоологическим объектам. Д. Аллен (1877) нашел ряд общих закономерностей в изменении пропорций тела и его выступающих частей и в окраске североамериканских млекопитающих и птиц в связи с географическими изменениями климата.

Параллельно с этими исследованиями в конце 70-х годов в экологии возникло новое направление. В 1877 г. немецкий гидробиолог К. Мёбиус на основе изучения устричных банок Северного моря обосновал представление о биоценозе как о глубоко закономерном сочетании организмов в определенных условиях среды. По Мёбиусу, биоценозы, или природные сообщества, обусловлены длительной историей приспособления видов друг к другу и к сходной экологической обстановке. Изучение сообществ вскоре обогатилось методами учета количественных соотношений организмов. Учение о растительных сообществах обособилось в отдельную область ботанической экологии. Большую роль в этом сыграли труды русских ученых С. И. Коржинского и И. К. Пачоского, назвавшего новую науку «фитосоциологией». Позднее она была переименована в «фитоценологию», а затем названа геоботаникой. Основные положения этой науки были разработаны в трудах Г. Ф. Морозова и В. Н. Сукачева на основе учения о лесе.

В начале XX столетия оформились экологические школы гидробиологов, фитоценологов, ботаников и зоологов, в каждой из которых развивались определенные стороны экологической науки. На III ботаническом конгрессе в Брюсселе в 1910 г. экология растений официально разделилась на экологию особей (аутэкологию) и экологию сообществ (синэкологию). Это деление распространи-

лось также на экологию животных, равно как и на общую экологию. Появились первые экологические сводки — руководство к изучению экологии животных Ч. Адамса (1913), книги В. Шелфорда о сообществах наземных животных (1913), С. А. Зернова по гидробиологии (1913). В 1913—1920 гг. были организованы экологические научные общества, основаны журналы, экологию начали преподавать в университетах.

К 30-м годам, после разносторонних исследований и дискуссий, кристаллизовались основные теоретические представления в области биоценологии: о границах и структуре биоценозов, степени устойчивости, возможности саморегуляции этих систем. Углублялись исследования типов взаимосвязей организмов, лежащих в основе существования биоценозов. Разрабатывалась соответствующая терминология.

Для развития идей общей биоценологии большое значение имели в нашей стране фитоценологические исследования В. Н. Сукачева, Б. А. Келлера, В. В. Алехина, Л. Г. Раменского, А. П. Шенникова, за рубежом — Ф. Клемента в Америке, К. Раункiera в Дании, Г. Дю Рие в Швеции, И. Браун-Бланке и Швейцарии. Были созданы разнообразные системы классификации растительности на основе морфологических (фитономических), эколого-морфологических, динамических и других особенностей сообществ, разработаны представления об экологических индикаторах, изучены структура, продуктивность, динамические связи фитоценозов.

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

В 30—40-х годах появились новые сводки по экологии животных с изложением теоретических проблем общей экологии: К. Фридерикса (1930), Ф. Боденгеймера (1938) и др. Большая роль в развитии общей экологии принадлежит Д. Н. Кашкарову, опубликовавшему в 1933 г. сводку «Среда и сообщество», и позднее (1938) создавшему первый в нашей стране учебник по основам экологии животных. Разрабатывались биоценологические основы паразитологии (В. В. Догель, Е. Н. Павловский, В. Н. Беклемишев). В Советском Союзе для экологии характерна практическая направленность, глубокая разработка прикладных аспектов.

В 30-х годах оформилась новая область экологической науки — популяционная экология. Основоположителем ее следует считать английского ученого Ч. Элтона. В своей книге «Экология животных» (1927) Элтон переключает внимание с отдельного организма на популяцию как единицу, которую следует изучать самостоятельно, так как на этом уровне выявляются свои особенности экологических адаптаций и регуляций. Центральными проблемами популяционной экологии стали проблемы внутривидовой организации и динамики численности.

Представления о популяциях стали особенно энергично развиваться в экологии после того, как оформилась популяционная генетика, а в систематике стали рассматривать вид как сложную систему. Развитию популяционных исследований сильно способствовали также запросы практики — острая необходимость разработки основ борьбы с вредителями и конкурентами в сельском и лесном хозяйстве, истощение запасов ряда ценных промысловых животных, открытие роли некоторых диких животных в распространении паразитов и возбудителей болезней человека и домашнего скота.

В развитие популяционной экологии в нашей стране большой вклад внесли С. А. Северцов, С. С. Шварц, Н. П. Наумов, Г. А. Викторов, работы которых во многом определяют современное состояние этой области науки.

Начало исследований популяций у растений было положено трудами Е. Н. Сипской (1948), много сделавшей по выяснению экологического и географического полиморфизма видов. Ряд вопросов популяционной экологии растений разрабатывается в трудах Т. А. Работнова и А. А. Уранова и их последователей.

Изучение популяционных закономерностей по-новому помогло осознать роль видов в биоценозах, структурную организацию сообществ. Возникла плодотворная концепция «экологических пищ», тесно связывающая экологические и эволюционные вопросы. В ее разработке важная заслуга принадлежит западным ученым Дж. Гриффеллу, Ч. Т. Элтону, Р. Макартуру, Д. Хатчинсону и советскому исследователю Г. Ф. Гаузе.

Параллельно развиваются и другие области экологии, тесно связывающие эту науку с традиционными областями биологии. В развитие морфологической и эволюционной экологии животных большой вклад внес М. С. Гиляров, выдвинувший предположение, что почва послужила переходной средой в завоевании членистоногими суши (1949). Проблемы эволюционной экологии позвоночных животных нашли отражение в трудах С. С. Шварца.

И. С. Серебряковым была создана новая, более глубокая классификация жизненных форм цветковых растений. Возникла палеоэкология, задача которой — восстановление картины образа жизни вымерших форм.

С начала 40-х годов в экологии возник принципиально новый подход к исследованию природных экосистем. В 1935 г. английский ученый А. Тенсли выдвинул понятие экосистемы, а в 1942 г. В. Н. Сукачев обосновал представление о биогеоценозе. В этих понятиях нашла отражение идея о единстве совокупности организмов с абиотическим окружением, о закономерностях, которые лежат в основе связи всего сообщества и окружающей неорганической среды, — о круговороте вещества и превращениях энергии. Начались работы по точному учету продуктивности водных сообществ (Г. Г. Винберг, 1936). В 1942 г. американский ученый Р. Линдеман опубликовал статью с изложением основных методов расчета энергетического баланса экологических систем. С это-

го периода стали принципиально возможными расчеты и прогнозирование предельной продуктивности биоценозов в конкретных условиях среды.

С развитием экосистемной и популяционной экологии более отчетливо стала вырисовываться специфика методов современной экологической науки. Основным инструментом экологического поиска представляются методы количественного анализа. Надорганизменные объединения (популяции, сообщества, экосистемы) управляют преимущественно количественными соотношениями особей, видов, энергетических потоков. Количественные изменения в структуре популяций и экосистем могут в корне переменить способы их функционирования, результаты деятельности. Развитие количественных методов исследования превращает экологию в точную науку, дает основы для математического моделирования, делает возможным научный прогноз. Это особенно важно для оценки устойчивости и продуктивности популяций и экосистем.

В разработке теоретических основ биологической продуктивности, начиная с 50-х годов, принимают участие многие экологи, из которых особенно велики заслуги Г. Одума и Ю. Одума, Р. Уиттекера, Р. Маргалефа и других ученых. В нашей стране это направление наиболее успешно развивается в трудах гидробиологов и геоботаников.

Развитие экосистемного анализа привело к возрождению на новой экологической основе учения о биосфере, принадлежащего крупнейшему естествоиспытателю XX в. В. И. Вернадскому, который в своих идеях намного опередил современную ему науку. Биосфера предстала как глобальная экосистема, стабильность и функционирование которой основаны на экологических законах обеспечения баланса вещества и энергии.

Такой подход позволил ученым разных стран, работавшим с 1964 г. по общей Международной биологической программе (МБП), подсчитать максимальную биологическую продуктивность всей нашей планеты, т. е. тот природный фонд, которым располагает человечество, и максимально возможные нормы изъятия продукции для нужд растущего населения Земли. Конечной целью МБП было выявление основных закономерностей качественного и количественного распределения и воспроизводства органического вещества в интересах наиболее рационального использования их человеком.

Итоги работы ученых по МБП вновь с большой остротой поставили перед современным обществом задачу предотвращения возможных нарушений биологического равновесия в масштабах всей планеты. Прогресс промышленности, усиленная эксплуатация природных ресурсов нередко приводят к разрушению или полному истощению природных сообществ. Проблема охраны природы, ее разумного и рационального использования на основе экологических законов становится одной из важнейших задач человечества. Экология является основной теоретической базой для осуществления этой задачи. Современная международная программа

исследований «Человек и биосфера» направлена на более глубокое изучение основных законов взаимодействия природы и общества.

Основным практическим результатом развития экосистемной экологии явилось ясное осознание, сколь велика зависимость человеческого общества от состояния природы на нашей планете, необходимости перестраивать экономику в соответствии с экологическими законами.

На современном этапе развития экология обязана изучать не только связи организмов и законы функционирования надорганизменных систем, но и обосновывать рациональные формы взаимоотношений природы и человеческого общества. Таким образом, растет социальная роль экологических знаний. Основные цели развития фундаментальных исследований в области экологии определяются острыми народнохозяйственными проблемами: необходимостью интенсифицировать производство и повышать экономическую эффективность использования природных ресурсов, сохраняя при этом состояние окружающей среды. На первый план выдвигаются вопросы биологической продуктивности и стабильности природных и искусственных сообществ. Эти проблемы могут быть решены только совместными усилиями экологов всех стран, поэтому широко реализуется международное сотрудничество в области глобальной экологии. В настоящее время ясно осознана опасность экологического кризиса, возможности катастрофических неравновесных преобразований планетарной системы в связи с широкой экстенсивной хозяйственной деятельностью человека. Возможности предотвращения этого кризиса могут быть найдены только на основе развития экологических знаний. Действенная сила экологических знаний помогает правильно эксплуатировать природные ресурсы, управлять численностью популяций, находить новые решения сельскохозяйственных проблем, новые принципы организации промышленных производств.

В настоящее время экология представляет собой разветвленную систему наук. Она делится на общую экологию, изучающую закономерности связи со средой, присущие всем группам организмов, и на частные направления, по экологической специфике отдельных групп (экология микроорганизмов, растений, млекопитающих, птиц, рыб, насекомых и т. п.). В ней выделяются такие области, как аут- и синэкология, экология популяций. Физиологическая экология выявляет закономерности физиологических изменений, лежащих в основе адаптации организмов. В последние годы развивается биохимическая экология, внимание которой направлено на молекулярные механизмы приспособительных преобразований в организмах в ответ на изменение среды. Палеоэкология изучает экологические связи вымерших групп, эволюционная экология — экологические механизмы преобразования популяций, морфологическая экология — закономерности строения органов и структур в зависимости от условий обитания. Основной предмет геоботаники — закономерности сложения и распределения фитоце-

полом. Экологической наукой является гидробиология. Выделяют также экологию наземных экосистем, экологию ландшафтов и т. п.

Особую область составляет математическая экология, задачей ее является перевод эмпирически накопленных сведений и закономерностей в математические модели, которые позволяют прогнозировать состояние и поведение популяций и сообществ. В последнее время развивается экология человека, включающая в себя и целый ряд социальных проблем.

Существует обширная учебная и научно-популярная отечественная литература, знакомящая читателей с основными вопросами современной экологии. На русский язык переведены книги Ю. Олума (1975, 1986), Р. Риклефса (1979), Р. Уиттекера (1980), Э. Пианки (1981) и др.

Экологическое мышление становится необходимым для решения самых насущных прикладных задач нашей жизни. В связи с этим современная экология далеко вышла за рамки чисто академической учебной дисциплины. Необходимость экологического и природоохранительного обучения и воспитания подрастающего поколения в нашей стране специально отмечается в партийных и правительственных постановлениях, документах XXVII съезда КПСС, в Основных направлениях реформы общеобразовательной и профессиональной школы, а также в документах о перестройке высшего и среднего специального образования в стране. В международной сфере работают специальные комиссии ЮНЕСКО, ЮНЕП и другие организации, задачей которых является пропаганда и внедрение экологических подходов в разные сферы практической деятельности человека.

ОСНОВНЫЕ СРЕДЫ ЖИЗНИ И АДАПТАЦИИ К НИМ ОРГАНИЗМОВ

ФАКТОРЫ СРЕДЫ. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ДЕЙСТВИЯ НА ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Среда обитания — это та часть природы, которая окружает живой организм и с которой он непосредственно взаимодействует. Составные части и свойства среды многообразны и изменчивы. Любое живое существо живет в сложном и меняющемся мире, постоянно приспосабливаясь к нему и регулируя свою жизнедеятельность в соответствии с его изменениями.

На нашей планете живые организмы освоили четыре основные среды обитания, сильно различающиеся по специфике условий. Водная среда была первой, в которой возникла и распространилась жизнь. В последующем живые организмы овладели наземно-воздушной средой, создали и заселили почву. Четвертой специфической средой жизни стали сами живые организмы, каждый из которых представляет собой целый мир для населяющих его паразитов или симбионтов.

Приспособления организмов к среде носят название *адаптаций*. Способность к адаптациям — одно из основных свойств жизни вообще, так как обеспечивает самую возможность ее существования, возможность организмов выживать и размножаться. Адаптации проявляются на разных уровнях: от биохимии клеток и поведения отдельных организмов до строения и функционирования сообществ и экологических систем. Адаптации возникают и изменяются в ходе эволюции видов.

Отдельные свойства или элементы среды, воздействующие на организмы, называются *экологическими факторами*. Факторы среды многообразны. Они могут быть необходимы или, наоборот, вредны для живых существ, способствовать или препятствовать выживанию и размножению. Экологические факторы имеют разную природу и специфику действия. Экологические факторы делятся на абиотические и биотические, антропогенные.

Абиотические факторы — температура, свет, радиоактивное излучение, давление, влажность воздуха, солевой состав воды, ветер, течения, рельеф местности — это все свойства неживой природы, которые прямо или косвенно влияют на живые организмы.

Биотические факторы — это формы воздействия живых существ друг на друга. Каждый организм постоянно испытывает на себе прямое или косвенное влияние других существ, вступает в связь с представителями своего вида и других видов — растениями, животными, микроорганизмами, зависит от них и сам оказывает на них воздействие. Окружающий органический мир — составная часть среды каждого живого существа.

Взаимные связи организмов — основа существования биоценозов и популяций; рассмотрение их относится к области синэкологии.

Антропогенные факторы — это формы деятельности человеческого общества, которые приводят к изменению природы как среды обитания других видов или непосредственно сказываются на их жизни. В ходе истории человечества развитие сначала охоты, а затем сельского хозяйства, промышленности, транспорта сильно изменило природу нашей планеты. Значение антропогенных воздействий на весь живой мир Земли продолжает стремительно возрастать.

Хотя человек влияет на живую природу через изменение абиотических факторов и биотических связей видов, деятельность людей на планете следует выделять в особую силу, не укладывающуюся в рамки этой классификации. В настоящее время практически вся судьба живого покрова Земли и всех видов организмов находится в руках человеческого общества, зависит от антропогенного влияния на природу.

Один и тот же фактор среды имеет различное значение в жизни совместно обитающих организмов разных видов. Например, сильный ветер зимой неблагоприятен для крупных, обитающих открыто животных, но не действует на более мелких, которые укрываются в норах или под снегом. Солевой состав почвы важен для

питания растений, но безразличен для большинства наземных животных и т. п.

Некоторые свойства среды остаются относительно постоянными на протяжении длительных периодов времени в эволюции видов. Таковы сила тяготения, солнечная постоянная, солевой состав океана, свойства атмосферы. Большинство экологических факторов — температура, влажность, ветер, осадки, наличие укрытий, пищи, хищники, паразиты, конкуренты и т. д. — очень изменчиво в пространстве и времени. Степень изменчивости каждого из этих факторов зависит от особенностей среды обитания. Например, температура сильно варьирует на поверхности суши, но почти постоянна на дне океана или в глубине пещер. Паразиты млекопитающих живут в условиях избытка пищи, тогда как для свободноживущих хищников ее запасы все время меняются вслед за изменением численности жертв.

Изменения факторов среды во времени могут быть: 1) регулярно-периодическими, меняющими силу воздействия в связи со временем суток или сезоном года или ритмом приливов и отливов в океане; 2) нерегулярными, без четкой периодичности, например изменения погодных условий в разные годы, явления катастрофического характера — бури, ливни, обвалы и т. п.; 3) направленными на протяжении известных, иногда длительных, отрезков времени, например при похолодании или потеплении климата, зарастании водоемов, постоянном выпасе скота на одном и том же участке и т. п.

Экологические факторы среды оказывают на живые организмы различные воздействия, т. е. могут влиять как раздражители, вызывающие приспособительные изменения физиологических и биохимических функций; как ограничители, обуславливающие невозможность существования в данных условиях; как модификаторы, вызывающие анатомические и морфологические изменения организмов; как сигналы, свидетельствующие об изменениях других факторов среды.

Несмотря на большое разнообразие экологических факторов, в характере их воздействия на организмы и в ответных реакциях живых существ можно выявить ряд общих закономерностей.

1. **Закон оптимума.** Каждый фактор имеет лишь определенные пределы положительного влияния на организмы. Результат действия переменного фактора зависит прежде всего от силы его проявления. Как недостаточное, так и избыточное действие фактора отрицательно сказывается на жизнедеятельности особей. Благоприятная сила воздействия называется *зоной оптимума экологического фактора* или просто *оптимумом* для организмов данного вида. Чем сильнее отклонения от оптимума, тем больше выражено угнетающее действие данного фактора на организмы (*зона пессимума*). Максимально и минимально переносимые значения фактора — это критические точки, за пределами которых существование уже невозможно, наступает смерть. Пределы выносливости между критическими точками называют *экологической валент-*



Рис 1 Зависимость результата действия экологического фактора от его интенсивности (по В. А. Радкевичу, 1977).

ностью живых существ по отношению к конкретному фактору среды.

Представители разных видов сильно отличаются друг от друга как по положению оптимума, так и по экологической валентности. Так, например песцы в тундре могут переносить колебания температуры воздуха в диапазоне около 80°C (от $+30$ до -55°C), тогда как тепловодные рачки *Ceripatia mirabilis* выдерживают изменения температуры воды в интервале не более 6°C (от 23

до 29°C). Одна и та же сила проявления фактора может быть оптимальной для одного вида, pessимальной — для другого и выходить за пределы выносливости для третьего.

Широкую экологическую валентность вида по отношению к абиотическим факторам среды обозначают добавлением к названию фактора приставки «эври». Эвритермные виды — выносящие значительные колебания температуры, эврибатные — широкий диапазон давления, эвригалинные — разную степень засоления среды.

Неспособность переносить значительные колебания фактора, или узкая экологическая валентность, характеризуется приставкой «стено» — стенотермные, стенобатные, стеногалинные виды и т. д. В более широком смысле слова виды, для существования которых необходимы строго определенные экологические условия, называют *стенобионтными*, а те, которые способны приспосабливаться к разной экологической обстановке, — *эврибионтными*.

2. Неоднозначность действия фактора на разные функции. Каждый фактор неодинаково влияет на разные функции организма. Оптимум для одних процессов может являться pessимумом для других. Так, температура воздуха от 40 до 45°C у холоднокровных животных сильно увеличивает скорость обменных процессов в организме, но тормозит двигательную активность, и животные впадают в тепловое оцепенение. Для многих рыб температура воды, оптимальная для созревания половых продуктов, неблагоприятна для икрометания, которое происходит при другом температурном интервале.

Жизненный цикл, в котором в определенные периоды организм осуществляет преимущественно те или иные функции (питание, рост, размножение, расселение и т. п.), всегда согласован с сезонными изменениями комплекса факторов среды. Подвижные организмы могут также менять места обитания для успешного осуществления всех своих жизненных функций.

3. Изменчивость, варибельность и разнообразие ответных реакций на действие факторов среды у отдельных особей вида.

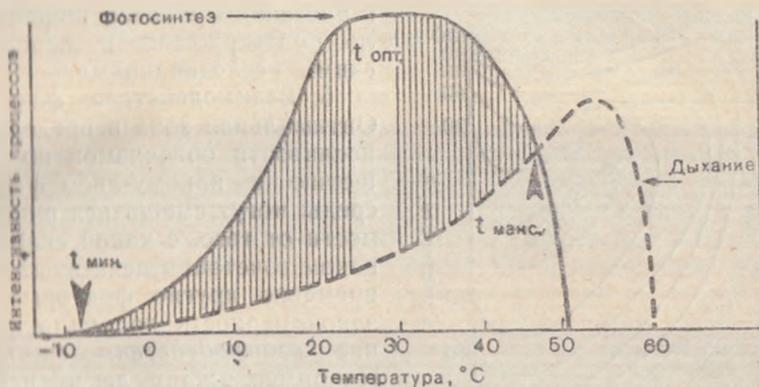


Рис 2 Схема зависимости фотосинтеза и дыхания от температуры (по В. Лархеру, 1978):

t мин., t опт., t макс. — температурный минимум, оптимум и максимум для прироста растений (заштрихованная область).

Степень выносливости, критические точки, оптимальные и пессимальные зоны отдельных индивидуумов не совпадают. Эта изменчивость определяется как наследственными качествами особей, так и половыми, возрастными и физиологическими различиями. Например, у бабочки мельничной огневки — одного из вредителей муки и зерновых продуктов — критическая минимальная температура для гусениц -7°C , для взрослых форм -22°C , а для яиц -27°C . Мороз в 10°C губит гусениц, но не опасен для имаго и яиц этого вредителя. Следовательно, экологическая валентность вида всегда шире экологической валентности каждой отдельной особи.

4. К каждому из факторов среды виды приспосабливаются относительно независимым путем. Степень выносливости к какому-нибудь фактору не означает соответствующей экологической валентности вида по отношению к остальным факторам. Например, виды, переносящие широкие изменения температуры, совсем не обязательно должны также быть приспособленными к широким колебаниям влажности или солевого режима. Эвритермные виды могут быть стеногалинными, стенобатными или наоборот. Экологические валентности вида по отношению к разным факторам могут быть очень разнообразными. Это создает чрезвычайное многообразие адаптаций в природе. Набор экологических валентностей по отношению к разным факторам среды составляет *экологический спектр вида*.

5. Несовпадение экологических спектров отдельных видов. Каждый вид специфичен по своим экологическим возможностям. Даже у близких по способам адаптации к среде видов существуют различия в отношении к каким-либо отдельным факторам.

Правило экологической индивидуальности видов сформулировал русский ботаник Л. Г. Раменский (1924) применительно

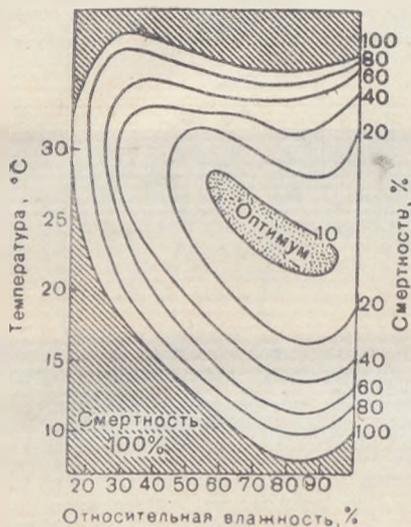


Рис. 3. Смертность куколок яблоневой плодовой гни в зависимости от влажности и температуры (по Ф. Дрё, 1976).

к растениям, а затем широко было подтверждено и зоологическими исследованиями.

6. Взаимодействие факторов.

Оптимальная зона и пределы выносливости организмов по отношению к какому-либо фактору среды могут смещаться в зависимости от того, с какой силой и в каком сочетании действуют одновременно другие факторы. Эта закономерность получила название *взаимодействия факторов*. Например, жару легче пережить в сухом, а не во влажном воздухе. Угроза замерзания значительно выше при морозе с сильным ветром, чем в безветренную погоду. Таким образом, один и тот же фактор в сочетании с другими оказывает неодинаковое экологическое воздействие. Наоборот, один и тот же экологический результат может быть по-

лучен разными путями. Например, увядание растений можно приостановить путем как увеличения количества влаги в почве, так и снижения температуры воздуха, уменьшающего испарение. Создается эффект частичного взаимозамещения факторов.

Вместе с тем взаимная компенсация действия факторов среды имеет определенные пределы, и полностью заменить один из них другим нельзя. Полное отсутствие воды или хотя бы одного из основных элементов минерального питания делает жизнь растения невозможной, несмотря на самые благоприятные сочетания других условий. Крайний дефицит тепла в полярных пустынях нельзя восполнить ни обилием влаги, ни круглосуточной освещенностью.

Учитывая в сельскохозяйственной практике закономерности взаимодействия экологических факторов, можно умело поддерживать оптимальные условия жизнедеятельности культурных растений и домашних животных.

7. Правило ограничивающих факторов. Факторы среды, наиболее удаляющиеся от оптимума, особенно затрудняют возможность существования вида в данных условиях. Если хотя бы один из экологических факторов приближается или выходит за пределы критических величин, то, несмотря на оптимальное сочетание остальных условий, особям грозит гибель. Такие сильно уклоняющиеся от оптимума факторы приобретают первостепенное значение в жизни вида или отдельных его представителей в каждый конкретный отрезок времени.

Ограничивающие факторы среды определяют географический ареал вида. Природа этих факторов может быть различной. Так, продвижение вида на север может лимитироваться недостатком тепла, в аридные районы — недостатком влаги или слишком высокими температурами. Ограничивающим распространение факторам могут служить и биотические отношения, например занятость территории более сильным конкурентом или недостаток опылителей для растений. Так, опыление инжира всецело зависит от единственного вида насекомых — осы *Blastophaga psenes*. Родина этого дерева — Средиземноморье. Завезенный в Калифорнию, инжир не плодоносил до тех пор, пока туда не завезли ос-опылителей. Распространение бобовых в Арктике ограничивается распределением опыляющих их шмелей. На острове Диксон, где нет шмелей, не встречаются и бобовые, хотя по температурным условиям существование там этих растений еще допустимо.

Чтобы определить, сможет ли вид существовать в данном географическом районе, нужно в первую очередь выяснить, не выходят ли какие-либо факторы среды за пределы его экологической валентности, особенно в наиболее уязвимый период развития.

Выявление ограничивающих факторов очень важно в практике сельского хозяйства, так как, направив основные усилия на их устранение, можно быстро и эффективно повысить урожайность растений или производительность животных. Так, на сильно кислых почвах урожай пшеницы можно несколько увеличить, применяя разные агрономические воздействия, но наилучший эффект будет получен только в результате известкования, которое снимает ограничивающие действия кислотности. Знание ограничивающих факторов, таким образом, ключ к управлению жизнедеятельностью организмов. В разные периоды жизни особей в качестве ограничивающих выступают различные факторы среды, поэтому требуется умелое и постоянное регулирование условий жизни выращиваемых растений и животных.

НАЗЕМНО-ВОЗДУШНАЯ СРЕДА ЖИЗНИ

Наземно-воздушная среда — самая сложная по экологическим условиям. Жизнь на суше потребовала таких приспособлений, которые оказались возможными лишь при достаточно высоком уровне организации и растений, и животных.

Наземная жизнь адаптирована к специфическим влияниям важнейших факторов этой среды.

Световой режим. Экологические адаптации растений и животных к световому режиму наземной среды

Солнечная радиация. Всем живым организмам для осуществления процессов жизнедеятельности необходима энергия, поступающая извне. Основным источником ее является солнечная ра-

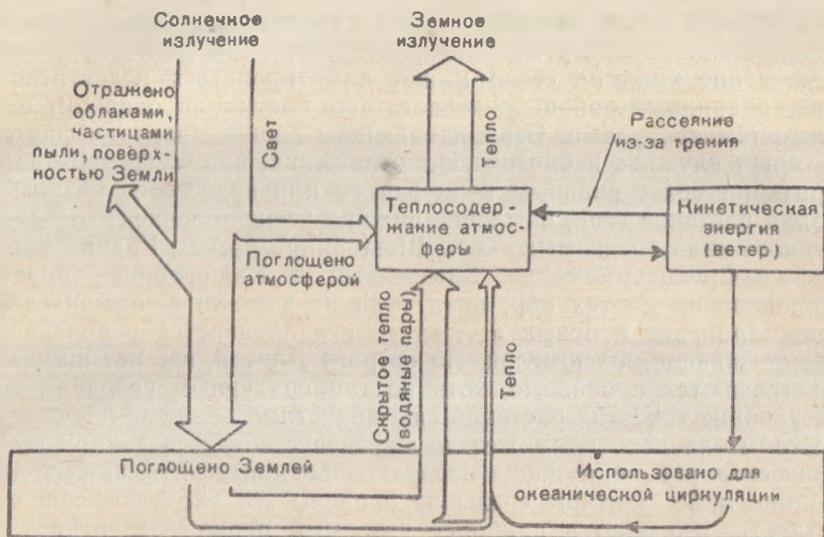


Рис. 4. Пути расходования солнечной энергии на поверхности Земли (по Э. Оорту, 1972).

диация, на которую приходится около 99,9% в общем балансе энергии Земли.

Если принять солнечную энергию, достигающую Земли, за 100%, то примерно 19% ее поглощается при прохождении через атмосферу, 34% отражается обратно в космическое пространство и 47% достигает земной поверхности в виде прямой и рассеянной радиации. Прямая солнечная радиация — это континуум электромагнитного излучения с длинами волн от 0,1 до 30 000 нм. На ультрафиолетовую часть спектра приходится от 1 до 5%, на видимую — от 16 до 45% и на инфракрасную — от 49 до 84% потока радиации, падающего на Землю. Распределение энергии по спектру существенно зависит от массы атмосферы и меняется при различных высотах Солнца. Количество рассеянной радиации (отраженные лучи) возрастает с уменьшением высоты стояния Солнца и увеличением мутности атмосферы. Спектральный состав радиации безоблачного неба характеризуется максимумом энергии в 400—480 нм.

Действие разных участков спектра солнечного излучения на живые организмы. Среди ультрафиолетовых лучей (УФЛ) до поверхности Земли доходят только длинноволновые (290—380 нм), а коротковолновые, губительные для всего живого, практически полностью поглощаются на высоте около 20—25 км озоновым экраном — тонким слоем атмосферы, содержащим молекулы O_3 . Длинноволновые ультрафиолетовые лучи, обладающие большой энергией фотонов, имеют высокую химическую активность. Большие дозы их вредны для организмов, а небольшие необходимы

многим видам. В диапазоне 250—300 нм УФЛ оказывают мощное бактерицидное действие и у животных вызывают образование из стеролов антирахитического витамина D; при длине волны 200—400 нм вызывают у человека загар, который является защитной реакцией кожи. Инфракрасные лучи с длиной волны более 750 нм оказывают тепловое действие.

Видимая радиация несет приблизительно 50% суммарной энергии. С областью видимой радиации, воспринимаемой человеческим глазом, почти совпадает ФР — физиологическая радиация (длина волны 300—800 нм), в пределах которой выделяют ФАР — область фотосинтетически активной радиации (380—710 нм). Область ФР можно условно разделить на ряд зон: ультрафиолетовую (менее 400 нм), сине-фиолетовую (400—500 нм), желто-зеленую (500—600 нм), оранжево-красную (600—700 нм) и дальнюю красную (более 700 нм).

Видимый свет для фототрофных и гетеротрофных организмов имеет разное экологическое значение. Непрерывное искусственное освещение подавляет развитие фотофобов, снижает их активность.

Зеленым растениям свет нужен для образования хлорофилла, формирования гранальной структуры хлоропластов; он регулирует работу устьичного аппарата, влияет на газообмен и транспирацию, активизирует ряд ферментов, стимулирует биосинтез белков и пуклеиновых кислот. Свет влияет на деление и растяжение клеток, ростовые процессы и на развитие растений, определяет сроки цветения и плодоношения, оказывает формообразующее воздействие. Но самое большое значение имеет свет в воздушном питании растений, в использовании ими солнечной энергии в процессе фотосинтеза. С этим связаны основные адаптации растений по отношению к свету. Об этом свидетельствует весь ход эволюции наземных высших растений.

Фотоавтотрофы способны ассимилировать CO_2 , используя лучистую энергию Солнца и преобразуя ее в энергию химических связей в органических соединениях. Пурпурные и зеленые бактерии, имеющие бактериохлорофиллы, способны поглощать свет в длинноволновой части (максимумы в области 800—1100 нм). Это позволяет им существовать даже при наличии только невидимых инфракрасных лучей. Водоросли и высшие зеленые растения — хлорофиллсодержащие организмы, распространение которых зависит от солнечного света.

На суше для высших фотоавтотрофных растений условия освещения практически везде благоприятны, и они растут повсюду, где позволяют климатические и почвенные условия, приспособившись к световому режиму данного местообитания.

Водоросли обитают в водоемах, но встречаются и на суше на поверхности разных предметов — на стволах деревьев, на заборах, на скалах, на снегу, на поверхности почвы и в ее толще.

Экологические группы растений по отношению к свету и их адаптивные особенности. Световой режим любого местообитания

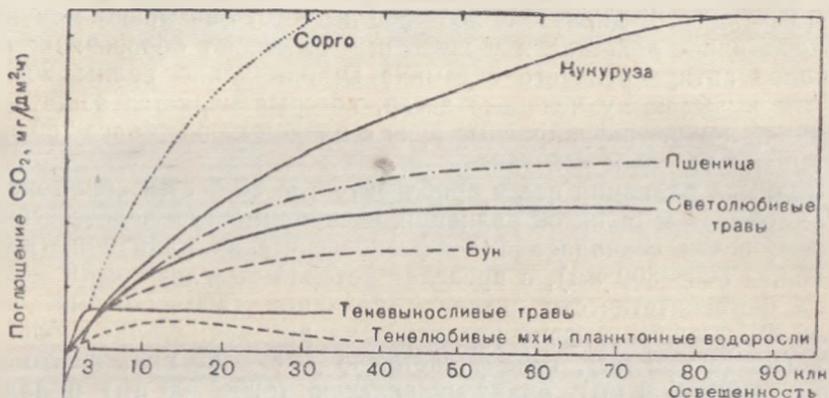


Рис. 5. Кривые фотосинтеза световых и теневых растений (по В. Лархеру, 1978).

определяется интенсивностью прямого и рассеянного света, количеством света (годовой суммарной радиацией), его спектральным составом, а также альбедо — отражательной способностью поверхности, на которую падает свет.

Перечисленные элементы светового режима очень переменчивы и зависят от географического положения, высоты над уровнем моря, от рельефа, состояния атмосферы, характера земной поверхности, растительности, от времени суток, сезона года, солнечной активности и глобальных изменений в атмосфере.

У растений возникают различные морфологические и физиологические адаптации к световому режиму местообитаний.

По требованию к условиям освещения принято делить растения на следующие экологические группы:

1) *светлолюбивые* (световые), или *гелиофиты*, — растения открытых, постоянно хорошо освещаемых местообитаний;

2) *тенелюбивые* (теневые), или *сциофиты*, — растения нижних ярусов тенистых лесов, пещер и глубоководные растения; они плохо переносят сильное освещение прямыми солнечными лучами;

3) *теневыносливые*, или *факультативные гелиофиты*, — могут переносить большее или меньшее затенение, но хорошо растут и на свету; они легче других растений перестраиваются под влиянием изменяющихся условий освещения.

Можно отметить некоторые общие приспособительные особенности, свойственные растениям каждой экологической группы.

Рассмотрим, например, световые адаптации гелиофитов и сциофитов. Свет затормаживает рост, поэтому гелиофиты часто имеют побеги с укороченными междоузлиями, сильно ветвящиеся, нередко розеточные. Листья гелиофитов обычно мелкие или с рассеченной листовой пластинкой, с толстой наружной стенкой клеток эпидермиса и с толстой кутикулой, нередко с восковым налетом или густым опушением, с большим числом устьиц на единицу площади, часто погруженных, с густой сетью жилок, с хорошо развитыми

механическими тканями или с запасующей воду паренхимой у
да растений листья фотометричные, т. е. повернутые ребром
полуденным лучам (или могут менять положение своих частей
зависимости от высоты стояния Солнца). Так, у степного расте
софоры листочки непарноперистосложного листа в жаркий де
подняты вверх и сложены, у василька русского так же ведут де
сегменты перисторассеченного листа.

Оптический аппарат гелиофитов развит лучше, чем у синоф
топ, имеет большую фотоактивную поверхность и приспособлен
более полному поглощению света. Обычно у них лист толще, кле
ки эндермиса и мезофилла мельче, палисадная паренхима кле
многослойная (у некоторых саваннных растений Западной Африки
до 10 слоев), нередко развита под верхним и нижним эпидермисом.
Мелкие хлоропласты с хорошо развитой гранальной структурой
в большом числе (до 200 и более) расположены вдоль стромы
дольных стенок.

Хлорофилла на сухую массу в листьях гелиофитов приходится
меньше, но зато в них содержится больше пигментов I пигментной
системы и хлорофилла P_{700} . Отношение хлорофилла a к хлорофиллу
 b равно примерно 5:1. Отсюда высокая фотосинтетическая способ
ность гелиофитов. Компенсационная точка лежит в области более
высокой освещенности. Интенсивность фотосинтеза достигает
максимума при полном солнечном освещении. У особей растений
— гелиофитов, у которых фиксация CO_2 идет по пути С-4-дикарбоновых
кислот, световое насыщение фотосинтеза достигается даже при
самой сильной освещенности. Это характерно для растений из засушли
вых областей (пустынь, саванн). Особенно много таких растений
среди семейств мятликовых, соковых, айвовых, анисовых, лаковых,
амарантовых, маревых, гвоздичных, молочайных. Они способны
к вторичной фиксации и реутилизации CO_2 , освобождающегося
при световом дыхании, и могут фотосинтезировать при высоких
температурах и при закрытых устьицах, что часто наблюдается в
жаркие часы дня.

Обычно С-4-растения, особенно сахарный тростник и кукуруза,
отличаются высокой продуктивностью.

Синофиты — это растения, постоянно находящиеся в условиях
сильного затенения. При освещенности 0,1—0,2% могут расти
мох и селягинеллы. Плауны довольствуются 0,25—0,5% дневного
света, а цветковые растения встречаются там, где освещенность
в пасмурные дни достигает не менее 1% (бегонии, недотрога, травы
из семейств имбирные, маревые, коммелиновые).

В северных широколиственных и темнохвойных лесах
сложного древостоя может пропускать всего 1—2% ФАР с
типичным спектральным составом. Сильнее всего поглощаются
красные лучи, и пропускается относительно больше желтые и
зеленые лучи, дальних красных и инфракрасных. Слабая освещен
ность сочетается с повышенной влажностью воздуха и повышенной
температурой, особенно у поверхности почвы. Сильно затененные

исе и в жизни животных световая часть спектра солнечного излучения играет важную роль. Разные виды животных нуждаются в свете определенного спектрального состава, интенсивности и длительности освещения. Отклонения от нормы подавляют их жизнедеятельность и приводят к гибели. Различают виды светолюбивые (фотофилы) и тенелюбивые (фотофобы); эврифотные, выносящие широкий диапазон освещенности, и стенофотные, переносящие узкоограниченные условия освещенности.

Свет для животных необходимое условие видения, зрительной ориентации в пространстве. Рассеянные, отраженные от окружающих предметов лучи, воспринимаемые органами зрения животных, дают им значительную часть информации о внешнем мире. Развитие зрения у животных шло параллельно с развитием нервной системы.

Полнота зрительного восприятия окружающей среды зависит у животных в первую очередь от степени эволюционного развития. Примитивные глазки многих беспозвоночных — это просто светочувствительные клетки, окруженные пигментом, а у одноклеточных — светочувствительный участок цитоплазмы. Процесс восприятия света начинается с фотохимических изменений молекул зрительных пигментов, после чего возникает электрический импульс. Органы зрения из отдельных глазков не дают изображения предметов, а воспринимают только колебания освещенности, чередование света и тени, свидетельствующие об изменениях в окружающей среде. Образное видение возможно только при достаточно сложном устройстве глаза. Пауки, например, могут различать контуры движущихся предметов на расстоянии 1—2 см. Наиболее совершенные органы зрения — глаза позвоночных, головоногих моллюсков и насекомых. Они позволяют воспринимать форму и размеры предметов, их цвет, определять расстояние. Способность к объемному видению зависит от угла расположения глаз и от степени перекрывания их полей зрения. Объемное зрение, например, характерно для человека, приматов, ряда птиц — сов, соколов, орлов, грифов. Животные, у которых глаза расположены по бокам головы, имеют монокулярное, плоскостное зрение.

Предельная чувствительность высокоразвитого глаза огромна. Привыкший к темноте человек может различить свет, интенсивность которого определяется энергией всего пяти квантов, что близко к физически возможному пределу.

Понятие видимого света в некоторой мере условно, так как отдельные виды животных сильно различаются по способности воспринимать разные лучи солнечного спектра. Для человека область видимых лучей — от фиолетовых до темно-красных.

Некоторые животные, например гремучие змеи, видят инфракрасную часть спектра и ловят добычу в темноте, ориентируясь при помощи органов зрения. Для пчел видимая часть спектра сдвинута в более коротковолновую область. Они воспринимают как цветовой значительную часть ультрафиолетовых лучей, но не различают красных.

Кроме эволюционного уровня группы, развитие зрения и его особенностей зависят от экологической обстановки и образа жизни конкретных видов. У постоянных обитателей пещер, куда не проникает солнечный свет, глаза могут быть полностью или частично редуцированы, как, например, у слепых жуков жужелиц, протеев среди амфибий и др.

Способность к различению цвета в значительной мере зависит и от того, при каком спектральном составе излучения существует или активен вид. Большинство млекопитающих, ведущих происхождение от предков с сумеречной и ночной активностью, плохо различают цвета и видят все в черно-белом изображении (собаки, кошки, хомяки и др.). Такое же зрение характерно для ночных птиц (совы, козодой). Дневные птицы имеют хорошо развитое цветовое зрение.

Жизнь при сумеречном освещении приводит часто к гипертрофии глаз. Огромные глаза, способные улавливать ничтожные доли света, свойственны ведущим ночной образ жизни лемурам, обезьянам лори, долгопятам, совам и др.

Животные ориентируются с помощью зрения во время дальних перелетов и миграций. Птицы, например, с поразительной точностью выбирают направление полета, преодолевая иногда многие тысячи километров от гнездовий до мест зимовок.

Доказано, что при таких дальних перелетах птицы хотя бы частично ориентируются по Солнцу и звездам, т. е. астрономическим источникам света. При вынужденном отклонении от курса они способны к навигации, т. е. к изменению ориентации, чтобы попасть в нужную точку Земли. При неполной облачности ориентация сохраняется, если видна хотя бы часть неба. В сплошной туман птицы не летят или, если он застает их в пути, продолжают лететь вслепую и часто сбиваются с курса.

Способность птиц к навигации доказана многими опытами.

Птицы, сидящие в клетках, в состоянии предмиграционного беспокойства всегда ориентируются в сторону зимовок, если они могут наблюдать за положением Солнца или звезд. Например, когда чечевич переезжали с побережья Балтийского моря в Хабаровск, они изменили свою ориентацию в клетках с юго-восточной на юго-западную. Зимуют эти птицы в Индии. Таким образом, они способны правильно выбирать направление полета на зимовку из любой точки Земли. Днем птицы учитывают не только положение Солнца, но и смещение его в связи с широтой местности и временем суток. Опыты в планетарии показали, что ориентация птиц в клетках меняется, если менять перед ними картину звездного неба в соответствии с направлением предполагаемого перелета.

Навигационная способность птиц врожденная. Она не приобретается за счет жизненного опыта, а создается естественным отбором как система инстинктов. Точные механизмы такой ориентации еще плохо изучены. Гипотеза ориентации птиц в перелетах по астрономическим источникам света в настоящее время подтверждена материалами опытов и наблюдений.



Рис. 6 Пролет североамериканских полярных крачек на зимовки (по И Штейнбахеру, 1956).

Способность к подобного рода ориентации свойственна и другим группам животных. Среди насекомых она особенно развита у пчел. Пчелы, нашедшие нектар, передают другим информацию о том, куда лететь за взятком, используя в качестве ориентира положение Солнца. Пчела-разведчица, открывшая источник корма, возвращается в улей и начинает на сотах танец, совершая быстрые повороты. При этом она описывает фигуру в виде восьмерки, поперечная ось которой наклонена по отношению к вертикали. Угол

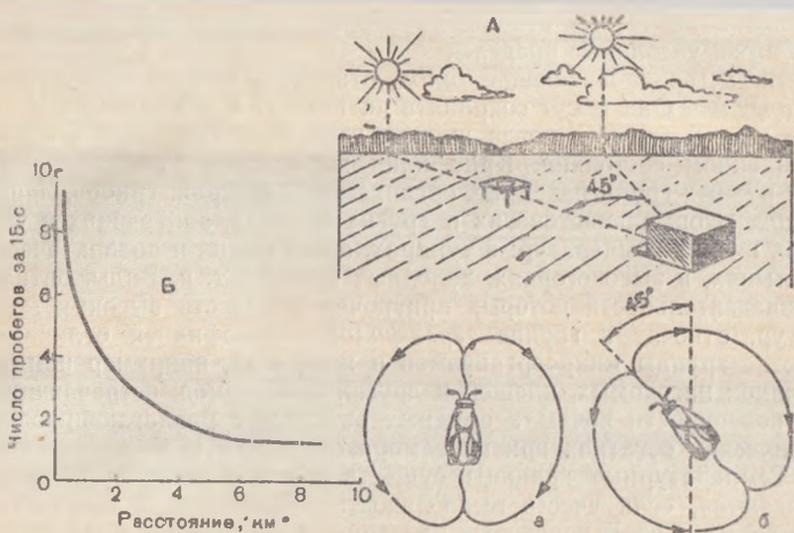


Рис. 7. Танец пчелы-разведчицы на вертикальных сотах (по W. Jacobs, M. Renner, 1974):

А — ориентация полета пчел; Б — изменение интенсивности танца пчелы-разведчицы в зависимости от расстояния до места взятка; а — положение оси «восьмерки» в случае, если направление к месту взятка совпадает с направлением на Солнце; б — отклонение оси «восьмерки» при передвижении Солнца.

наклона соответствует углу между направлениями на Солнце и на источник корма. Когда медосбор очень обилен, разведчицы сильно возбуждены и могут танцевать долго, в течение многих часов, указывая сборщицам путь к нектару. За время их танца угол наклона восьмерки постепенно смещается в соответствии с движением Солнца по дуге, хотя пчелы в темном улье и не видят его. Если Солнце скрывается за облаками, пчелы ориентируются на поляризованный свет свободного участка неба. Плоскость поляризации света зависит от положения Солнца.

Температурный режим. Температурные адаптации растений и животных

Температурные границы существования видов. Пути их приспособления к колебаниям температуры.

Температура отражает среднюю кинетическую скорость атомов и молекул в какой-либо системе. От температуры окружающей среды зависит температура организмов и, следовательно, скорость всех химических реакций, составляющих обмен веществ.

Поэтому границы существования жизни — это температуры, при которых возможно нормальное строение и функционирование белков, в среднем от 0 до +50 °С. Однако целый ряд организмов обладает специализированными ферментными системами и приспособ-

соблен к активному существованию при температуре тела, выходящей за указанные пределы.

Виды, предпочитающие холод, относят к экологической группе *криофилов*. Они могут сохранять активность при температуре клеток до $-8...-10^{\circ}\text{C}$, когда жидкости их тела находятся в переохлажденном состоянии. Криофилия характерна для представителей разных групп наземных организмов: бактерий, грибов, лишайников, мхов, членистоногих и других существ, обитающих в условиях низких температур: в тундрах, арктических и антарктических пустынях, в высокогорьях, холодных морях и т. п. Виды, оптимальной жизнедеятельности которых приурочен к области высоких температур, относят к группе *термофилов*. Термофилией отличаются многие группы микроорганизмов и животных, например нематод, личинок насекомых, клещей и других организмов, встречающихся на поверхности почвы в аридных районах, в разлагающихся органических остатках при их саморазогревании и т. д.

Температурные границы существования жизни намного раздвигаются, если учесть выносливость многих видов в латентном состоянии. Споры некоторых бактерий выдерживают в течение нескольких минут нагревание до $+180^{\circ}\text{C}$. В лабораторных экспериментальных условиях семена, пыльца и споры растений, нематоды, коловратки, цисты простейших и ряд других организмов после обезвоживания переносят температуры, близкие к абсолютному нулю (до $-271,16^{\circ}\text{C}$), возвращаясь затем к активной жизни. В этом случае цитоплазма становится тверже гранита, все молекулы находятся в состоянии почти полного покоя и никакие реакции невозможны. Приостановка всех жизненных процессов организма носит название *анабиоза*. Из состояния анабиоза живые существа могут возвратиться к нормальной активности только в том случае, если не была нарушена структура макромолекул в их клетках.

Существенную экологическую проблему представляет нестабильность, изменчивость температур окружающей организмы среды. Изменения температуры приводят также к изменениям стереохимической специфичности макромолекул: третичной и четвертичной структуры белков, строения нуклеиновых кислот, организации мембран и других структур клетки.

Повышение температуры увеличивает количество молекул, обладающих энергией активации. Коэффициент, показывающий во сколько раз изменяется скорость реакций при изменении температуры на 10°C , обозначают Q_{10} . Для большинства химических реакций величина этого коэффициента равна 2—3 (закон Вант-Гоффа). Сильное понижение температуры вызывает опасность такого замедления обмена веществ, при котором окажется невозможным осуществление основных жизненных функций. Излишнее усиление метаболизма при повышении температуры также может вывести организм из строя еще задолго до теплового разрушения ферментов, так как резко возрастают потребности в пище и кислороде, которые далеко не всегда могут быть удовлетворены.

Так как величина Q_{10} для разных биохимических реакций различна, то изменения температуры могут сильно нарушить сбалансированность обмена веществ, если скорости сопряженных процессов изменятся различным образом.

В ходе эволюции у живых организмов выработались разнообразные приспособления, позволяющие регулировать обмен веществ при изменениях температуры окружающей среды. Это достигается двумя путями: 1) различными биохимическими и физиологическими перестройками (изменение набора, концентрации и активности ферментов, обезвоживание, понижение точки замерзания растворов тела и т. д.); 2) поддержанием температуры тела на более стабильном уровне, чем температура окружающей среды, что позволяет не слишком нарушать сложившийся ход биохимических реакций.

Источником теплообразования в клетках являются два экзотермических процесса: окислительные реакции и расщепление АТФ. Энергия, освобождающаяся при втором процессе, идет, как известно, на осуществление всех рабочих функций клетки, а энергия окисления — на восстановление АТФ. Но и в том и в другом случае часть энергии, согласно второму закону термодинамики, рассеивается в виде тепла. Тепло, вырабатываемое живыми организмами как побочный продукт биохимических реакций, может служить существенным источником повышения температуры их тела.

Однако представители большинства видов не обладают достаточно высоким уровнем обмена веществ и не имеют приспособлений, позволяющих удерживать образующееся тепло. Их жизнедеятельность и активность зависят прежде всего от тепла, поступающего извне, а температура тела — от хода внешних температур. Такие организмы называют *пойкилотермными*. Пойкилотермный свойственен всем микроорганизмам, растениям, беспозвоночным животным и значительной части хордовых.

Гомойотермные животные способны поддерживать постоянную оптимальную температуру тела независимо от температуры среды.

Гомойотермия характерна только для представителей двух высших классов позвоночных — птиц и млекопитающих. Частный случай гомойотермии — *гетеротермия* — свойствен животным, впадающим в неблагоприятный период года в спячку или оцепенение. В активном состоянии они поддерживают высокую температуру тела, а в неактивном — пониженную, что сопровождается замедлением обмена веществ. Таковы суслики, сурки, ежи, летучие мыши, совы, стрижи, колибри и др. У разных видов механизмы, обеспечивающие их тепловой баланс и температурную регуляцию, различны. Они зависят как от эволюционного уровня организации группы, так и от образа жизни вида.

Эффективные температуры развития пойкилотермных организмов. Зависимость темпов роста и развития от внешних температур для растений и пойкилотермных животных дает возможность рассчитать скорость прохождения их жизненного цикла в конк-

ретных условиях. После холодового угнетения нормальный обмен веществ восстанавливается для каждого вида при определенной температуре, которая называется *температурным порогом развития*. Чем больше температура среды превышает пороговую, тем интенсивнее протекает развитие и, следовательно, тем скорее завершается прохождение отдельных стадий и всего жизненного цикла организма.

Таким образом, для осуществления генетической программы развития пойкилотермным организмам необходимо получить извне определенное количество тепла. Это тепло измеряется суммой эффективных температур. Под *эффективной температурой* понимают разницу между температурой среды и температурным порогом развития организмов. Для каждого вида она имеет верхние пределы, так как слишком высокие температуры уже не стимулируют, а тормозят развитие.

И порог развития, и сумма эффективных температур для каждого вида свои. Они зависят от исторической приспособленности вида к условиям жизни. Для семян растений умеренного климата, например гороха, клевера, порог развития низкий: их прорастание начинается при температуре почвы от 0 до +1°C; более южные культуры — кукуруза и просо — начинают прорастать только при +8...+10°C, а семенам финиковой пальмы для начала развития нужно прогревание почвы до +30°C.

Сумму эффективных температур рассчитывают по формуле

$$X = (T - C) \cdot t,$$

где X — сумма эффективных температур, T — температура окружающей среды, C — температура порога развития и t — число часов или дней с температурой, превышающей порог развития.

Зная средний ход температур в каком-либо районе, можно рассчитать появление определенной фазы или число возможных генераций интересующего нас вида. Так, в климатических условиях Северной Украины может выродиться лишь одна генерация бабочки яблонной плодовой гнили, а на юге Украины — до трех, что необходимо учитывать при разработке мер защиты садов от вредителей. Сроки цветения растений зависят от того, за какой период они набирают сумму необходимых температур. Для зацветания мать-и-мачехи под Ленинградом, например, сумма эффективных температур равна 77, кислицы — 453, земляники — 500, а желтой акации — 700°C.

Сумма эффективных температур, которую нужно набрать для завершения жизненного цикла, часто ограничивает географическое распространение видов. Например, северная граница древесной растительности приблизительно совпадает с июльскими изотермами +10...+12°C. Севернее уже не хватает тепла для развития деревьев и зона лесов сменяется безлесными тундрами.

Расчеты эффективных температур необходимы в практике сельского и лесного хозяйства, при борьбе с вредителями, интродукции новых видов и т. п. Они дают первую, приближенную основу

для составления прогнозов. Однако на распространение и развитие организмов влияет множество других факторов, поэтому в действительности температурные зависимости оказываются более сложными.

Большой размах температурных колебаний — отличительная черта наземной среды. В большинстве районов суши суточные и годовые амплитуды температур составляют десятки градусов. Даже в условиях влажных тропиков, где средние месячные температуры изменяются в течение года не более чем на 1—2°C, суточные различия значительно выше. В бассейне Конго они составляют в среднем 10—12°C (максимум +36, минимум +18°C). Особенно значительны изменения температуры воздуха в приполярных континентальных районах и в пустынях. В окрестностях Якутска среднеянварская температура воздуха —43°C, среднеиюльская +19°C, а годовой размах от —64 до +35°C, т. е. около 100°C. Годовой размах температуры воздуха в пустынях Средней Азии от —77°C, а суточный 25—38°C. Еще значительнее эти колебания на поверхности почвы.

Устойчивость к температурным изменениям среды у наземных обитателей очень различна, в зависимости от того, в каком конкретном местообитании протекает их жизнь. Однако в целом наземные организмы значительно более эвритермны по сравнению с подлыми.

Температурные адаптации наземных растений. Растения, будучи организмами неподвижными, должны существовать при том тепловом режиме, который создается в местах их произрастания. Высшие растения умеренно холодного и умеренно теплого поясов эвритермны. Они переносят в активном состоянии колебания температур, достигающие 60°C. Если учесть и латентное состояние, то эта амплитуда может увеличиться до 90°C и более. Например, джурская лиственница выдерживает близ Верхоянска и Оймякона зимние морозы до —70°C. Растения дождевых тропических лесов стенотермны. Они не переносят ухудшения теплового режима и даже положительные температуры +5...+8°C для них губительны. Еще более стенотермны некоторые криофильные зеленые и диатомовые водоросли и полярных льдах и на снежных полях высокогорий, которые живут только при температуре около 0°C.

Тепловой режим растений весьма изменчив. Основные пути адаптации к температурным изменениям среды у растений — это биохимические, физиологические и некоторые морфологические перестройки. Растения отличаются очень слабыми возможностями регуляции собственной температуры. Тепло, образующееся в процессе обмена веществ, благодаря трате его на транспирацию, большой излучающей поверхности и несовершенным механизмам регуляции быстро отдается окружающей среде. Основное значение в жизни растений имеет тепло, получаемое извне. Однако совпадение температур тела растения и среды скорее надо считать исключением, чем правилом, из-за разницы скоростей получения и отдачи тепла.

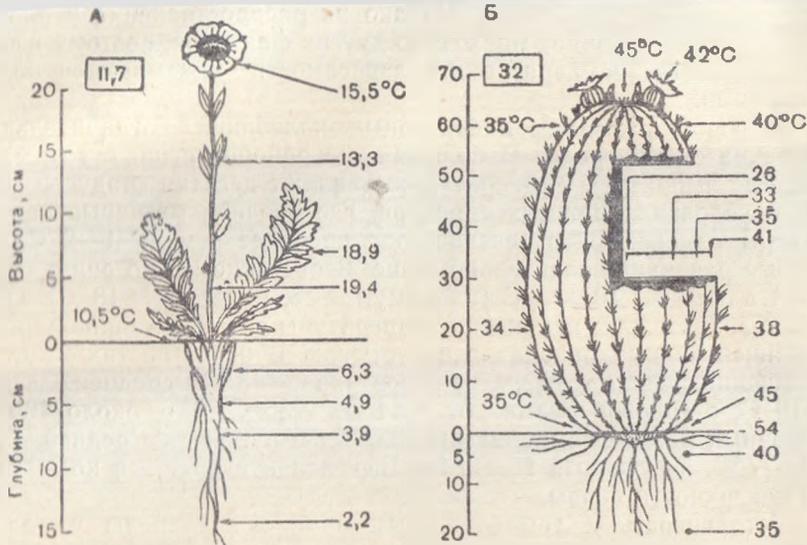


Рис. 8 Температура ($^{\circ}\text{C}$) разных органов растений (из В. Лархера, 1978): А — розеточное растение арктической тундры *Novosleverskia glacialis*; Б — кактус *Tephrocactus wislizenii*. В рамках — температура воздуха на высоте растения.

Температура растения вследствие нагревания солнечными лучами может быть выше температуры окружающего его воздуха и почвы. Иногда эта разница доходит до 24°C , как, например, у подушковидного кактуса *Tephrocactus floccosus*, растущего в перуанских Андах на высоте около 4000 м. При сильной транспирации температура растения становится ниже температуры воздуха.

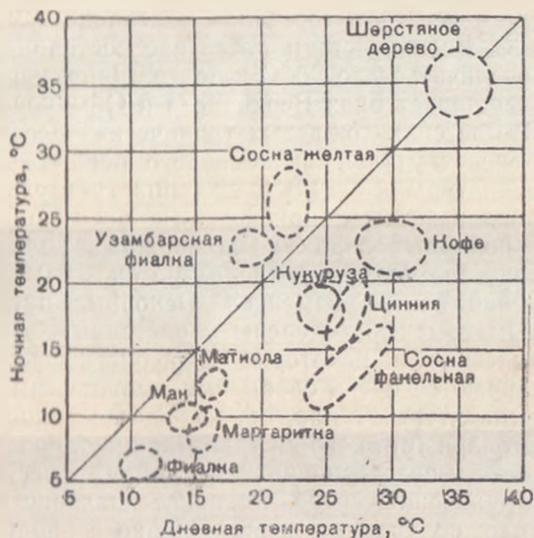


Рис. 9 Области оптимальных температур для роста и развития различных растений (по В. Лархеру, 1978).

Транспирация через устьица — регулируемый растением процесс. При повышении температуры воздуха она усиливается, если возможна быстрая подача необходимого количества воды к листьям. Это спасает растение от перегрева, понижая его температуру на $4-6^{\circ}\text{C}$, а иногда на $10-15^{\circ}\text{C}$.

Температура разных органов растения различна в зависимости от их расположения относительно падающих лучей и разных по степени нагретости слоев воздуха. Тепло поверхности почвы и приземного слоя воздуха особенно важно для тундровых и высокогорных растений. Приземистость, шпалерные и подушковидные формы роста, прижатость листьев розеточных и полурозеточных побегов к субстрату у арктических и высокогорных растений можно рассматривать как адаптацию их к лучшему использованию тепла в условиях, где его мало.

В дни с переменной облачностью надземные органы растений испытывают резкие перепады температуры. Например, у дубравного офемосида пролески сибирской, когда облака закрывают солнце, температура листьев может упасть с $+25...+27$ до $+10...+15^{\circ}\text{C}$, а затем, когда растения снова освещаются солнцем, поднимается до прежнего уровня. В пасмурную погоду температура листьев и цветков близка к температуре окружающего воздуха, а часто бывает на несколько градусов ниже. У многих растений разница температур заметна даже в пределах одного листа. Обычно верхушка и края листьев холоднее, поэтому при ночном охлаждении в этих местах в первую очередь конденсируется роса и обильнее инеет.

Чередование более низких ночных и более высоких дневных температур (термопериодизм) благоприятно для многих видов. Растения континентальных областей лучше всего растут, если амплитуда суточных колебаний составляет $10-15^{\circ}\text{C}$, большинство растений умеренной зоны — при амплитуде в $5-10^{\circ}\text{C}$, тропические — при амплитуде всего в 3°C , а некоторые из них (шерстяное дерево, сахарный тростник, арахис) — без суточного ритма температур.

В разные фазы онтогенеза требования к теплу различны. В умеренном поясе прорастание семян происходит обычно при более низких температурах, чем цветение, а для цветения требуется более высокая температура, чем для созревания плодов.

По степени адаптации растений к условиям крайнего дефицита тепла можно выделить три группы:

1) нехолодостойкие растения — сильно повреждаются или гибнут при температурах выше точки замерзания воды. Гибель связана с инактивацией ферментов, нарушением обмена нуклеиновых кислот и белков, проницаемости мембран и прекращением тока ассимилятов. Это растения дождевых тропических лесов, водоросли теплых морей;

2) неморозостойкие растения — переносят низкие температуры, но гибнут, как только в тканях начинает образовываться лед. При наступлении холодного времени года у них повышается концентрация осмотически активных веществ в клеточном соке и цитоплазме, что понижает точку замерзания до $-5...-7^{\circ}\text{C}$. Вода в клетках может охлаждаться ниже точки замерзания без немедленного образования льда. Переохлажденное состояние неустойчиво и длится чаще всего несколько часов, что,

однако, позволяет растениям переносить заморозки. Таковы некоторые вечнозеленые субтропические виды. В период вегетации все листостебельные растения неморозостойки;

3) льдоустойчивые, или морозоустойчивые, растения — произрастают в областях с сезонным климатом, с холодными зимами. Во время сильных морозов надземные органы деревьев и кустарников промерзают, но тем не менее сохраняют жизнеспособность.

Растения подготавливаются к перенесению морозов постепенно, проходя предварительную закалку после того, как заканчиваются ростовые процессы. Закалка заключается в накоплении в клетках сахаров (до 20—30%), производных углеводов, некоторых аминокислот и других защитных веществ, связывающих воду. При этом морозоустойчивость клеток повышается, так как связанная вода труднее оттягивается образующимися в тканях кристаллами льда. Ультраструктуры и ферменты перестраиваются таким образом, что клетки переносят обезвоживание, связанное с образованием льда.

Оттепели в середине, а особенно в конце зимы вызывают быстрое снижение устойчивости растений к морозам. После окончания зимнего покоя закалка утрачивается. Весенние заморозки, наступившие внезапно, могут повредить тронувшиеся в рост побеги и особенно цветки даже у морозоустойчивых растений.

По степени адаптации к высоким температурам можно выделить следующие группы организмов:

1) нежаростойкие виды — повреждаются уже при $+30...+40^{\circ}\text{C}$ (эукариотические водоросли, водные цветковые, наземные мезофиты);

2) жаровыносливые эукариоты — растения сухих местообитаний с сильной инсоляцией (степей, пустынь, саванн, сухих субтропиков и т. п.); переносят получасовое нагревание до $+50...+60^{\circ}\text{C}$;

3) жароустойчивые прокариоты — термофильные бактерии и некоторые виды синезеленых водорослей, могут жить в горячих источниках при температуре $+85...+90^{\circ}\text{C}$.

Некоторые растения регулярно испытывают влияние пожаров, когда температура кратковременно повышается до сотен градусов. Пожары особенно часты в саваннах, в сухих жестколистных лесах и кустарниковых зарослях типа чапарраля. Там выделяют группу растений *пирофитов*, устойчивых к пожарам. У деревьев саванн на стволах толстая корка, пропитанная огнеупорными веществами, надежно защищающая внутренние ткани. Плоды и семена пирофитов имеют толстые, часто одревесневшие покровы, которые растрескиваются, будучи опалены огнем.

Наиболее общие адаптации, позволяющие избегать перегрева, — повышение термоустойчивости протопласта в результате закаливания, охлаждение тела путем повышенной транспирации, отражение и рассеивание падающих на растение лучей благодаря глянцевиной поверхности листьев или густому опушению из свет-

дах волосков, уменьшение тем или иным способом нагреваемой площади. У многих тропических растений из семейства бобовых при температуре воздуха выше $+35^{\circ}\text{C}$ листочки сложного листа складываются, чем вдвое сокращается поглощение радиации. У растений жестколистных лесов и кустарниковых группировок, растущих при сильной летней инсоляции, листья повернуты ребром к полуденным лучам солнца, что помогает избегать перегревания.

Температурные адаптации животных. В отличие от растений животные, обладающие мускулатурой, производят гораздо больше собственного тепла. При сокращении мышц освобождается значительно больше тепловой энергии, чем при функционировании любых других органов и тканей, так как КПД использования химической энергии для совершения мышечной работы относительно низок. Чем мощнее и активнее мускулатура, тем больше тепла может генерировать животное. По сравнению с растениями животные обладают более разнообразными возможностями регулировать, постоянно или временно, температуру собственного тела. Основные пути температурных адаптаций у животных следующие:

1) химическая терморегуляция — активное увеличение теплопродукции в ответ на понижение температуры среды;

2) физическая терморегуляция — изменение уровня теплоотдачи, способность удерживать тепло или, наоборот, рассеивать его избыток. Физическая терморегуляция осуществляется благодаря особым анатомическим и морфологическим чертам строения животных: волосистому и перьевому покровам, деталям устройства кровеносной системы, распределению жировых запасов, возможностям испарительной теплоотдачи и т. п.;

3) поведение организмов. Перемещаясь в пространстве или изменяя свое поведение более сложным образом, животные могут активно избегать крайних температур. Для многих животных поведение является почти единственным и очень эффективным способом поддержания теплового баланса.

Пойкилотермные животные отличаются более низким уровнем обмена веществ по сравнению с гомойотермными даже при одинаковой температуре тела. Например, пустынная игуана при температуре $+37^{\circ}\text{C}$ потребляет кислорода в 7 раз меньше, чем грызуны такой же величины. Из-за пониженного уровня обмена собственного тепла у пойкилотермных животных вырабатывается мало и, следовательно, возможности химической терморегуляции у них ничтожны. Физическая терморегуляция развита также слабо. Для пойкилотермных особенно сложно противостоять недостатку тепла. С понижением температуры среды все процессы жизнедеятельности сильно замедляются и животные впадают в оцепенение. В таком неактивном состоянии они обладают высокой холодоустойчивостью, которая обеспечивается в основном биохимическими адаптациями. Чтобы перейти к активности, животные сначала должны получить определенное количество тепла извне.

В известных пределах пойкилотермные животные способны регулировать поступление в тело наружного тепла, ускоряя нагревание или, наоборот, избегая перегрева. Основные способы регуляции температуры тела у пойкилотермных поведенческие — перемена позы, активный поиск благоприятных микроклиматических условий, смена мест обитания, целый ряд специализированных форм поведения, направленных на поддержание условий окружающей среды и создание нужного микроклимата (рытье нор, сооружение гнезд и т. д.).

Переменной позы животное может усилить или ослабить нагревание тела за счет солнечной радиации. Например, пустынная саранча в прохладные утренние часы подставляет солнечным лучам широкую боковую поверхность тела, а в полдень — узкую спинную. В сильную жару животные прячутся в тень, скрываются в порах. В пустынях днем, например, некоторые виды ящериц и змей взбираются на кусты, избегая соприкосновения с раскаленной поверхностью почвы. К зиме многие животные ищут убежища, где ход температур более сглажен по сравнению с открытыми местами обитания. Еще более сложны формы поведения общественных насекомых: пчел, муравьев, термитов, которые строят гнезда с хорошо регулируемой внутри них температурой, почти постоянной в период активности насекомых.

У отдельных видов отмечена способность и к химической терморегуляции. Многие пойкилотермные животные способны поддерживать оптимальную температуру тела за счет работы мышц, однако с прекращением двигательной активности тепло перестает вырабатываться и быстро рассеивается из организма по причине несовершенства механизмов физической терморегуляции. Например, шмели разогревают тело специальными мышечными сокращениями — дрожью — до $+32...+33^{\circ}\text{C}$, что дает им возможность взлетать и кормиться в прохладную погоду.

У некоторых видов существуют также приспособления к уменьшению или усилению теплоотдачи, т. е. зачатки физической терморегуляции. Ряд животных избегает перегревания, усиливая потерю тепла через испарение. Лягушка за час при $+20^{\circ}\text{C}$ теряет на суше 7770 Дж, что в 300 раз больше ее собственной теплопродукции. Многие рептилии при приближении температуры к верхней критической начинают тяжело дышать или держать рот открытым, усиливая отдачу воды со слизистых оболочек.

Гомойотермия развилась из пойкилотермии путем усовершенствования способов регуляции теплообмена. Способность к такой регуляции слабо выражена у детенышей млекопитающих и птиц и полностью проявляется лишь во взрослом состоянии.

Взрослые гомойотермные животные отличаются настолько эффективной регуляцией поступления и отдачи тепла, что это позволяет им поддерживать постоянную оптимальную температуру тела во все времена года. Механизмы терморегуляции у каждого вида множественны и разнообразны. Это обеспечивает большую надежность механизма поддержания температуры тела. Такие

обитатели севера, как песец, заяц-беляк, тундряная куропатка, нормально жизнедеятельны и активны даже в самые сильные морозы, когда разница температуры воздуха и тела составляет свыше 70 °С.

Чрезвычайно высокая сопротивляемость гомойотермных животных перегреванию была блестяще продемонстрирована около двух-трех лет назад в опыте доктора Ч. Блэгдена в Англии. Вместе с несколькими друзьями и собакой он провел 45 мин в сухой камере при температуре +126 °С без последствий для здоровья. В то же время кусок мяса, взятый в камеру, оказался сваренным, а холодная вода, испарению которой препятствовал слой масла, нагрелась до кипения.

У теплокровных животных очень высокая способность к химической терморегуляции. Они отличаются высокой интенсивностью обмена веществ и выработкой большого количества тепла.

В противоположность пойкилотермным при действии холода в организме гомойотермных животных окислительные процессы не ослабевают, а усиливаются, особенно в скелетных мышцах. У многих животных отмечается мышечная дрожь, приводящая к выделению дополнительного тепла. Кроме того, клетки мышечной и многих других тканей выделяют тепло и без осуществления рабочих функций, приходя в состояние особого терморегуляционного тонуса. Тепловой эффект мышечного сокращения и терморегуляционного тонуса клеток резко возрастает при снижении температуры среды.

При продуцировании дополнительного тепла особенно усиливается обмен липидов, так как нейтральные жиры содержат основной запас химической энергии. Поэтому жировые запасы животных обеспечивают лучшую терморегуляцию. Млекопитающие обладают даже специализированной бурой жировой тканью, в которой вся освобождающаяся химическая энергия, вместо того чтобы переходить в связи АТФ, рассеивается в виде тепла, т. е. идет на обогревание организма. Бурая жировая ткань наиболее развита у животных холодного климата.

Поддержание температуры за счет возрастания теплопродукции требует большого расхода энергии, поэтому животные при усилении химической терморегуляции либо нуждаются в большом количестве пищи, либо тратят много жировых запасов, накопленных ранее. Например, бурозубка крошечная имеет исключительно высокий уровень обмена. Чередует очень короткие периоды сна и активности, она деятельна в любые часы суток, не впадает в спячку зимой и в день съедает корма в 4 раза больше собственной массы. Частота сердцебиения у бурозубок до 1000 ударов в минуту. Также и птицам, остающимся на зиму, нужно много корма; им страшны не столько морозы, сколько бескормица. Так, при хорошем урожае семян ели и сосны клесты зимой даже выводят птенцов.

Усиление химической терморегуляции, таким образом, имеет свои пределы, обусловленные возможностью добывания пищи.

При недостатке корма зимой такой тип терморегуляции экологически невыгоден. Он, например, слабо развит у всех животных, обитающих за полярным кругом: песцов, моржей, тюленей, белых медведей, северных оленей и др. Для обитателей тропиков химическая терморегуляция также не характерна, поскольку у них практически не возникает необходимости в дополнительном продуцировании тепла.

Физическая терморегуляция экологически более выгодна, так как адаптация к холоду осуществляется не за счет дополнительной выработки тепла, а за счет сохранения его в теле животного. Кроме того, возможна защита от перегрева путем усиления теплоотдачи во внешнюю среду. В филогенетическом ряду млекопитающих — от насекомоядных к рукокрылым, грызунам и хищникам — механизмы физической терморегуляции становятся все более совершенными и разнообразными. К ним следует отнести рефлекторное сужение и расширение кровеносных сосудов кожи, меняющие ее теплопроводность, изменение теплоизолирующих свойств меха и перьевого покрова, противоточный теплообмен при кровоснабжении отдельных органов, регуляцию испарительной теплоотдачи.

Густой мех млекопитающих, перьевого и особенно пуховый покров птиц позволяют сохранять вокруг тела прослойку воздуха с температурой, близкой к температуре тела животного, и тем самым уменьшить теплоизлучение во внешнюю среду. Теплоотдача регулируется наклоном волос и перьев, сезонной сменой меха и оперения. Исключительно теплый зимний мех животных Заполярья позволяет им в холода обходиться без повышения обмена веществ и снижает потребность в пище. Например, песцы на побережье Северного Ледовитого океана зимой потребляют пищи даже меньше, чем летом.

У животных холодного климата слой подкожной жировой клетчатки распределен по всему телу, так как жир — хороший теплоизолятор. У животных жаркого климата подобное распределение жировых запасов приводило бы к гибели от перегрева из-за невозможности выведения избытка тепла, поэтому жир у них запасается локально, в отдельных частях тела, не мешая теплоизлучению с общей поверхности (верблюды, курдючные овцы, зебу и др.).

Системы противоточного теплообмена, помогающие поддерживать постоянную температуру внутренних органов, обнаружены в лапах и хвостах у сумчатых, ленивцев, муравьедов, полуобезьян, ластоногих, китов, пингвинов, журавлей и др.

Эффективным механизмом регуляции теплообмена служит испарение воды путем потоотделения или через влажные слизистые оболочки полости рта и верхних дыхательных путей. Так как теплота парообразования воды велика ($2,3 \cdot 10^6$ Дж/кг), таким путем выводится из организма много избыточного тепла. Способность к образованию пота у разных видов очень различна. Человек при сильной жаре может выделить до 12 л пота в день, рассеивая тепло в десятикратном количестве по сравнению с нормой. Вы-

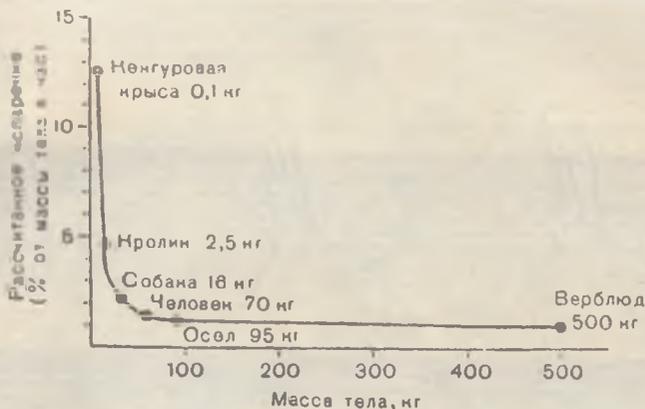


Рис. 10. Величины испарения, необходимого для поддержания постоянной температуры у млекопитающих разной массы в жаркой пустыне (по Шмидту-Нильсену, 1972).

деиемая вода, естественно, должна возмещаться через питье. У некоторых животных испарение идет только через слизистые оболочки рта. У собаки, для которой одышка — основной способ испарительной терморегуляции, частота дыхания при этом доходит до 300—400 вдохов в минуту. Регуляция температуры через испарение требует траты организмом воды и поэтому возможна не во всех условиях существования.

Немаловажное значение для поддержания температурного баланса имеет отношение поверхности тела к его объему, так как в конечном счете масштабы продуцирования тепла зависят от массы животного, а теплообмен идет через его покровы.

Связь размеров и пропорций тела животных с климатическими условиями их обитания была подмечена еще в XIX в. Согласно правилу К. Бергмана, если два близких вида теплокровных отличаются размерами, то более крупный обитает в более холодном, а мелкий — в теплом климате. Бергман подчеркивал, что эта закономерность проявляется лишь в том случае, если виды не различаются другими приспособлениями к терморегуляции.

Д. А. Джен в 1877 г. подметил, что у многих млекопитающих и птиц северного полушария относительные размеры конечностей и различных выступающих частей тела (хвостов, ушей, клювов) увеличиваются к югу. Терморегуляционное значение отдельных участков тела далеко не равноценно. Выступающие части имеют большую относительную поверхность, которая выгодна в условиях жаркого климата. У многих млекопитающих, например, особое значение для поддержания теплового баланса имеют уши, снабженные, как правило, большим количеством кровеносных сосудов. Огромные уши африканского слона, маленькой пустынной лисички фенекса, американского зайца превратились в специализированные органы терморегуляции.

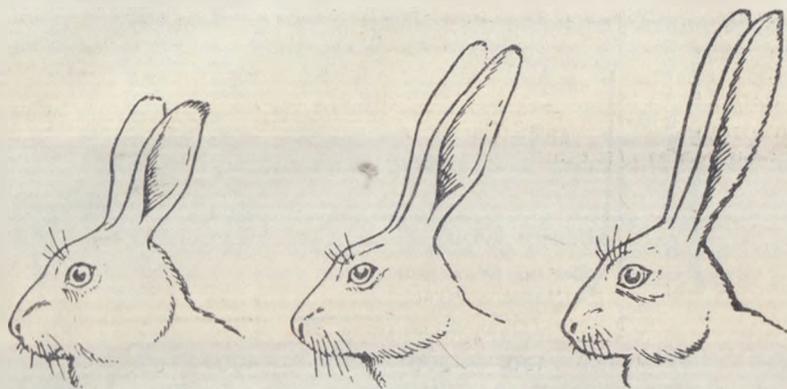


Рис. 11. Относительный размер ушных раковин у зайцев.

Слева направо: беляк; толай; американский заяц.

При адаптации к холоду проявляется закон экономии поверхности, так как компактная форма тела с минимальным отношением площади к объему наиболее выгодна для сохранения тепла. В некоторой степени это свойственно и растениям, образующим в северных тундрах, полярных пустынях и высоко в горах плотные подушечные формы с минимальной поверхностью теплоотдачи.

Поведенческие способы регуляции теплообмена для теплокровных животных не менее важны, чем для пойкилотермных, и также чрезвычайно разнообразны — от изменения позы и поисков укрытий до сооружения сложных нор, гнезд, ближних и дальних миграций.

В норах роющих животных ход температур сглажен тем сильнее, чем больше глубина норы. В средних широтах на расстоянии 150 см от поверхности почвы перестают ощущаться даже сезонные колебания температуры. В особенно искусно построенных гнездах также поддерживается ровный, благоприятный микроклимат. В войлокообразном гнезде синицы-ремеза, имеющем лишь один узкий боковой вход, тепло и сухо в любую погоду.

Особый интерес представляет групповое поведение животных в целях терморегуляции. Например, некоторые пингвины в сильный мороз и бураны сбиваются в плотную кучу, так называемую «черепашу». Особи, оказавшиеся с краю, через некоторое время пробиваются внутрь, и «черепаша» медленно кружится и перемещается. Внутри такого скопления температура поддерживается около $+37^{\circ}\text{C}$ даже в самые сильные морозы. Обитатели пустынь верблюды в сильную жару также сбиваются вместе, прижимаясь друг к другу боками, но этим достигается противоположный эффект — предотвращение сильного нагревания поверхности тела солнечными лучами. Температура в центре скопления животных равна температуре их тела, $+39^{\circ}\text{C}$, тогда как шерсть на спине и боках крайних особей нагревается до $+70^{\circ}\text{C}$.

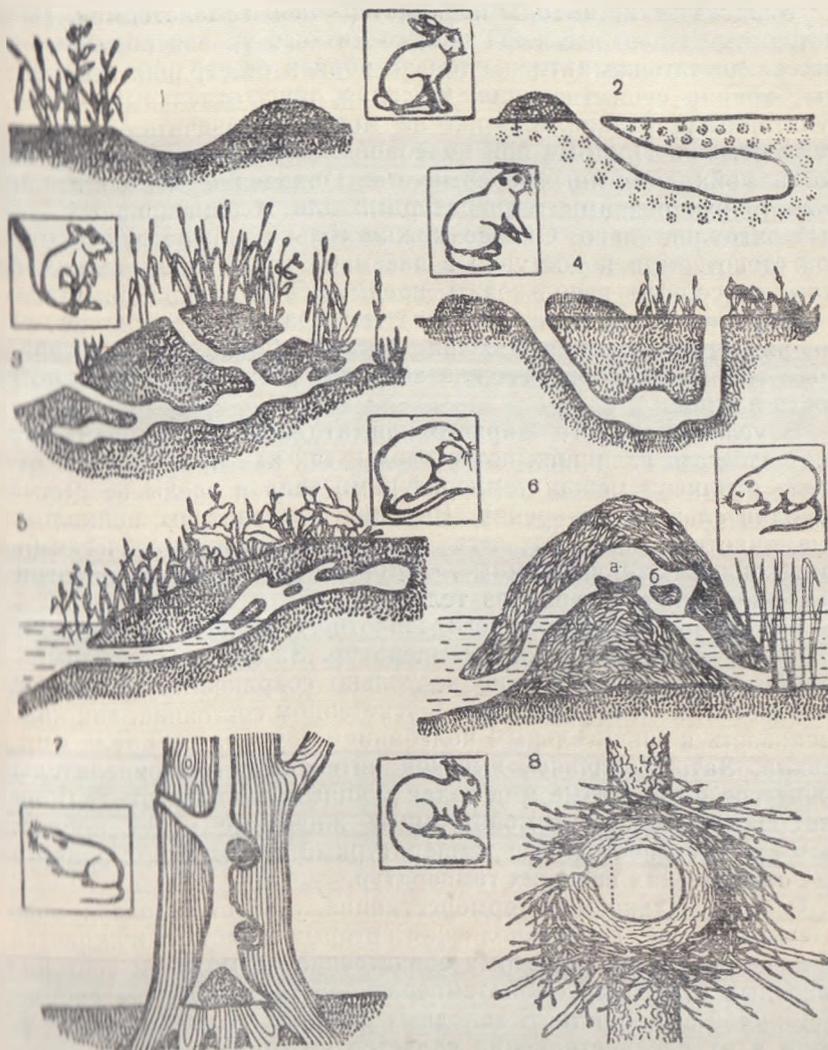


Рис. 12 Особенности строения нор и расположения гнезд разных видов млекопитающих (по Н. П. Паумову, 1963, И. И. Барабаш-Никифорову, А. Н. Формозову, 1963):

1 — норы зайца-русака в песчаных дюнах; 2 — снежная нора зайца-русака; 3 — летняя нора полевки обыкновенной; 4 — нора малого суслика; 5 — нора выхухолы; 6 — хатка ондатвы со гнездовой камерой; б — кормовые камеры и запасы пищи; 7 — гнезда рыжей полевки в дупле дуба; 8 — зимнее гнездо обыкновенной белки.

Сочетание эффективных способов химической, физической и поведенческой терморегуляции при общем высоком уровне окислительных процессов в организме позволяет гомойотермным животным поддерживать свой тепловой баланс на фоне широких колебаний внешней температуры.

Экологические выгоды пойкилотермии и гомойотермии. Пойкилотермные животные из-за общего низкого уровня обменных процессов достаточно активны только вблизи от верхних температурных границ существования. Обладая лишь отдельными терморегуляторными реакциями, они не могут обеспечить постоянства теплообмена. Поэтому при колебаниях температуры среды активность пойкилотермных прерывиста. Овладение местообитаниями с постоянно низкими температурами для холоднокровных животных затруднительно. Оно возможно только при развитии холодной стенотермии и доступно в наземной среде лишь мелким формам, способным использовать преимущества микроклимата.

Подчинение температуры тела температуре среды имеет, однако, ряд преимуществ. Снижение уровня обмена при действии холода экономит энергетические затраты, резко уменьшает потребность в пище.

В условиях сухого жаркого климата пойкилотермность позволяет избегать излишних потерь воды, так как практическое отсутствие различий между температурами тела и среды не вызывает дополнительного испарения. Высокие температуры пойкилотермные животные переносят легче и с меньшими энергетическими затратами, чем гомойотермные, которые тратят много энергии на удаление избытка тепла из тела.

Организм гомойотермного животного всегда функционирует только в узком диапазоне температур. За этими пределами для гомойотермных невозможно не только сохранение биологической активности, но и переживание в угнетенном состоянии, так как выносливость к значительным колебаниям температуры тела ими потеряна. Зато, отличаясь высокой интенсивностью окислительных процессов в организме и обладая мощным комплексом терморегуляторных средств, гомойотермные животные могут поддерживать для себя постоянный температурный оптимум при значительных отклонениях внешних температур.

Работа механизмов терморегуляции требует больших энергетических затрат, для восполнения которых животное нуждается в усиленном питании. Поэтому единственно возможным состоянием животных с регулируемой температурой тела является состояние постоянной активности. В холодных районах ограничивающим фактором в их распространении является не температура, а возможность регулярного добывания пищи.

Влажность.

Адаптации организмов к водному режиму наземно-воздушной среды

Протекание всех биохимических процессов в клетках и нормальное функционирование организма в целом возможны только при достаточном обеспечении его водой — необходимым условием жизни.

Дефицит влаги — одна из наиболее существенных особенностей наземно-воздушной среды жизни. Вся эволюция наземных организмов шла под знаком приспособления к добыванию и сохранению влаги. Режимы влажности среды на суше очень разнообразны — от полного и постоянного насыщения воздуха водяными парами в некоторых районах тропиков до практически полного их отсутствия в сухом воздухе пустынь. Велика также суточная и сезонная изменчивость содержания водяных паров в атмосфере. Водообеспечение наземных организмов зависит также от режима выпадения осадков, наличия водоемов, запасов почвенной влаги, близости грунтовых вод и т. п. Это привело к развитию у наземных организмов множества адаптаций к различным режимам водообеспечения, которые уже обсуждались выше. Экология видов, существующих в атмосфере, насыщенной водяными парами, близка к экологии гидробионтов. Ксерофильность растений и животных свойственна только наземно-воздушной среде.

Адаптация растений к поддержанию водного баланса. Низшие наземные растения из влажного субстрата поглощают воду погруженными в него частями таллома, а влагу дождя, росы и тумана — всей поверхностью. В максимально набухом состоянии лишайники содержат в 2—3 раза больше воды, чем сухого вещества.

Среди высших наземных растений мохообразные поглощают воду из почвы ризоидами, а большинство других — корнями, специально приспособленными органами, всасывающими воду. В клетках корня развивается сосущая сила чаще всего в несколько атмосфер, но этого достаточно для извлечения из почвы большей части связанной воды. Лесные деревья умеренной зоны развивают сосущую силу корней около $3 \cdot 10^6$ Па (30 атм), некоторые травянистые растения (землиника лесная, мелуница полевая) — до $2 \cdot 10^6$ (20) и даже сильнее $4 \cdot 10^6$ Па (40 атм) (смолка обыкновенная); растения сухих областей — до 60 атм.

Когда в непосредственной близости от корней запасы воды в почве истощаются, корни увеличивают активную поверхность путем роста, так что корневая система растений постоянно находится в движении. У степных и пустынных растений часто можно видеть шарообразные корни, быстро вырастающие в периоды увлажнения почвы, а с наступлением засушливого периода засыхающие.

По типу питания различают корневые системы экстенсивные и интенсивные. **Экстенсивная корневая система** охватывает большой объем почвы, но сравнительно слабо ветвится, так что почва пронизана корнями негусто. Таковы корневые системы у многих степных и пустынных растений (саксаула, верблюжьей колючки), у деревьев умеренной полосы (сосны обыкновенной, березы повислой), а из трав у люцерны серповидной, василька шероховатого и др.

Интенсивная корневая система охватывает небольшой объем почвы, но густо пронизывает ее многочисленными сильно ветвящимися корнями, как, например, у степных дерновинных злаков

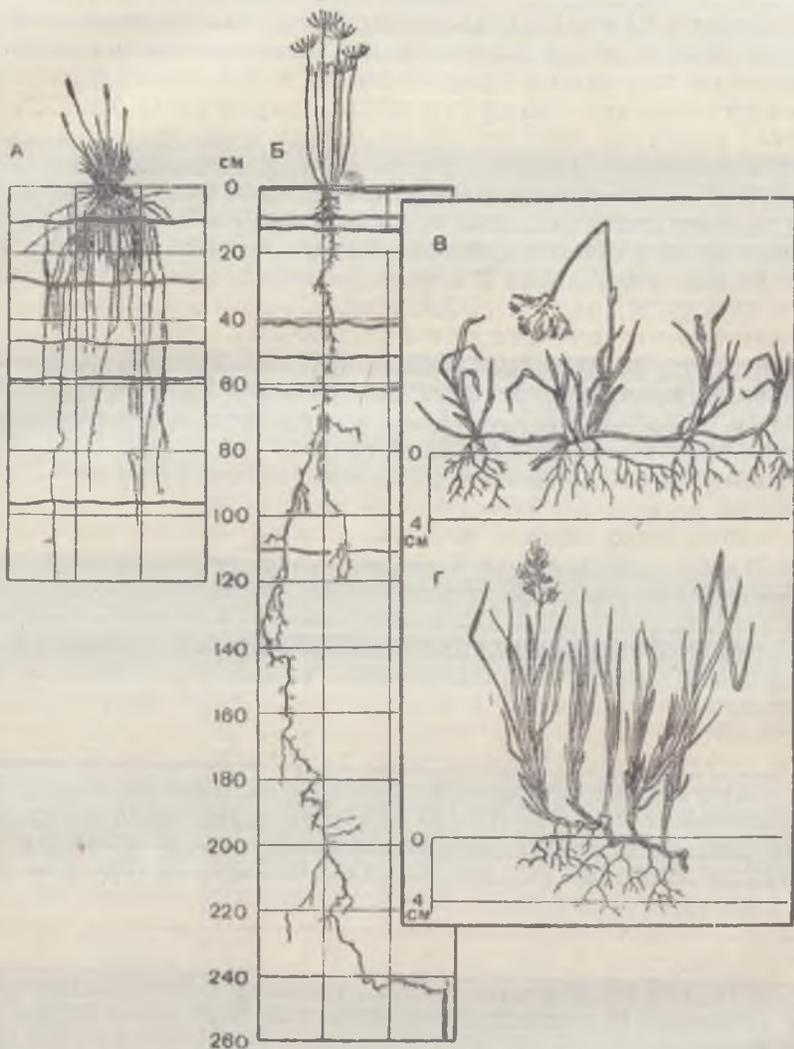


Рис. 13. Корневые системы растений в разных условиях водоснабжения (по М. С. Шальту, 1950, и Б. А. Тихомирову, 1963):

А — *Festuca sulcata*; Б — *Euphorbia Gerardiana* (на черноземах в Аскании-Нова); В — *Eriophorum scheuchzeri*; Г — *Hierochloa alpina* (из тундры Таймыра).

(ковылей, типчака и др.), у ржи, пшеницы. Между этими типами корневых систем есть переходные.

Корневые системы очень пластичны и резко реагируют на изменение условий, в первую очередь увлажнения. При недостатке влаги корневая система делается экстенсивнее. Так, при выращивании ржи в разных условиях общая длина корней (без корневых волосков) в 1000 см^3 почвы варьирует от 90 м до 13 км, а поверхность корневых волосков может увеличиться в 400 раз.

Всасывание воды корнями затруднено при большой сухости почвы, засолении или сильной кислотности, при низкой температуре. Например, ягель обыкновенный при температуре почвы 0°C поглощает воды в 3 раза меньше, чем при $+20...+30^{\circ}\text{C}$. Способность поглощать воду при той или иной температуре зависит от приспособленности растений к тепловому режиму почв в местах их произрастания. Виды с ранним началом развития, как правило, могут всасывать воду корнями при более низкой температуре, чем развивающиеся позднее. Тундровые растения и некоторые деревья, растущие на почвах с подстилающей их многолетней мерзлотой, могут поглощать воду при температуре почвы 0°C .

У высших растений есть и дополнительные пути поступления воды в тело. Мхи могут поглощать воду всей поверхностью, как и лишайники. Особенно много воды впитывают такие мхи, как ватушники лен, виды сфагнума, чему способствует строение их листьев и побегов. При полном насыщении сфагновые мхи содержат в своем теле в десятки раз больше воды, чем в воздушно-сухом состоянии. Семена поглощают воду из почвы. Из воздуха, насыщенного водяными парами, в дождевом тропическом лесу поглощают воду многие эпифиты, например папоротник гименофиллум — тонкими листьями, многие орхидеи — воздушными корнями. В чашевидных влагалищах листьев многих зонтичных скапливается вода, которая постепенно всасывается эпидермисом. Виды на роде тилландсия (бромелиевые) существуют в пустыне Атакама практически исключительно за счет влаги туманов и росы, которую впитывают чешуевидные волоски на листьях.

Поступившая в растение вода транспортируется от клетки к клетке (близкий транспорт) и по ксилеме во все органы, где расходуется на жизненные процессы (дальний транспорт). В среднем 0,5% воды идет на фотосинтез, а остальная — на восполнение испарения и поддержание тургора. Вода испаряется со всех поверхностей, как внутренних, так и наружных, соприкасающихся с воздухом. Различают устьичную, кутикулярную и перидермальную транспирацию.

Через устьица транспирируется влага, испарившаяся с поверхности клеток внутри органов. Это основной путь расходования воды растением. Кутикулярная транспирация составляет менее 10% от свободного испарения; у вечнозеленых хвойных пород она сокращается до 0,5%, а у кактусов даже до 0,05%. Относительно велика кутикулярная транспирация молодых разворачивающихся листьев. Перидермальная транспирация обычно незначительна. Интенсивность общей транспирации повышается с увеличением влажности, температуры, сухости воздуха и при ветре.

Идеальный баланс остается уравновешенным в том случае, если поглощение воды, ее проведение и расходование гармонично согласованы друг с другом. Нарушения его могут быть кратковременными или длительными. По приспособлениям наземных растений к кратковременным колебаниям условий водоснабжения и их длительности различают пойкилогидрические и гомойогидрические виды.

У *пойкилогидрических растений* содержание воды в тканях непостоянно и сильно зависит от степени увлажнения окружающей среды. Они не могут регулировать транспирацию и легко и быстро теряют и поглощают воду, используя влагу росы, туманов, кратковременных дождей, в сухом состоянии находятся в анабиозе. Способны обитать там, где короткие периоды увлажнения чередуются с длительными периодами сухости.

Пойкилогидричность свойственна сине-зеленым водорослям, зеленым водорослям из порядка протококковых, некоторым грибам, лишайникам, а также ряду высших растений: многим мхам, некоторым папоротникам и даже отдельным цветковым, по-видимому, вторично перешедшим к пойкилогидрическому образу жизни. Таков, например, южноафриканский кустарник *Myrothamnus flabellifolia* (розоцветные).

В мелких клетках таллома большинства низших растений нет центральной вакуоли, поэтому при высыхании они равномерно сжимаются без необратимых изменений ультраструктуры протопласта. Сине-зеленые водоросли, вегетирующие на поверхности почвы в пустыне, высыхая, превращаются в темную корочку. От редких дождей их слизистая масса набухает и нитчатые тела начинают вегетировать. Мхи, растущие на сухих скалах, стволах деревьев или на поверхности почвы лугов и степей (роды *Thuidium*, *Tortula* и др.), также могут сильно высыхать, не теряя жизнеспособности.

Пойкилогидричны пыльцевые зерна и зародыши в семенах растений.

Гомойогидрические растения способны поддерживать относительное постоянство обводненности тканей. К ним относят большинство высших наземных растений. Для них характерна крупная центральная вакуоль в клетках. Благодаря этому клетка всегда имеет запас воды и не так сильно зависит от изменчивых внешних условий. Кроме того, побеги покрыты с поверхности эпидермисом с малопроницаемой для воды кутикулой, транспирация регулируется устьичным аппаратом, а хорошо развитая корневая система во время вегетации может непрерывно поглощать влагу из почвы. Однако способности гомойогидрических растений регулировать свой водный обмен различны. Среди них выделяют разные по экологии группы.

Экологические группы растений по отношению к воде. Гидатофиты — это водные растения, целиком или почти целиком погруженные в воду. Среди них — цветковые, которые вторично перешли к водному образу жизни (элодея, рдесты, водяные лютики, валлиснерия, уруть и др.). Вынутые из воды, эти растения быстро высыхают и погибают. У них редуцированы устьица и нет кутикулы.

Листовые пластинки у гидатофитов, как правило, тонкие, без дифференцировки мезофилла, часто рассеченные, что способствует более полному использованию ослабленного в воде солнечного света и усвоению CO_2 . Нередко выражена разнолистность —

гетерофиллия; у многих видов есть плавающие листья, имеющие световую структуру. Поддерживаемые водой побеги часто не имеют механических тканей, в них хорошо развита аэренхима.

Корневая система цветковых гидатофитов сильно редуцирована, иногда отсутствует совсем или утратила свои основные функции (у рясок). Поглощение воды и минеральных солей происходит всей поверхностью тела. Цветоносные побеги, как правило, выносятся над водой (реже опыление совершается в воде), а после опыления побеги снова могут погружаться, и созревание плодов происходит под водой (валлиснерия, элодея, рдесты и др.).

Гидрофиты — это растения наземно-водные, частично погруженные в воду, растущие по берегам водоемов, на мелководьях, на болотах. Встречаются в районах с самыми разными климатическими условиями. К ним можно отнести тростник обыкновенный, частуху подорожниковую, вахту трехлистную, калужницу болотную и другие виды. У них лучше, чем у гидатофитов, развиты проводящие и механические ткани. Хорошо выражена аэренхима. В аридных районах при сильной инсоляции их листья имеют световую структуру. У гидрофитов есть эпидермис с устьицами, интенсивность транспирации очень высока, и они могут расти только при постоянном интенсивном поглощении воды.

Гигрофиты — наземные растения, живущие в условиях повышенной влажности воздуха и часто на влажных почвах. Среди них различают теневые и световые. Теневые гигрофиты — это растения нижних ярусов сырых лесов в разных климатических зонах (недотрога, бирюца альпийская, бодяк огородный, многие тропические травы и т. п.). Из-за высокой влажности воздуха у них может быть затруднена транспирация, поэтому для улучшения водного обмена на листьях развиваются гидатоды, или водяные устьица, выделяющие капельно-жидкую воду. Листья часто тонкие, с теневой структурой, со слабо развитой кутикулой, содержат много свободной и малосвязанной воды. Обводненность тканей достигает 80% и более. При наступлении даже непродолжительной и обильной засухи в тканях создается отрицательный водный баланс, растения завядают и могут погибнуть.

К световым гигрофитам относятся и виды открытых местобитаний умеренной полосы, растущие на постоянно влажных почвах и во влажном воздухе (папирус, рис, сердечники, подмаренник болотный, росинка и др.).

Мезофиты могут переносить непродолжительную и не очень сильную засуху. Это растения, произрастающие при среднем увлажнении, умеренно теплом режиме и достаточно хорошей обеспеченности минеральным питанием. К мезофитам можно отнести листопадные деревья верхних ярусов тропических лесов, листопадные деревья саванн, древесные породы влажных вечнозеленых субтропических лесов, летнезеленые лиственные породы лесов умеренной зоны, кустарники подлеска, травянистые растения дубравной широкотравья, растения заливных и не слишком сухих суходольных лугов, пустынные эфемеры и эфемероиды, многие сорные

и большинство культурных растений. Из приведенного перечня видно, что группа мезофитов очень обширна и неоднородна. По способности регулировать свой водный обмен одни приближаются к гигрофитам, другие — к засухоустойчивым формам.

Ксерофиты растут в местах с недостаточным увлажнением и имеют приспособления, позволяющие добывать воду при ее недостатке, ограничивать испарение воды или запасать ее на время засухи. Ксерофиты лучше, чем все другие растения, способны регулировать водный обмен, поэтому и во время продолжительной засухи остаются в активном состоянии. Это растения пустынь, степей, жестколистных вечнозеленых лесов и кустарниковых зарослей, песчаных дюн и сухих сильно нагреваемых склонов.

Ксерофиты подразделяются на два основных типа: суккуленты и склерофиты.

Суккуленты — сочные растения с сильно развитой водозапасяющей паренхимой в разных органах. Стеблевые суккуленты — кактусы, стапелии, кактусовидные молочаи; листовые суккуленты — алоэ, агавы, мезембриантемумы, молодило, очитки; корневые суккуленты — аспарагус, кислица. В пустынях Центральной Америки и Южной Африки суккуленты могут определять облик ландшафта.

Листья, а в случае их редукции стебли суккулентов имеют толстую кутикулу, часто мощный восковой налет или густое опушение. Устьица погруженные, открываются в щель, где задерживаются водяные пары. Днем они закрыты. Это помогает суккулентам сберегать накопленную влагу, но зато ухудшает газообмен, затрудняет поступление CO_2 внутрь растения. Поэтому многие суккуленты из семейств лилейных, бромелиевых, кактусовых, толстянковых ночью при открытых устьицах поглощают CO_2 , который только на следующий день перерабатывают в процессе фотосинтеза. Поглощенный CO_2 переводится в малаг. Кроме того, при дыхании ночью углеводы разлагаются не до углекислого газа, а до органических кислот, которые отводятся в клеточный сок. Днем на свету малаг и другие органические кислоты расщепляются с выделением CO_2 , который используется в процессе фотосинтеза. Таким образом, крупные вакуоли с клеточным соком запасают не только воду, но и CO_2 . Так как у суккулентов ночная фиксация углекислоты и переработка ее днем в ходе фотосинтеза разделены во времени, они обеспечивают себя углеродом, не подвергаясь риску чрезмерной потери воды, но масштабы поступления углекислого газа при таком способе невелики и растут суккуленты медленно.

Осмотическое давление клеточного сока суккулентов мало — всего $3 \cdot 10^5 - 8 \cdot 10^5$ Па (3—8 атм), они развивают небольшую сосущую силу и способны всасывать воду лишь атмосферных осадков из верхних почвенных горизонтов. Корневая система их неглубокая, но сильно распростертая, что особенно характерно для кактусов.

Склерофиты — это растения, наоборот, сухие на вид, часто с узкими и мелкими листьями, иногда свернутыми в трубочку. Ли-

ства могут быть также рассеченными, покрытыми волосками или восковым налетом. Хорошо развита склеренхима, поэтому растения без вредных последствий могут терять до 25% влаги не завядая. В клетках преобладает связанная вода. Сосущая сила корней до нескольких десятков атмосфер, что позволяет успешно добывать воду из почвы. При недостатке воды резко снижают транспирацию. Склерофиты можно подразделить на две группы: эуксерофитов и стинаксерофитов.

К *эуксерофитам* относятся многие степные растения с розеточными и полурозеточными, сильно опушенными побегами, полукустарнички, некоторые злаки, полынь холодная, эдельвейс эдельвейсовидный и др. Наибольшую биомассу эти растения создают в период, благоприятный для вегетации, а в жару уровень обменных процессов у них очень низок.

Стинаксерофиты — это группа узколистных дерновишных злаков (ковыли, тонконоги, типчак и др.). Характеризуются низкой транспирацией в засушливый период и могут переносить особенно сильное обезвоживание тканей. Свернутые в трубочку листья имеют внутри влажную камеру. Транспирация идет через погруженные в бороздки устьица внутрь этой камеры, что снижает потери влаги.

Кроме названных экологических групп растений, выделяют еще целый ряд смешанных или промежуточных типов.

Различные пути регуляции водообмена позволили растениям заселить самые различные по экологическим условиям участки суши. Многообразие приспособлений лежит, таким образом, в основе распространения растений по поверхности земли, где дефицит влаги является одной из главных проблем экологических адаптаций.

Водный баланс наземных животных. Животные получают воду тремя основными путями: через питье, вместе с сочной пищей и в результате метаболизма, т. е. из счет окисления и расщепления жиров, белков и углеводов.

Некоторые животные могут впитывать воду через покровы из влажного субстрата или воздуха, например личинки некоторых насекомых — мушкетера, жуков-щелкунов и др.

Потери воды у животных происходят через испарение покровами или со слизистой оболочкой дыхательных путей, путем выведения из тела мочи и непереваренных остатков пищи.

Хотя животные могут выдерживать кратковременные потери воды, но в целом расход ее должен возмещаться приходом. Потери воды приводит к гибели скорее, чем голодание.

Виды, получившие воду в основном через питье, сильно зависят от наличия водопоев. Это особенно характерно для крупных млекопитающих. В сухих, аридных районах такие животные совершают значительные миграции к водоемам и не могут существовать, если долго далеко от них. В африканских саваннах слоны, антилопы, львы, гиены регулярно посещают водопой. Для

куланов Бадхызского заповедника водопои определяют летнее размещение табунов, суточный ритм и поведение животных.

В питьевой воде нуждаются и многие птицы. Ласточки и стрижи пьют на лету, проносясь над поверхностью водоема. Рябки в пустынях ежедневно совершают многокилометровые перелеты к водоемам и приносят воду птенцам. Самцы рябков используют исключительный в своем роде способ переноса воды — они пропитывают свою оперение на груди, а птенцы отжимают клювами набухшие перья.

В то же время многие животные могут обходиться совсем без питьевой воды, получая влагу иными способами.

Влажность воздуха также очень важна для животных, так как от нее зависит величина испарения с поверхности тела. Потери воды через испарение обусловлены также строением покровов. Некоторые виды не могут обитать в сухом воздухе и нуждаются в полном насыщении его водяными парами. Другие без вреда для себя населяют самые засушливые районы.

Среди ряда групп животных можно выделить *гигрофилов* и *ксерофилов*, т. е. влаголюбивые и сухолюбивые виды. Промежуточную группу составляют *мезофилы*. Среди насекомых, например, гигрофильны кровососущие комары, которые активны преимущественно в вечерние и утренние часы, а днем — либо в пасмурную погоду, либо только в тени, под пологом леса, т. е. при повышенной влажности воздуха. Ксерофильны жуки-скакуны, пустынные жуки-чернотелки, пустынная саранча и др.

Способы регуляции водного баланса у животных разнообразнее, чем у растений. Их можно разделить на поведенческие, морфологические и физиологические.

К числу поведенческих приспособлений относятся поиски водоемов, выбор мест обитания, рытье нор и т. п. В норах влажность воздуха приближается к 100%, даже когда на поверхности очень сухо. Это снижает необходимость испарения через покровы, экономит влагу в организме.

В эффективности поведенческих приспособлений для обеспечения водного баланса можно убедиться на примере пустынных мокриц. Мокрицы — типичные ракообразные, не отличающиеся особыми анатомо-морфологическими приспособлениями к наземному образу жизни. Тем не менее представители рода *Hemilepistus* освоили самые сухие и жаркие места на Земле — глинистые пустыни. Там они роют глубокие вертикальные норки, где всегда влажно, и покидают их, выходя на поверхность, лишь в те часы суток, когда высока влажность приземного слоя воздуха. Когда почва иссушается особенно сильно и возникает угроза снижения влажности воздуха в норке, самки закрывают отверстие сильно склеротизованными передними сегментами тела, создавая замкнутое, насыщенное парами пространство и оберегая молодь от высыхания.

К морфологическим способам поддержания нормального водного баланса относятся образования, способствующие задержанию воды в теле: раковины наземных улиток, ороговевшие по-

крови рентилий, развитие эпикутикулы у насекомых и т.п. У пустынных жуков-чернотелок срастаются и прирастают к телу надкрылья, вторая пара крыльев редуцируется и между телом и надкрыльями образуется камера, куда выходят дыхальца насекомого. Эта камера открывается наружу лишь небольшой узкой щелью, воздух в ней насыщен водяными парами. Части тела, соприкасающиеся с внешней средой, защищены непроницаемой для воды эпикутикулой.

Физиологические приспособления к регуляции водного обмена — это способность к образованию метаболической влаги, экономии воды при выделении мочи и кала, развитие выносливости к обезвоживанию организма, величина потоотделения и отдачи воды со слизистых.

Выносливость к обезвоживанию, как правило, выше у животных, подвергающихся тепловым перегрузкам. Для человека потеря воды, превышающая 10% массы тела, смертельна. Верблюды переносят потери воды до 27, овцы — до 23, собаки — до 17%.

Экономия воды в пищеварительном тракте достигается всасыванием воды кишечником и продуцированием сухого кала. Содержание воды в испражнениях животных варьирует в зависимости от состава корма, но в целом отражает приспособленность к обитанию в разных условиях влажности. Например, на 100 г сухого молока коров на пастбище приходится 566 г воды, тогда как у верблюдов — 109, а при безводной диете — всего 76 г.

У насекомых, обитающих в аридных районах, выделительные органы — мальпигиевы сосуды — свободными концами входят в тесный контакт со стенкой задней кишки и всасывают воду из ее содержимого. Таким образом вода вновь возвращается в организм (у пустынных жуков-чернотелок, муравьиные львы, личинки божьих коровок и др.).

Для экономии воды, выводимой через почки, нужна перестройка азотного обмена. При распаде белков у большинства водных организмов образуется аммиак, который токсичен для цитоплазмы даже в малых концентрациях. На процесс его образования и выведения тратится много воды. У наземных животных аммиак присутствует среди продуктов обмена только у тех форм, которые обитают в условиях достаточного обеспечения водой, например у тех, непрерывно питающихся соком растений. Основной компонент выделяемой мочи у наземных млекопитающих — мочевина. Это менее токсичный продукт обмена, который может накапливаться в плазме и полостных жидкостях и выводиться в более концентрированных растворах, что экономит воду. С мочой выводятся также различные соли. Общая концентрация мочи по сравнению с плазмой может служить показателем способности к экономии воды при экскреции. У человека моча концентрированнее плазмы в 3,3 раза, у овец — в 7,6, у верблюда — в 8, у тушканчиков — в 14 раз.

Численность пресмыкающихся и сухопутные черепахи — группы, обитающие в наиболее аридных районах, — выделяют малораство-

римумую мочевую кислоту. Это же характерно для птиц и высших насекомых. Паукообразные выделяют гуанин. При образовании гуанина и мочевой кислоты затрачивается минимальное количество воды.

Жизнь за счет метаболической влаги доступна не всем животным. Окисление жиров требует большого количества кислорода, а дополнительная вентиляция легких в сухом воздухе сопровождается потерей водяных паров. Жир в горбах верблюдов не является для них основным источником водоснабжения, так как расход воды на усиленное дыхание при терморегуляции равен или даже превышает количество получаемой метаболической воды. Поэтому верблюды нуждаются в периодическом питье.

Мелкие млекопитающие, спасающиеся от жары в прохладных норах, могут покрывать значительную часть своих расходов в результате окислительных процессов, так как им не требуется дополнительно вода на терморегуляцию. Почти исключительно на сухом корме живут такие пустынные виды, как многие тушканчики, американская кенгуровая крыса, африканская песчанка и др. Кенгуровых крыс содержали в лаборатории на сухой перловой крупе. При этом из 100 г корма, потребляемого зверьком за месяц, образуется около 54 г воды. Кроме нее, животные использовали лишь абсорбированную крупой влагу, содержание которой, в зависимости от влажности воздуха, составляет от 10 до 18%.

Метаболическую воду в большей мере могут использовать насекомые, чем позвоночные животные, так как трахейная система насекомых осуществляет эффективный воздушный дрепаж с малыми потерями на испарение. У многих видов жировое тело служит преимущественно источником воды, а не энергетических запасов. Гусеницы платяной моли, мельничной огневки, амбарный и рисовый долгоносики и многие другие живут исключительно за счет сухой пищи.

Испарение, связанное с необходимостью терморегуляции, может служить причиной истощения водных ресурсов организма. В пустынях противостоять перегреву путем испарения воды могут только крупные животные. Общая тепловая нагрузка пропорциональна относительной поверхности и поэтому особенно велика для мелких форм. Для животного массой 100 г расход воды составил бы в час около 15% от массы тела, а массой 10 г — около 30%, т. е. за немногие часы была бы истрачена вся вода организма. Поэтому мелкие гомойотермные животные в сухом и жарком климате избегают воздействия жары и экономят влагу, укрываясь под землей.

У пойкилотермных повышение температуры тела вслед за нагреванием воздуха позволяет избегать излишних потерь воды, которая тратится у гомойотермных для поддержания постоянной температуры.

Преимущества колеблющейся температуры тела используют и животные с хорошей температурной регуляцией, специализированные к жизни в пустыне. Например, верблюды способны отклю-

чать, на некоторое время терморегуляционное испарение. Летом температура тела верблюда колеблется в течение суток в пределах 5—6°C. Утром она составляет +34...+35°C. С наступлением дневной жары тепло, поступающее извне, идет на нагревание тела до +40,7°C, почти до предела выносливости. При этом животное массой 500 кг аккумулирует около 10 500 кДж, для рассеивания которых потребовалось бы затратить 5 л воды. Накопленное тепло выводится из организма ночью путем прямого излучения, когда воздух становится прохладнее тела.

Пойкилотермные животные, однако, не могут избежать потерь воды на испарение. Даже у рептилий с их ороговевшим эпидермисом потери воды через кожу значительны. У мелких ящериц они могут достигать 20% и более от массы тела за сутки. Поэтому и для пойкилотермных основной путь сохранения водного баланса при жизни в пустыне — это избегание излишних тепловых нагрузок.

Издуют как экологический фактор для наземных организмов

Наземно-воздушная среда — самая сложная по экологическим условиям. Жизнь на суше потребовала таких приспособлений, которые оказались возможными лишь при достаточно высоком уровне организации растений и животных.

Низкая плотность воздуха определяет его малую подъемную силу и незначительную опорность. Обитатели воздушной среды должны обладать собственной опорной системой, поддерживающей тело: растения — разнообразными механическими тканями, животные — твердым или, значительно реже, гидростатическим скелетом. Кроме того, все обитатели воздушной среды тесно связаны с поверхностью земли, которая служит им для прикрепления и опоры. Жизнь во внешнем состоянии в воздухе невозможна.

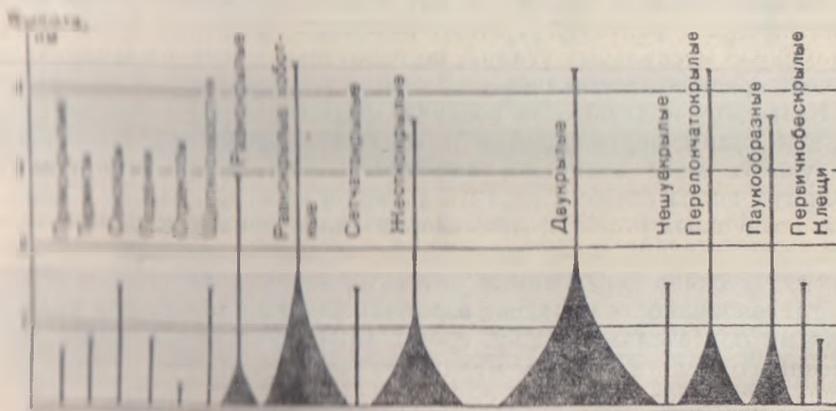


Рис. 14. Распределение численности воздушного планктона по высоте (по Р. Дажо, 1975).

нием высоты над уровнем моря давление уменьшается. На высоте 5800 м оно равняется лишь половине нормального. Низкое давление может ограничивать распространение видов в горах. Для большинства позвоночных верхняя граница жизни около 6000 м. Снижение давления влечет за собой уменьшение обеспеченности кислородом и обезвоживание животных за счет увеличения частоты дыхания. Примерно таковы же пределы продвижения в горы высших растений. Несколько более выносливы членистоногие (погохвостки, клещи, пауки), которые могут встречаться на ледниках, выше границы растительности.

В целом все наземные организмы гораздо более стенобаты, чем водные, так как обычные колебания давления в окружающих их среде составляют доли атмосферы, и даже для поднимающихся на большую высоту птиц не превышают $\frac{1}{3}$ нормального.

Газовый состав воздуха. Кроме физических свойств воздушной среды, для существования наземных организмов чрезвычайно важны ее химические особенности. Газовый состав воздуха в приземном слое атмосферы довольно однороден в отношении содержания главных компонентов (азот — 78,1, кислород — 21,0, аргон — 0,9, углекислый газ — 0,03 % по объему) благодаря высокой диффузионной способности газов и постоянному перемешиванию конвекционными и ветровыми потоками. Однако различные примеси газообразных, капельно-жидких и твердых (пылевых) частиц, попадающих в атмосферу из локальных источников, могут иметь существенное экологическое значение.

Высокое содержание кислорода способствовало повышению обмена веществ у наземных организмов по сравнению с первичноводными. Именно в наземной обстановке, на базе высокой эффективности окислительных процессов в организме, возникла гомойотермия животных. Кислород, из-за постоянно высокого его содержания в воздухе, не является фактором, лимитирующим жизнь в наземной среде. Лишь местами, в специфических условиях, создается временный его дефицит, например в скоплениях разлагающихся растительных остатков, запасах зерна, муки и т. п.

Содержание углекислого газа может изменяться в отдельных участках приземного слоя воздуха в довольно значительных пределах. Например, при отсутствии ветра в центре больших городов концентрация его возрастает в десятки раз. Закономерны суточные изменения содержания углекислоты в приземных слоях, связанные с ритмом фотосинтеза растений, и сезонные, обусловленные изменениями интенсивности дыхания живых организмов, преимущественно микроскопического населения почв. Повышенное насыщение воздуха углекислым газом возникает в зонах вулканической активности, возле термальных источников и других подземных выходов этого газа. В высоких концентрациях углекислый газ токсичен. В природе такие концентрации встречаются редко.

В природе основным источником углекислоты является так называемое почвенное дыхание. Почвенные микроорганизмы и животные дышат очень интенсивно. Углекислый газ диффундирует

на почву и атмосферу, особенно энергично во время дождя. Много его выделяют почвы умеренно влажные, хорошо прогреваемые, богатые органическими остатками. Например, почва букового леса выделяет CO_2 от 15 до 22 кг/га в час, а неудобренная песчаная всего 2 кг/га.

В современных условиях мощным источником поступления до-полнительных количеств CO_2 в атмосферу стала деятельность человека по сжиганию ископаемых запасов топлива.

Низкое содержание углекислого газа тормозит процесс фотосинтеза. В условиях закрытого грунта можно повысить скорость фотосинтеза, увеличив концентрацию углекислого газа; этим пользуются в практике тепличного и оранжерейного хозяйства. Однако излишние количества CO_2 приводят к отравлению растений.

Азот воздуха для большинства обитателей наземной среды представляет инертный газ, но ряд микроорганизмов (клубеньковые бактерии, азотобактер, клостридии, сине-зеленые водоросли и др.) обладает способностью связывать его и вовлекать в биологический круговорот.

Местные примеси, поступающие в воздух, также могут существенно повлиять на живые организмы. Это особенно относится к ядовитым газообразным веществам — метану, оксиду серы (IV), оксиду углерода (II), оксиду азота (IV), сероводороду, соединениям азота, а также к частицам пыли, сажи и т. п., засоряющим воздух в промышленных районах. Основным современным источником антропогенного физического загрязнения атмосферы антропогенная работа различных промышленных предприятий и транспорта, а также печи и т. п. Оксид серы (SO_2), например, ядовит для растений даже в концентрациях от одной пятидесятитысячной до одной миллионной от объема воздуха. Вокруг промышленных центров, загрязняющих атмосферу этим газом, погибает почти вся растительность. Некоторые виды растений особо чувствительны к SO_2 , и служат четким индикатором его накопления в воздухе. Например, лишайники погибают даже при следах оксида серы (IV) в окружающей атмосфере. Присутствие их в лесах вокруг крупных городов свидетельствует о высокой чистоте воздуха. Устойчивость растений в зависимости от воздушной среды учитывают при подборе видов для озеленения населенных пунктов. Чувствительны к загрязнению, например, обыкновенная ель и сосна, клен, липа, береза. Наиболее устойчивы тую, тополь канадский, клен американский, бузина и некоторые другие.

**Низкое — рельеф,
повышенное и биологические особенности
находятся в воздушной среде
и имеют значение организмов**

Биологические факторы среды. Свойства грунта и рельеф местности также влияют на условия жизни наземных организмов, в первую очередь растений. Свойства земной поверхности, оказы-

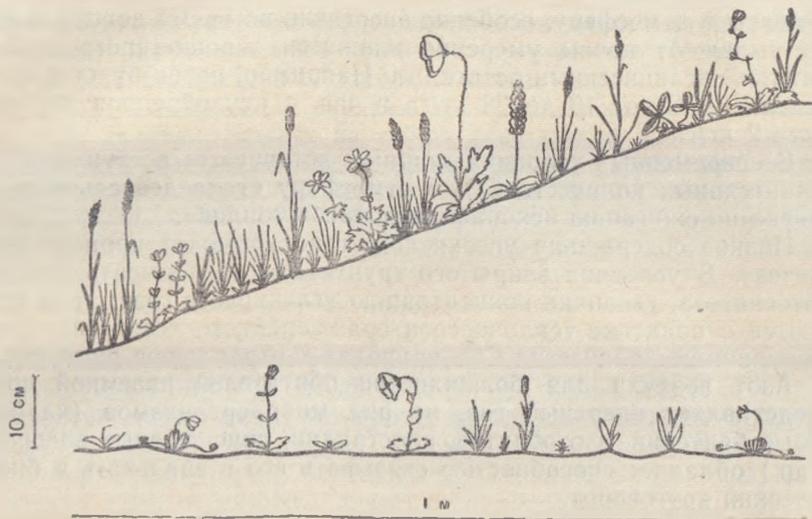


Рис. 17. Влияние микроклимата на растительность в тундре (по Ю. И. Чернову, 1980):
вверху — хорошо прогреваемый склон южной экспозиции; *внизу* — горизонтальный участок плакора. (Флористический состав на обоих участках одинаков).

вающие экологическое воздействие на ее обитателей, объединяют названием *эдафические факторы среды* (от греч. *эдаφος* — основание, почва).

Характер корневой системы растений зависит от гидротермического режима, аэрации, сложения, состава и структуры почвы. Например, корневые системы древесных пород (березы, лиственницы) в районах с многолетней мерзлотой располагаются на небольшой глубине и распростерты вширь. Там, где нет многолетней мерзлоты, корневые системы этих же растений менее распростерты и проникают вглубь. У многих степных растений корни могут доставать воду с большой глубины, в то же время у них много и поверхностных корней в гумусированном горизонте почвы, откуда растения поглощают элементы минерального питания. На переувлажненной, плохо аэрированной почве в мангровых зарослях многие виды имеют специальные дыхательные корни — пневматофоры.

Можно выделить целый ряд экологических групп растений по отношению к разным свойствам почв. Так, по реакции на кислотность почвы различают: 1) *ацидофильные* виды — растут на кислых почвах с рН менее 6,7 (растения сфагновых болот, белоус); 2) *нейтрофильные* — тяготеют к почвам с рН 6,7—7,0 (большинство культурных растений); 3) *базифильные* — растут при рН более 7 (мордовник, лесная ветреница); 4) *индифферентные* — могут произрастать на почвах с разным значением рН (ландыш, овсяница овечья).

По отношению к валовому составу почвы различают: 1) *оли-*

этрофные растения, довольствующиеся малым количеством зольных элементов (сосна обыкновенная); 2) *этрофные*, нуждающиеся в большом количестве зольных элементов (дуб, спыть обыкновенная, пролесник многолетний); 3) *мезотрофные*, требующие умеренного количества зольных элементов (ель обыкновенная). *Нигрофиты* — растения, предпочитающие почвы, богатые азотом (крапива двудомная). Растения засоленных почв составляют группу *галофитов* (солерос, сарсазан, кокпек). Некоторые виды растений приспособлены к разным субстратам: *петрофиты* растут на каменных почвах, а *псаммофиты* заселяют сыпучие пески.

Рельеф местности и характер грунта влияют на специфику передвижения животных. Например, копытные, страусы, дрофы, живущие на открытых пространствах, нуждаются в твердом грунте для усиления отталкивания при быстром беге. У ящериц, обитающих на сыпучих песках, пальцы окаймлены бахромкой из мелких чешуек, которая увеличивает поверхность опоры. Для наземных обитателей, роющих норы, плотные грунты неблагоприятны. Характер почвы в ряде случаев влияет на распределение наземных животных, роющих норы, зарывающихся в грунт для спасения от жары или хищников либо откладывающих в почву яйца и т. д.

Погодные и климатические особенности. Условия жизни в наземной воздушной среде осложняются, кроме того, *погодными изменениями*. Погода — это непрерывно меняющееся состояние атмосферы у земной поверхности, до высоты примерно 20 км (граница тропосферы). Изменчивость погоды проявляется в постоянном варьировании сочетания таких факторов среды, как температура и влажность воздуха, облачность, осадки, сила и направление ветра и т. д. Для погодных изменений наряду с закономерным чередованием их в годовом цикле характерны неперiodические колебания, что существенно усложняет условия существования наземных организмов. На длину водных обитателей погода влияет в значительно меньшей степени и лишь на население поверхностных слоев.

Климат местности. Многолетний режим погоды характеризует климат местности. В понятие климата входит не только средние значения метеорологических значений, но также их годовой и суточный ход, амплитуды от нуля и их повторяемость. Климат определяется географическими условиями района.

Дополнительное разнообразие климатов осложняется действием муссонных ветров, распределением циклонов и антициклонов, влиянием горных массивов на движение воздушных масс, степенью удаленности от моря (континентальность) и многими другими местными факторами. В горах наблюдается климатическая зональность, во многом аналогичная смене зон от низких широт к высоким. Все это создает чрезвычайное разнообразие условий жизни на суше.

Для большинства наземных организмов, особенно мелких, важен не столько климат района, сколько условия их непосредст-

венного местообитания. Очень часто местные элементы среды (рельеф, экспозиция, растительность и т. п.) так изменяют в конкретном участке режим температуры, влажности, света, движения воздуха, что он значительно отличается от климатических условий местности. Такие локальные модификации климата, складывающиеся в приземном слое воздуха, называют *микроклиматом*. В каждой зоне микроклиматы очень разнообразны. Можно выделить микроклиматы сколь угодно малых участков. Например особый режим создается в венчиках цветков, что используют обитающие там насекомые. Широко известны различия температуры, влажности воздуха и силы ветра на открытом пространстве и в лесу, в травостое и над оголенными участками почвы, на склонах северной и южной экспозиций и т. п. Особый устойчивый микроклимат возникает в норах, гнездах, дуплах, пещерах и других закрытых местах.

Осадки. Помимо водообеспечения и создания запасов влаги, они могут играть и другую экологическую роль. Так, сильные ливневые дожди или град оказывают иногда механическое воздействие на растения или животных.

Особенно многообразна экологическая роль снегового покрова. Суточные колебания температур проникают в толщу снега лишь до 25 см, глубже температура почти не изменяется. При морозах в $-20...-30^{\circ}\text{C}$ под слоем снега в 30—40 см температура лишь ненамного ниже нуля. Глубокий снежный покров защищает почки возобновления, предохраняет от вымерзания зеленые части растений; многие виды уходят под снег, не сбрасывая листья, например ожика волосистая, вероника лекарственная, копытень и др.

Мелкие наземные зверьки ведут и зимой активный образ жизни, прокладывая под снегом и в его толще целые галереи ходов. Для ряда видов, питающихся подснежной растительностью, характерно даже зимнее размножение, которое отмечено, например, у леммингов, лесной и желтогорлой мыши, ряда полевок, водяной крысы и др. Тетеревиные птицы — рябчики, тетерева, тундряные куропатки — зарываются в снег на ночевку.

Крупным животным зимний снеговой покров мешает добывать корм. Многие копытные (северные олени, кабаны, овцебыки) питаются зимой исключительно подснежной растительностью, и глубокий снежный покров, а особенно твердая корка на его поверхности, возникающая в гололед, обрекают их на бескормицу. При кочевом скотоводстве в дореволюционной России огромным бедствием в южных районах был джуг — массовый падеж скота в результате гололедицы, лишавшей животных корма. Передвижение по рыхлому глубокому снегу также затруднено для животных. Лисы, например, в снежные зимы предпочитают в лесу участки под густыми елями, где тоньше слой снега, и почти не выходят на открытые поляны и опушки. Глубина снежного покрова может ограничивать географическое распространение видов. Например, настоящие олени не проникают на север в те районы, где толщина снега зимой более 40—50 см.

Толщина снежного покрова демаскирует темных животных. В отношении сезонной смены окраски у белой и тундряной куропатки, зайца-беляка, горностая, ласки, песца, по-видимому, большую роль сыграл отбор на маскировку под цвет фона. На Командорских островах наряду с белыми много голубых песцов. По наблюдениям зоологов, последние держатся преимущественно вблизи темных скал и незамерзающей прибойной полосы, а белые предпочитают участки со снежным покровом.

Основные пути приспособления живых организмов к условиям среды

Во всем разнообразии приспособлений живых организмов к неблагоприятным условиям среды можно выделить три основных пути.

Активный путь — это усиление сопротивляемости, развитие регуляторных процессов, позволяющих осуществить все жизненные функции организмов несмотря на отклонения фактора от оптимума. По отношению к температуре, например, этот путь в зачаточной форме проявляется у некоторых высших растений, несколько сильнее развит у пойкилотермных животных, но особенно ярко выражен при гомойотермии. Активное противостояние иссушению особенно характерно для склерофитов среди растений, ксерофильных насекомых (например, пустынных чернотелок), крупных гомойотермных животных аридных районов.

Пассивный путь — подчинение жизненных функций организма воздействию факторов среды. При недостатке тепла это приводит к уменьшению жизнедеятельности и понижению уровня метаболизма, что способствует экономному использованию энергетических ресурсов. Компенсаторно повышается устойчивость клеток и тканей организма. Пассивный путь адаптации к влиянию неблагоприятных температур свойствен всем растениям и пойкилотермным животным. Среди млекопитающих и птиц преимущества пассивного приспособления в неблагоприятные периоды года используют гетеротермные виды, впадающие в оцепенение или спячку. Элементы пассивной адаптации присущи и типичным гомойотермным животным, обитающим в условиях крайне низких температур. Это выражается в некотором снижении уровня обмена, замедлении темпов роста и развития, что позволяет экономнее тратить ресурсы по сравнению с быстро развивающимися видами.

Пассивное подчинение водному режиму среды свойственно пойкилоидрическим растениям и животным, способным выносить высыхание: напочвенным водорослям, лишайникам, нематодам, коловраткам и т. п. Элементы этого пути приспособления можно отметить и у видов, впадающих в летнюю спячку: сусликов, бобрятков и других грызунов.

Избегание неблагоприятных воздействий — третий возможный путь приспособления к среде. Общий способ для всех групп организмов — выработка таких жизненных циклов, при которых наи-

более уязвимые стадии развития завершаются в самые благоприятные по температурным и другим условиям периоды года. Для животных основным способом избегания пессимальных температур являются разнообразные формы поведения. Изменения в ростовых процессах растений — в известной мере экологический аналог поведения животных. Например, карликовость тундровых растений помогает использовать тепло приземного слоя и избежать влияния низких температур воздуха.

Избегание, уход от действия крайних температур или недостатка влаги свойствен организмам в той или иной мере и при активном, и при пассивном пути адаптации к среде. Все три пути приспособления характерны и по отношению к другим экологическим факторам среды. Чаще всего приспособление вида к среде осуществляется тем или иным сочетанием всех трех возможных путей адаптаций.

ВОДНАЯ СРЕДА ОБИТАНИЯ. СПЕЦИФИКА АДАПТАЦИЙ ГИДРОБИОНТОВ

Вода как среда обитания имеет ряд специфических свойств, таких, как большая плотность, сильные перепады давления, относительно малое содержание кислорода, сильное поглощение солнечных лучей и др. Водоёмы и отдельные их участки различаются, кроме того, солевым режимом, скоростью горизонтальных перемещений (течений), содержанием взвешенных частиц. Для жизни придонных организмов имеют значение свойства грунта, режим разложения органических остатков и т. п. Поэтому наряду с адаптациями к общим свойствам водной среды ее обитатели должны быть приспособлены и к разнообразным частным условиям. Обитатели водной среды получили в экологии общее название *гидробионтов*. Они населяют Мировой океан, континентальные водоёмы и подземные воды. В любом водоёме можно выделить различные по условиям зоны.

Экологические зоны Мирового океана

В океане вместе с входящими в него морями различают прежде всего две экологические области: толщу воды — *пелагиаль* и дно — *бенталь*. В зависимости от глубины бенталь делится на *сублитторальную зону* — область плавного понижения суши до глубины примерно 200 м, *батиальную* — область крутого склона и *абиссальную зону* — область океанического ложа со средней глубиной 3—6 км. Еще более глубокие области бентали, соответствующие наднамам океанического ложа, называют *ультраабиссалью*. Кромка берега, заливаемая во время приливов, называется *литоралью*. Выше уровня приливов часть берега, увлажняемая брызгами прибоя, получила название *супралиторали*.

Естественно, что, например, обитатели сублиторали живут в условиях относительно невысокого давления, дневного солнечного



Рис. 10. Экологические зоны Мирового океана (по А. С. Константинову, 1967).

изменения, часто довольно значительных изменений температурный режим. Обитатели абиссальных и ультраабиссальных глубин существуют во мраке, при постоянной температуре и чудовесно малом давлении и несколько сотен, а иногда и около тысячи атмосфер. Поэтому одно лишь указание на то, в какой зоне бентали обитает тот или иной вид организмов, уже говорит о том, какими особенными экологическими свойствами он должен обладать. Все название для океана получило название *бентоса*.

При этом сам, обитающий в толще воды, или пелагиали, относятся к пелагосу. Пелагиаль также делят на вертикальные зоны, соответствующие по глубине зонам бентали: эпипелагиаль, батипелагиаль, абиосопелагиаль. Нижняя граница эпипелагиали (не более 50 м) определяется проникновением солнечного света в количестве, достаточном для фотосинтеза. Зеленые растения глубже этих зон существовать не могут. В сумеречных батинальных и полных мраке абиссальных глубинах обитают лишь микроорганизмы и животные. Другие экологические зоны выделяются и во всех других зонах водоемов: озерах, болотах, прудах, реках и т. д. Разнообразие гидробионтов, обитавших все эти места обитания, очень велико.

Плотность и давление водной среды

Плотность воды — это фактор, определяющий условия передвижения водных организмов и давление на разных глубинах. Для дистиллированной воды плотность равна 1 г/см^3 при $+4^\circ\text{C}$. Плотность пресных вод, содержащих растворенные соли, может быть больше, до $1,25 \text{ г/см}^3$. Давление возрастает с глубиной примерно в среднем до $1 \cdot 10^5 \text{ Па}$ (1 атм) на каждые 10 м.

В связи с резким градиентом давления в водоемах гидробионты в целом значительно более эврибатны по сравнению с сухопут-

ными организмами. Некоторые виды, распространенные на разных глубинах, переносят давление от нескольких до сотен атмосфер. Например, голотурин рода *Elpidia*, червь *Priapulid caudatus* обитают от прибрежной зоны до ультраабиссали. Даже пресноводные обитатели, например туфельки, сувойки, жуки-плавунцы и др. выдерживают в опыте до $6 \cdot 10^7$ Па (600 атм).

Однако многие обитатели морей и океанов относительно стенобатны и приурочены к определенным глубинам. Стенобатность чаще всего свойственна мелководным и глубоководным видам. Только на литорали обитают кольчатый червь пескожил *Agenicola*, моллюски морские блюдечки (*Patella*). Многие рыбы, например из группы удильщиков, головоногие моллюски, ракообразные, погонофоры, морские звезды и др. встречаются лишь на больших глубинах при давлении не менее $4 \cdot 10^7$ — $5 \cdot 10^7$ Па (400—500 атм).

Плотность воды обеспечивает возможность опираться на нее, что особенно важно для бесскелетных форм. Опорность среды служит условием парения в воде, и многие гидробионты приспособлены именно к этому образу жизни. Взвешенные, парящие в воде организмы объединяют в особую экологическую группу гидробионтов — *планктон*.

В составе планктона — одноклеточные водоросли, простейшие, медузы, сифонофоры, гребневники, крылоногие и килевоногие моллюски, разнообразные мелкие рачки, личинки донных животных, икра и мальки рыб и многие другие. Планктонные организмы обладают многими сходными адаптациями, повышающими их плавучесть и препятствующими оседанию на дно. К таким приспособлениям относятся: 1) общее увеличение поверхности тела за счет уменьшения размеров, сплюснутости, удлинения, развития многочисленных выростов или щетинок, что увеличивает трение о воду; 2) уменьшение плотности за счет редукции скелета, накопления в теле жиров, пузырьков газа и т. п. У одноклеточных диатомовых водорослей запасные вещества отлагаются не в виде тяжелого крахмала, а в виде жировых капель. Ночесветка *Noctiluca* отличается таким обилием газовых вакуолей и капелек жира в клетке, что протоплазма в ней имеет вид тяжей, сливающихся только вокруг ядра. Воздухоносные камеры есть и у сифонофор, ряда медуз, планктонных брюхоногих моллюсков и др.

Одноклеточные водоросли (*фитопланктон*) парят в воде пассивно, большинство же планктонных животных способно к активному плаванию, но в ограниченных пределах. Планктонные организмы не могут преодолевать течения и переносятся ими на большие расстояния. Многие виды зоопланктона способны, однако, к вертикальным миграциям в толще воды на десятки и сотни метров как за счет активного передвижения, так и за счет регулирования плавучести своего тела. Особую разновидность планктона составляет экологическая группа *нейстона* — обитатели поверхностной пленки воды на границе с воздушной средой.

Плотность и вязкость воды сильно влияют на возможность активного плавания. Животных, способных к быстрому плаванию

о преодолению сил течений, объединяют в экологическую группу пловцов. Представители пектона — рыбы, кальмары, дельфины. Быстрое движение в водной толще возможно лишь при наличии гидродинамической формы тела и сильно развитой мускулатуры. Торпедообразная форма вырабатывается у всех хороших пловцов независимо от их систематической принадлежности и способа движения в воде: реактивного, за счет изгибания тела, с помощью конечностей.

Кислородный режим. В насыщенной кислородом воде содержание его не превышает 10 мл в 1 л, это в 21 раз ниже, чем в атмосфере. Поэтому условия дыхания гидробионтов значительно усложнены. Кислород поступает в воду в основном за счет фотосинтетической деятельности водорослей и диффузии из воздуха. Поэтому верхние слои водной толщи, как правило, богаче этим газом, чем нижние. С повышением температуры и солёности воды концентрация в ней кислорода понижается. В слоях, сильно заселённых животными и бактериями, может создаваться резкий дефицит O_2 из-за усиленного его потребления. Например, в Мировом океане богатые жизнью глубины от 50 до 1000 м характеризуются резким ухудшением аэрации — она в 7—10 раз ниже, чем в поверхностных водах, населённых фитопланктоном. Около дна водоемов условия могут быть близки к анаэробным.

Среди водных обитателей много видов, способных переносить широкие колебания содержания кислорода в воде, вплоть до почти полного его отсутствия (*эвриоксибионты*). К ним относятся, например, пресноводные олигохеты *Tubifex tubifex*, брюхоногие моллюски *Unió unió*. Среди рыб очень слабое насыщение воды кислородом могут выдерживать сазан, линь, караси. Вместе с тем ряд видов стеноксибионты — они могут существовать лишь при достаточно высоком насыщении воды кислородом (трехлопастные форели, щука, голец, ресниччатый червь *Planaria* (лента, личинки дождевых червей, веслонок и др.) Многие виды способны при недостатке кислорода впадать в неактивное состояние — анабиоз — в таком образе пережить неблагоприятный период.

Дыхание гидробионтов осуществляется либо через поверхность тела, либо через диффузионно-проходные органы — жабры, легкие, трахеи. При этом жабры могут служить дополнительным органом дыхания. Например, рыба линь через кожу потребляет в среднем до 63% кислорода. Если через покровы тела происходит газообмен, то они очень тонки. Дыхание облегчается также увеличением поверхности. Это достигается в ходе эволюции видов образованными различными выростов, утолщением, удлинением, общим увеличением размеров тела. Некоторые виды при недостатке кислорода активно изменяют величину дыхательной поверхности. Червь *Tubifex tubifex* сильно вытягивает тело в длину; гидры в активном — шарообразны; иглокожие — амбулакральные ножки. Многие сидячие и малоподвижные животные обновляют вокруг себя воду, либо создавая ее направленный ток, либо колебатель-

ными движениями способствуя ее перемешиванию. Двустворчатым моллюском для этой цели служат реснички, выстилающие стенки мантийной полости; ракообразным — работа брюшных или грудных ножек. Пиявки, личинки комаров-звонцов (мотыль), многие олигохеты колышут тело, высунувшись из грунта.

У некоторых видов встречается комбинирование водного и воздушного дыхания. Таковы двоякодышащие рыбы, сифонофоры дискофанты, многие легочные моллюски, ракообразные *Gammarus lacustris* и др. Вторичноводные животные сохраняют обычно атмосферный тип дыхания как более выгодный энергетически и нуждаются поэтому в контактах с воздушной средой, например лабестоногие, китообразные, водяные жуки, личинки комаров и др.

Нехватка кислорода в воде приводит иногда к катастрофическим явлениям — заморам, сопровождающимся гибелью множества гидробионтов. Зимние заморы часто вызываются образованием на поверхности водоемов льда и прекращением контакта с воздухом; летние — повышением температуры воды и уменьшением вследствие этого растворимости кислорода.

Частая гибель рыб и многих беспозвоночных зимой характерна, например, для бассейна реки Оби, воды которой, стекающие из заболоченных пространств Западно-Сибирской низменности, крайне бедны растворенным кислородом. Иногда заморы возникают и в морях. К берегам Перу, например, раз в 10—12 лет подходит теплое экваториальное течение. В результате снижения растворимости O_2 при этом гибнет неисчислимое множество зоопланктона и рыб.

Кроме недостатка кислорода, заморы могут быть вызваны повышением концентрации в воде токсичных газов — метана, сероводорода, CO_2 и др., образующихся в результате разложения органических материалов на дне водоемов.

Солевой режим. Поддержание водного баланса гидробионтов имеет свою специфику. Если для наземных животных и растений наиболее важно обеспечение организма водой в условиях ее дефицита, то для гидробионтов не менее существенно поддержание определенного количества воды в теле при ее избытке в окружающей среде. Излишнее количество воды в клетках приводит к изменению в них осмотического давления и нарушению важнейших жизненных функций.

Большинство водных обитателей пойкилосмотичны: осмотическое давление в их теле зависит от солености окружающей воды. Поэтому для гидробионтов основной способ поддерживать свой солевой баланс — это избегать местообитаний с неподходящей соленостью. Пресноводные формы не могут существовать в морях, морские — не переносят опреснения. Если соленость воды подвержена изменениям, животные перемещаются в поисках благоприятной среды. Например, при опреснении поверхностных слоев моря после сильных дождей радиолярии, морские рачки *Calanus* и др. спускаются на глубину до 100 м. Позвоночные животные, высшие раки, насекомые и их личинки, обитающие в воде, относятся к

гомоосмотическим видам, сохраняя постоянное осмотическое давление в теле независимо от концентрации солей в воде.

У пресноводных видов соки тела гипертоничны по отношению к окружающей воде. Им угрожает излишнее обводнение, если не препятствовать поступлению или не удалять избыток воды из тела. У простейших это достигается работой выделительных вакуолей, у многоклеточных — удалением воды через выделительную систему. Некоторые инфузории каждые 2—2,5 мин выделяют количество воды, равное объему тела. На «откачку» избыточной воды клетка затрачивает очень много энергии. С повышением солености работа вакуолей замедляется. Так, у тугелек *Paramecium* при солености воды 2,5‰ вакуоль пульсирует с интервалом в 9 с, при 1‰ — 18 с, при 7,5‰ — 25 с. При концентрации солей 17,5‰ вакуоль перестает работать, так как разница осмотического давления между клеткой и внешней средой исчезает.

Если вода гипертонична по отношению к сокам тела гидробионтов, им грозит обезвоживание в результате осмотических потерь. Защита от обезвоживания достигается повышением концентрации солей также в теле гидробионтов. Обезвоживанию препятствуют непроницаемые для воды покровы гомоосмотических организмов — млекопитающих, рыб, высших раков, водных насекомых и их личинок. Многие пойкилосмотические виды переходят к неактивному состоянию — анабиозу в результате дефицита воды в теле при повышении солености. Это свойственно видам, обитающим в дельтах морской воды и на литорали: коловраткам, жгутиковым, инфузориям, некоторым рачкам, черноморским полихетам *Nereis divesicolor* и др. Солевой анабиоз — средство переживать неблагоприятные периоды в условиях переменной солености воды.

Истинно вириталичных видов, способных в активном состоянии обитать как в пресной, так и в соленой воде, среди водных обитателей не так много. В основном это виды, населяющие эстуарии рек, лиманы и другие солоноватоводные водоемы.

Температурный режим водоемов более устойчив, чем на суше. Это связано с физическими свойствами воды, прежде всего высокой удельной теплоемкостью, благодаря которой получение или отдача значительного количества тепла не вызывает слишком резких колебаний температуры. Испарение воды с поверхности водоемов, при котором затрачивается около 2263,8 Дж/г, препятствует перегреванию нижних слоев, а образование льда, при котором выделяется теплота плавления (333,48 Дж/г), замедляет их охлаждение.

Амплитуда годовых колебаний температуры в верхних слоях водоемов во время 10—15°C, в континентальных водоемах — до 20°C. Глубинные слои воды отличаются постоянством температур. В экваториальных водах среднегодовая температура поверхностных слоев +20—27°C, в полярных — около 0°C и ниже. В горячих подземных источниках температура воды может приближаться к 100°C, а в подводных гейзерах при высоком давлении температура зарегистрирована +306°C.

Таким образом, в водоемах существует довольно значительное разнообразие температурных условий. Между верхними слоями воды с выраженными в них сезонными колебаниями температуры и нижними, где тепловой режим постоянен, существует зона температурного скачка, или термоклина. Термоклин резко выражен в теплых морях, где сильнее перепад температуры наружных и глубинных вод.

В связи с более устойчивым температурным режимом воды среди гидробионтов в значительно большей мере, чем среди населения суши, распространена stenотермность. Эвритермные виды встречаются в основном в мелких континентальных водоемах и на литорали морей высоких и умеренных широт, где значительны суточные и сезонные колебания температуры.

Световой режим водоемов. Света в воде гораздо меньше, чем в воздухе. Часть падающих на поверхность водоема лучей отражается в воздушную среду. Отражение тем сильнее, чем ниже положение Солнца, поэтому день под водой короче, чем на суше. Например, летний день около острова Мадейра на глубине 30 м — 5 ч, а на глубине 40 м всего 15 мин. Быстрое убывание количества света с глубиной связано с поглощением его водой. Лучи с разной длиной волны поглощаются неодинаково: красные исчезают уже недалеко от поверхности, тогда как сине-зеленые проникают значительно глубже. Сгущающиеся с глубиной сумерки в океане имеют сначала зеленый, затем голубой, синий и сине-фиолетовый цвет, сменяясь наконец постоянным мраком. Соответственно сменяют друг друга с глубиной зеленые, бурые и красные водоросли, специализированные на улавливании света с разной длиной волны.

Водоросли в Мировом океане обитают в освещаемой зоне. Глубже других проникают красные водоросли. Чаще они обитают на глубинах до 20—40 м, но если прозрачность воды велика, то встречаются до 100—200 м.

Окраска животных меняется с глубиной так же закономерно. Наиболее ярко и разнообразно окрашены обитатели литоральной и сублиторальной зон. Многие глубинные организмы, подобно пещерным, не имеют пигментов. В сумеречной зоне широко распространена красная окраска, которая является дополнительной к сине-фиолетовому свету

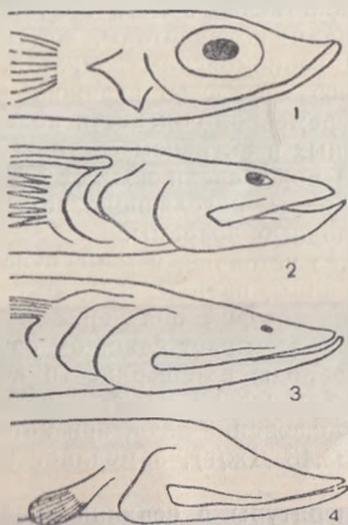


Рис. 19. Разная степень редукции глаз у глубоководных рыб семейства Scorpelidae (по Швердтфегеру, 1963):

1 — *Chlorophthalmus productus* (с глубины 760 м); 2 — *Bathypterois dubius* (800—1000 м); 3 — *Benthosaurus grallator* (3000 м); 4 — *Bathymicrops regis* (5000 м).

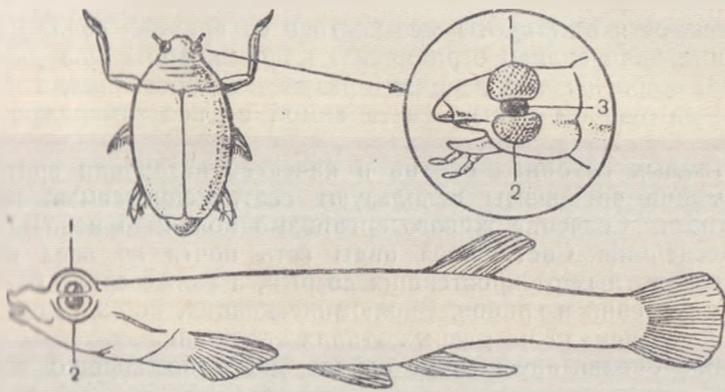


Fig. 20. Глаза жука-вертячки *Gyrinus* и четырехглазой рыбки *Anableps*, плавающих у поверхности воды:

1 — верхняя часть глаза, приспособленная к зрению в воздухе; 2 — нижняя часть глаза, приспособленная к зрению в воде; 3 — место прикрепления усика у жука-вертячки.

на этих глубинах. Дополнительные по цвету лучи наиболее полно воспринимаются телом. Это позволяет животным скрываться от врагов, так как их красный цвет в сине-фиолетовых лучах зрительно воспринимается как черный. Красная окраска характерна для таких животных сумеречной зоны, как морской окунь, красный корвалд, различные ракообразные и др.

У некоторых видов, обитающих у поверхности водоемов, глаза разделяются на две части с разной способностью к преломлению лучей. Одна половина глаза видит в воздухе, другая — в воде. Такая «четыреглазость» характерна для жуков-вертячек, американской рыбки *Anableps tetraphthalmus*, одного из тропических видов морских собачек *Dialommus fuscus*. Эта рыбка при отливах скрывается в углублениях, выставляя часть головы из воды.

Поглощение света тем сильнее, чем меньше прозрачность воды, которая зависит от количества взвешенных в ней частиц. Прозрачность характеризуют предельной глубиной, на которой еще можно спускаемый белый диск диаметром около 20 см (так называемый диск Секки). Самые прозрачные воды — в Саргассовом море: диск виден до глубины 66,5 м. В Тихом океане диск Секки виден до 50 м, в Индийском — до 50, в мелких морях — до 5—15 м. Прозрачность рек в среднем 1—1,5 м, а в самых мутных реках, например в среднеазиатских Амударье и Сырдарье, всего несколько сантиметров. Граница зоны фотосинтеза поэтому сильно варьирует в разных водоемах. В самых чистых водах эуфотическая зона, или зона фотосинтеза, простирается до глубин не свыше 200 м, сумеречная, или дисфотическая, зона занимает глубины до 1000—1500 м, а глубже, в афотическую зону, солнечный свет не проникает совсем.

Величество света в верхних слоях водоемов сильно меняется

в зависимости от широты местности и от времени года. Длинные полярные ночи сильно ограничивают время, пригодное для фотосинтеза, в арктических и приантарктических бассейнах, а ледовый покров затрудняет доступ света зимой во все замерзающие водоемы.

В темных глубинах океана в качестве источника зрительной информации организмы используют свет, испускаемый живыми существами. Свечение живого организма получило название биолюминесценции. Светящиеся виды есть почти во всех классах водных животных от простейших до рыб, а также среди бактерий, низших растений и грибов. Биолюминесценция, по-видимому, многократно возникала на разных этапах эволюции.

Химия биолюминесценции сейчас довольно хорошо изучена. Реакции, используемые для генерации света, разнообразны. Но во всех случаях это окисление сложных органических соединений (люциферинов) с помощью белковых катализаторов (люцифераз). Люциферины и люциферазы у разных организмов имеют неодинаковую структуру. В ходе реакции избыточная энергия возбужденной молекулы люциферина выделяется в виде квантов света. Живые организмы испускают свет импульсами, обычно в ответ на раздражения, поступающие из внешней среды.

Свечение может и не играть особой экологической роли в жизни вида, а быть побочным результатом жизнедеятельности клеток, как, например, у бактерий или низших растений. Экологическую значимость оно получает только у животных, обладающих достаточно развитой нервной системой и органами зрения. У многих видов органы свечения приобретают очень сложное строение с системой отражателей и линз, усиливающих излучение. Ряд рыб и головоногих моллюсков, неспособных генерировать свет, используют симбиотических бактерий, размножающихся в специальных органах этих животных.

Биолюминесценция имеет в жизни животных в основном сигнальное значение. Световые сигналы могут служить для ориентации в стае, привлечения особей другого пола, подманывания жертв, для маскировки или отвлечения. Вспышка света может быть защитой от хищника, ослепляя или дезориентируя его. Например, глубоководные каракатицы, спасаясь от врага, выпускают облако светящегося секрета, тогда как виды, обитающие в освещенных водах, используют для этой цели темную жидкость. У некоторых донных червей — полихет — светящиеся органы развиваются к периоду созревания половых продуктов, причем светятся ярче самки, а глаза лучше развиты у самцов. У хищных глубоководных рыб из отряда удильщикообразных первый луч спинного плавника сдвинут к верхней челюсти и превращен в гибкое «удилище», несущее на конце червеобразную «приманку» — железу, заполненную слизью со светящимися бактериями. Регулируя приток крови к железе и, следовательно, снабжение бактерий кислородом, рыба может произвольно вызывать свечение «приманки», имитируя движения червя и подманывая добычу.

В подземной обстановке биолюминесценция развита лишь у немногих видов, сильнее всего — у жуков из семейства светляков, которые используют световую сигнализацию для привлечения особей другого пола в сумеречное или ночное время.

Исторические специфические приспособления гидробионтов

Способы ориентации животных в водной среде. Жизнь в полумрачных сумерках или во мраке сильно ограничивает возможности зрительной ориентации гидробионтов. В связи с быстрым рассеиванием световых лучей в воде даже обладатели хорошо развитых органов зрения ориентируются при их помощи лишь на близком расстоянии.

Звук распространяется в воде быстрее, чем в воздухе. Ориентация на звук развита у гидробионтов в целом лучше, чем зрительная. Ряд видов улавливает даже колебания очень низкой частоты (инфразвуки), возникающие при изменении ритма волн, и заблаговременно спускается перед штормом из поверхностных слоев в более глубокие (например, медузы). Многие обитатели водоемов — млекопитающие, рыбы, моллюски, ракообразные — слышат звуки. Ракообразные осуществляют это трением друг о друга различных частей тела; рыбы — с помощью плавательного пузыря, плоточных зубов, челюстей, лучей грудных плавников и другими способами. Звуковая сигнализация служит чаще всего для внутривидовых взаимоотношений, например для ориентации в стае, привлечения особей другого пола и т. п., и особенно развита у обитателей мутных вод и больших глубин, живущих в темноте.

Ряд гидробионтов отыскивает пищу и ориентируется при помощи эхолокации — восприятия отраженных звуковых волн (китообразные). Многие воспринимают отраженные электрические импульсы, производя при плавании разряды разной частоты. Известно около 300 видов рыб, способных генерировать электричество и использовать его для ориентации и сигнализации. Пресноводная рыба водяной слон (*Mormyrus kneri*) посылает до 10 импульсов в секунду, обнаруживая беспозвоночных, которых она добывает в жидком иле без помощи зрения. Частота разрядов у некоторых морских рыб достигает до 2000 импульсов в секунду. Ряд рыб использует электрические поля также для защиты и нападения (электрический скат, электрический угорь и др.).

Для ориентации в глубине служит восприятие гидростатического давления. Оно осуществляется при помощи статоцистов, галактистеров и других органов.

Наиболее древний способ ориентации, свойственный всем водным животным, — восприятие химизма среды. Хеморцепторы многих гидробионтов обладают чрезвычайной чувствительностью. В горизонтальных миграциях, которые характерны для многих видов рыб, они ориентируются в основном по запахам, с по-

разительной точностью находя места нерестилищ или нагула. Экспериментально доказано, например, что лососи, искусственно лишенные обоняния, не находят устья своей реки, возвращаясь на нерест, но никогда не ошибаются, если могут воспринимать запахи. Тонкость обоняния чрезвычайно велика у рыб, совершающих особенно далекие миграции. Например, угри, кормящиеся в европейских реках, а нерестящиеся у берегов Центральной Америки, реагировали в опытах на этиловый спирт при концентрации его в воде, равной 1 г на 6 тыс. км³.

Фильтрация как тип питания. Некоторые гидробионты обладают особым характером питания — это отцеживание или осаждение взвешенных в воде частиц органического происхождения и многочисленных мелких организмов. Такой способ питания, не требующий больших затрат энергии на поиски добычи, характерен для пластинчатожаберных моллюсков, сидячих иглокожих, полихет, мшанок, асцидий, планктонных рачков и др. Животные-фильтраторы выполняют важнейшую роль в биологической очистке водоемов. Мидии, обитающие на площади 1 м², могут прогонять через мантийную полость 150—280 м³ воды за сутки, осаждая взвешенные частицы. Пресноводные дафнии, циклопы или самый массовый в океане рачок *Calanus finmarchicus* отфильтровывают в день до 1,5 л воды на особь. Литоральная зона океана, особенно богатая скоплениями фильтрующих организмов, работает как эффективная очистительная система.

Специфика приспособлений к жизни в пересыхающих водоемах. На Земле существует много временных, неглубоких водоемов, возникающих после разлива рек, сильных дождей, таяния снега и т. п. В этих водоемах, несмотря на краткость их существования, поселяются разнообразные гидробионты. Общими особенностями обитателей пересыхающих бассейнов являются способности давать за короткие сроки многочисленное потомство и переносить длительные периоды без воды. Представители многих видов при этом закапываются в ил, переходя в состояние пониженной жизнедеятельности — *гипобиоза*. Так ведут себя щитни, ветвистоусые рачки, планарии, малощетинковые черви, моллюски и даже рыбы — вьюн, африканский протоптерус и южноамериканский лепидосирен из двоякодышащих. Многие мелкие виды образуют цисты, выдерживающие засуху, — таковы солнечники, инфузории, корневожки, ряд веслоногих рачков, турбеллярий, нематоды рода *Rhabditis*. Другие переживают неблагоприятный период в стадии высокоустойчивых яиц. Наконец, некоторым мелким обитателям пересыхающих водоемов присуща уникальная способность высыхать до состояния пленки, а при увлажнении возобновлять рост и развитие. Способность переносить полное обезвоживание организма выявлена у коловраток родов *Callidina*, *Philodina* и др., тихоходок *Macrobiotus*, *Echiniscus*, нематод родов *Tylenchus*, *Plectus*, *Cephalobus* и др. Эти животные населяют микроводоемы в подушках мхов и лишайников и адаптированы к резким изменениям режима влажности.

Особенности почвы. Почва представляет собой рыхлый тонкий поверхностный слой суши, контактирующий с воздушной средой. Несмотря на незначительную толщину, эта оболочка Земли играет важнейшую роль в распространении жизни. Почва представляет собой не просто твердое тело, как большинство пород литосферы, а сложную трехфазную систему, в которой твердые частицы окружены воздухом и водой. Она пронизана полостями, заполненными смесью газов и водными растворами, и поэтому в ней складываются чрезвычайно разнообразные условия, благоприятные для жизни множества микро- и макроорганизмов. В почве сглажены температурные колебания по сравнению с приземным слоем воздуха, а наличие грунтовых вод и проникновение осадков создают условия влаги и обеспечивают режим влажности, промежуточный между водной и наземной средой. В почве концентрируются запасы органических и минеральных веществ, поставляемых отмирающей растительностью и трупами животных. Все это определяет большую насыщенность почвы жизнью.

В почве сосредоточены корневые системы наземных растений.

В среднем на 1 м² почвенного слоя приходится более 100 млрд клеток простейших, миллионы коловраток и тихоходок, десятки миллионов нематод, десятки и сотни тысяч клещей и первичнобесклеточных насекомых, преимущественно коллембол, тысячи других членистоногих, десятки тысяч энхитреид, десятки и сотни дождевых червей, моллюсков и прочих беспозвоночных. Кроме того, в 1 см³ почвы содержится десятки и сотни миллионов бактерий, микроскопических грибов, актиномицетов и других микроорганизмов. В освещенных поверхностных слоях в каждом грамме обитают сотни тысяч фотосинтезирующих клеток зеленых, желто-зеленых, диатомовых и сине-зеленых водорослей. Живые организмы столь же характерны для почвы, как и ее неживые компоненты. Поэтому И. И. Вернадский отнес почву к биокосным телам природы, подчеркивая насыщенность ее жизнью и неразрывную связь с нею.

Неоднородность условий в почве резко проявляется в вертикальном направлении. С глубиной резко меняется ряд важнейших экологических факторов, влияющих на жизнь обитателей почвы. Прежде всего это относится к структуре почвы. В ней выделяются три основных горизонта, различающихся по морфологическим и химическим свойствам: 1) верхний перегнойно-аккумулятивный горизонт (А), в котором накапливается и преобразуется органическое вещество и из которого промывными водами часть соединений выносится вниз; 2) горизонт вымывания, или иллювиальный (В), где оседают и преобразуются вымытые сверху вещества, и 3) материнскую породу, или горизонт (С), материал которой преобразуется в почву.

В пределах каждого горизонта выделяются более дробные зоны, также сильно различающиеся по свойствам. Например, в зоне умеренного климата под хвойными или смешанными лесами

горизонт *A* состоит из подстилки (A_0) — слоя рыхлого скопления растительных остатков, темпоокрашенного гумусового слоя (A_1), в котором частицы органического происхождения перемешаны с минеральными, и подзолистого слоя (A_2) — пепельно-серого по цвету, в котором преобладают соединения кремния, а все растворимые вещества вымыты в глубину почвенного профиля. Как структура, так и химизм этих слоев очень различны, и поэтому обитатели почвы, перемещаясь всего на несколько сантиметров вверх или вниз, попадают в другие условия.

Размеры полостей между частицами почвы, пригодных для обитания в них животных, обычно быстро уменьшаются с глубиной. Например, в луговых почвах средний диаметр полостей на глубине 0—1 см составляет 3 мм, 1—2 см — 2 мм, а на глубине 2—3 см — всего 1 мм; глубже почвенные поры еще мельче. Плотность почвы также изменяется с глубиной. Наиболее рыхлы слои, содержащие органическое вещество. Порозность этих слоев определяется тем, что органические вещества склеивают минеральные частицы в более крупные агрегаты, объем полостей между которыми увеличивается. Наиболее плотен обычно иллювиальный горизонт *B*, сцементированный вымытыми в него коллоидными частицами.

Влага в почве присутствует в различных состояниях: 1) связанная (гигроскопическая и пленочная) прочно удерживается поверхностью почвенных частиц; 2) капиллярная занимает мелкие поры и может передвигаться по ним в различных направлениях; 3) гравитационная заполняет более крупные пустоты и медленно просачивается вниз под влиянием силы тяжести; 4) парообразная содержится в почвенном воздухе.

Содержание воды неодинаково в разных почвах и в разное время. Если слишком много гравитационной влаги, то режим почвы близок к режиму водоемов. В сухой почве остается только связанная вода, и условия приближаются к наземным. Однако даже в наиболее сухих почвах воздух влажнее наземного, поэтому обитатели почвы значительно менее подвержены угрозе высыхания, чем на поверхности.

Состав почвенного воздуха изменчив. С глубиной в нем сильно падает содержание кислорода и возрастает концентрация углекислого газа. В связи с присутствием в почве разлагающихся органических веществ в почвенном воздухе может быть высокая концентрация таких токсичных газов, как аммиак, сероводород, метан и др. При затоплении почвы или интенсивном гниении растительных остатков местами могут возникать полностью анаэробные условия.

Колебания температуры резки только на поверхности почвы. Здесь они могут быть даже сильнее, чем в приземном слое воздуха. Однако с каждым сантиметром вглубь суточные и сезонные температурные изменения становятся все меньше и на глубине 1—1,5 м практически уже не прослеживаются.

Все эти особенности приводят к тому, что, несмотря на боль-

ную неоднородность экологических условий в почве, она выступает как достаточно стабильная среда, особенно для почвенных организмов. Крутой градиент температур и влажности в почвенном профиле позволяет почвенным животным путем незначительных перемещений обеспечить себе подходящую экологическую обстановку.

Обитатели почвы. Неоднородность почвы приводит к тому, что для организмов разных размеров она выступает как разная среда. Для микроорганизмов особое значение имеет огромная суммарная поверхность почвенных частиц, так как на них адсорбируется подавляющая часть микробного населения. Сложность почвенной среды создает большое разнообразие условий для самых разных функциональных групп: аэробов и анаэробов, потребителей органических и минеральных соединений. Для распределения микроорганизмов в почве характерна мелкая очаговость, поскольку даже на протяжении нескольких миллиметров могут сменяться разные экологические зоны.

Для мелких почвенных животных, которых объединяют под названием *микрофауна* (простейшие, коловратки, тихоходки, нематоды и др.), почва — это система микроводоемов. По существу это водные организмы. Они живут в почвенных порах, заполненных гравитационной или капиллярной водой, а часть жизни могут, как и микроорганизмы, находиться в адсорбированном состоянии на поверхности частиц в тонких прослойках пленочной влаги. Многие из этих видов обитают и в обычных водоемах. Однако почвенные формы намного мельче пресноводных и, кроме того, отличаются способностью долго находиться в инцистированном состоянии, переживая неблагоприятные периоды. В то время как пресноводные амёбы имеют размеры 50—100 мкм, почвенная — всего 10—15. Особенно мелкие представители жгутиковых, нередко всего 2—5 мкм. Почвенные инфузории также имеют шариковые размеры и к тому же могут сильно менять форму тела.

Для дышащих воздухом несколько более крупных животных почва предстает как система мелких пещер. Таких животных объединяют под названием *мезофауна*. Размеры представителей мезофауны почв — от десятых долей до 2—3 мм. К этой группе

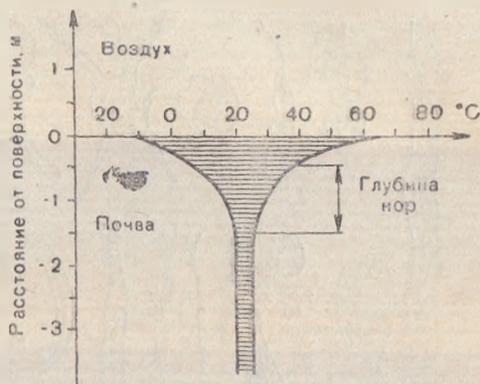


Рис. 21. Уменьшение годовых колебаний температур почвы с глубиной (по К. Шмидту-Нильсену, 1972).

Заштрихованная часть — размах годовых колебаний температуры.

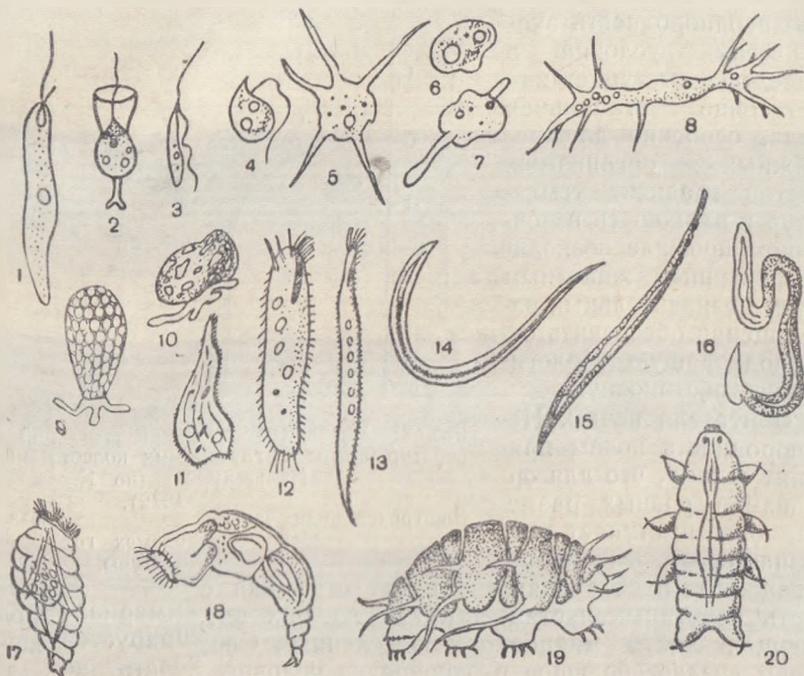


Рис. 22 Микрофауна почвы (по W. Dunger, 1974):
 1-4 — жгутиковые; 5-8 — голые амебы; 9-10 — раковинные амебы; 11-13 — инфузории;
 14-16 — круглые черви; 17-18 — коловратки; 19-20 — тихоходки.

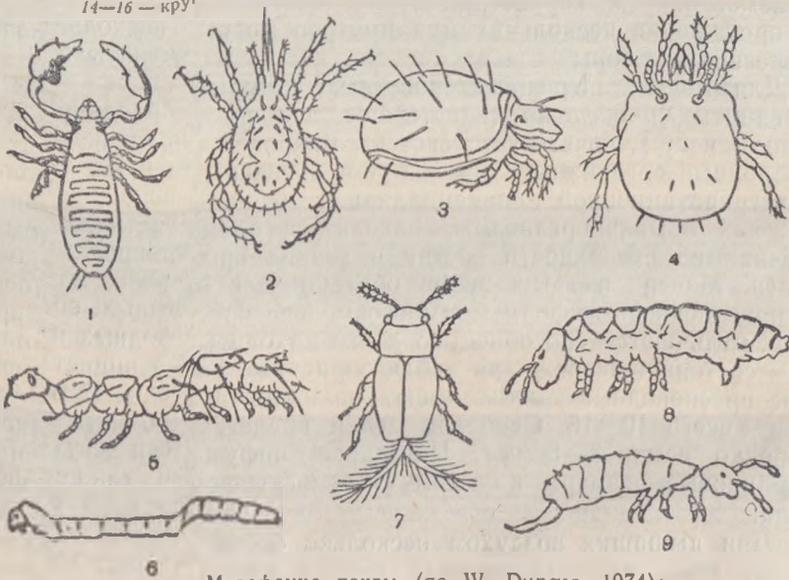


Рис. 23 Мезофауна почвы (по W. Dunger, 1974):
 1 — скорпион, 2 — гамазовый клещ; 3-4 — панцирные клещи; 5 — многоножка-паукоподобная; 6 — личинка комара-хирономиды; 7 — жук из семейства Ptiliidae; 8-9 — коллемболы.

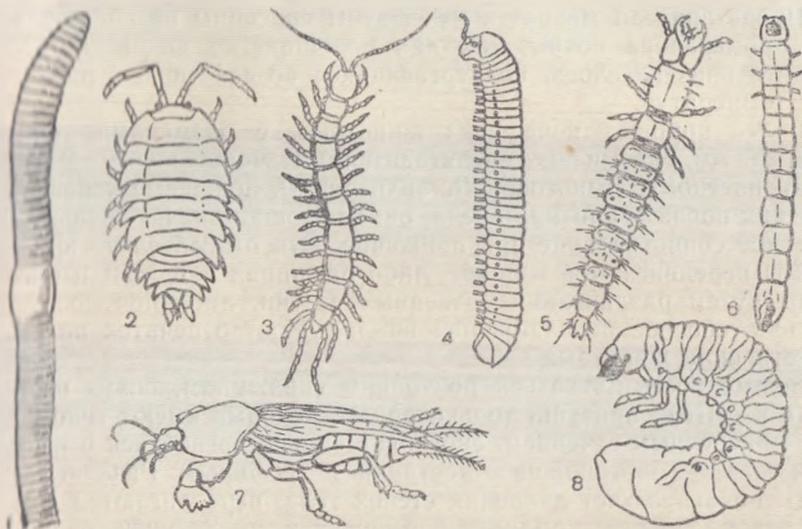


Рис. 24. Макрофауна почвы (по W. Dunger, 1974):

1 — дождевой червь; 2 — мокрица; 3 — губоногая многоножка; 4 — двупарноногая многоножка; 5 — личинка жука; 6 — личинка шелкуна; 7 — медведка; 8 — личинка хруша.

относится в основном членистоногие: многочисленны группы клещей, первичнобескрылые насекомые (коллемболы, протуры, двуклещки), мелкие виды крылатых насекомых, многоножки симфида и др. У них нет специальных приспособлений к рытью. Они выходят по стенкам почвенных полостей при помощи конечностей или червеобразно извиваясь. Насыщенный водяными парами почвенный воздух позволяет дышать через покровы. Многие виды не имеют трахейной системы. Такие животные очень чувствительны к высыханию. Основным средством спасения от колебания влажности воздуха для них является передвижение вглубь. Но возможность миграции по почвенным полостям вглубь ограничивается быстрым уменьшением диаметра пор, поэтому передвижения по скважинам почвы доступны только самым мелким видам. Более крупные представители мезофауны обладают некоторыми приспособлениями, позволяющими переносить временное снижение влажности почвенного воздуха: защитными чешуйками на теле, частичной непроницаемостью покровов, сплошным толстостенным эпидермисом с эпикутикулой в сочетании с примитивной трахейной системой, обеспечивающей дыхание.

Периоды затопления почвы водой представители мезофауны переживают в пузырьках воздуха. Воздух задерживается вокруг тела животных благодаря их несмачивающимся покровам, способным к тому же волосками, чешуйками и т. п. Пузырек воздуха служит для мелкого животного своеобразной «физической жабры». Дыхание осуществляется за счет кислорода, диффундирующего в воздушную прослойку из окружающей воды.

Представители микро- и мезофауны способны переносить зимнее промерзание почвы, так как большинство видов не может уходить вниз из слоев, подвергающихся воздействию отрицательных температур.

Более крупных почвенных животных, с размерами тела от 2 до 20 мм, называют представителями *макрофауны*. Это личинки насекомых, многоножки, энхитреиды, дождевые черви и др. Для них почва — плотная среда, оказывающая значительное механическое сопротивление при движении. Эти относительно крупные формы передвигаются в почве, либо расширяя естественные скважины путем раздвигания почвенных частиц, либо роя новые ходы. Оба способа передвижения накладывают отпечаток на внешнее строение животных.

Возможность двигаться по тонким скважинам, почти не прибегая к рытью, присуща только видам, которые имеют тело с малым поперечным сечением, способное сильно изгибаться в извилистых ходах (многоножки — котянки и геофилы). Раздвигая частицы почвы за счет давления стенок тела, передвигаются дождевые черви, личинки комаров-долгоножек и др. Зафиксировав задний конец, они утончают и удлиняют передний, проникая в узкие почвенные щели, затем закрепляют переднюю часть тела и увеличивают его диаметр. При этом в расширенном участке за счет работы мышц создается сильное гидравлическое давление несжимающейся внутриполостной жидкости: у червей — содержимого целомиических мешочков, а у тигулид — гемолимфы. Давление передается через стенки тела на почву, и таким образом животное расширяет скважину. При этом сзади остается открытый ход, что грозит увеличением испарения и преследованием хищников. У многих видов развиты приспособления к экологически более выгодному типу передвижения в почве — рытью с закупориванием за собой хода. Рытье осуществляется разрыхлением и отгребанием почвенных частиц. Личинки разных насекомых используют для этого передний конец головы, мандибулы и передние конечности, расширенные и укрепленные толстым слоем хитина, шипами и выростами. На заднем конце тела развиваются приспособления для прочной фиксации — выдвигающиеся подпорки, зубцы, крючья. Для закрытия хода на последних сегментах у ряда видов имеется специальная вдавленная площадка, обрамленная хитиновыми бортиками или зубцами, своего рода тачка. Подобные площадки образуются на задней части надкрылий и у жуков-короедов, которые тоже используют их для закупоривания ходов буровой мукой. Закрывая за собой ход, животные — обитатели почвы, постоянно находятся в замкнутой камере, насыщенной испарениями собственного тела.

Газообмен большинства видов этой экологической группы осуществляется при помощи специализированных органов дыхания, но наряду с этим дополняется газообменом через покровы. Возможно даже исключительно кожное дыхание, например у дождевых червей, энхитреид.

Роющие животные могут уходить из слоев, где возникает неблагоприятная обстановка. В засуху и к зиме они концентрируются в более глубоких слоях, обычно в нескольких десятках сантиметров от поверхности.

Мегафауна почв — это крупные землерои, в основном из числа млекопитающих. Ряд видов проводят в почве всю жизнь (слепыши, слепушонки, цокоры, кроты Евразии, златокроты Африки, сумчатые кроты Австралии и др.). Они прокладывают в почве целые системы ходов и нор. Внешний облик и анатомические особенности этих животных отражают их приспособленность к роющему подземному образу жизни. У них недоразвиты глаза, компактное, вальковатое тело с короткой шеей, короткий густой мех, сильные копательные конечности с крепкими когтями. Слепыши и слепушонки разрыхляют землю резцами. К мегафауне почвы следует отнести и крупных олигохет, в особенности представителей семейства *Megascolecidae*, обитающих в тропиках и южном полушарии. Самый крупный из них австралийский *Megascolides australis* достигает в длину 2,5 и даже 3 м.

Кроме постоянных обитателей почвы, среди крупных животных можно выделить большую экологическую группу *обитателей нор* (суслики, сурки, тушканчики, кролики, барсуки и т. п.). Они кормятся на поверхности, но размножаются, зимуют, отдыхают, спасаются от опасности в почве. Целый ряд других животных использует их норы, находя в них благоприятный микроклимат и укрытие от врагов. Норники обладают чертами строения, характерными для наземных животных, но имеют ряд приспособлений, связанных с роющим образом жизни. Например, у барсуков длинные когти и сильная мускулатура на передних конечностях, узкая голова, небольшие ушные раковины. У кроликов по сравнению с зайцами, не роющими нор, заметно укорочены уши и задние ноги, более прочный череп, сильнее развиты кости и мускулатура предплечий и т. п.

По целому ряду экологических особенностей почва является средой, промежуточной между водной и наземной. С водной средой почву сближают ее температурный режим, пониженное содержание кислорода в почвенном воздухе, насыщенность его водяными парами и наличие воды в других формах, присутствие солей и органических веществ в почвенных растворах, возможность двигаться в трех измерениях.

С воздушной средой почву сближают наличие почвенного воздуха, угроза иссушения в верхних горизонтах, довольно резкие изменения температурного режима поверхностных слоев.

Промежуточные экологические свойства почвы как среды обитания животных позволяют предполагать, что почва играла особую роль в эволюции животного мира. Для многих групп, в частности членистоногих, почва послужила средой, через которую первоначально водные обитатели смогли перейти к наземному образу жизни и завоевать сушу. Этот путь эволюции членистоногих показан трудами М. С. Гилярова.

Многие виды гетеротрофных организмов в течение всей жизни или части жизненного цикла обитают в других живых существах, тела которых служат для них средой, существенно отличающейся по свойствам от внешней.

Использование одними живыми организмами других в качестве среды обитания — очень древнее и широко распространенное в природе явление. Даже прокариотические организмы (бактерии, актиномицеты и сине-зеленые водоросли) имеют сожителей. Среди бактерий недавно открыт род *Vdellovibrio*, представители которого являются специализированными внутриклеточными паразитами многих других бактерий. Внутриклеточные паразиты и симбионты обнаружены у большого числа одноклеточных эукариотических форм (красных, зеленых и диатомовых водорослей, амёб, радиолярий, инфузорий и др.). Практически нет ни одного вида многоклеточных организмов, не имеющих внутренних обитателей. Чем выше организация хозяев, чем больше степень дифференцированности их тканей и органов, тем более разнообразные условия они могут предоставить своим сожителям. С другой стороны, способность использовать другие организмы как среду обитания хотя и характерна для представителей большинства крупных таксономических групп, но в целом уменьшается с усложнением их организации. Таким образом, паразитов больше всего среди микроорганизмов и относительно примитивных многоклеточных, а подверженность паразитизму наиболее развита у позвоночных животных и цветковых растений.

Паразиты обитают в специфических условиях внутренней среды хозяина. Это, с одной стороны, дает им целый ряд экологических преимуществ, а с другой — затрудняет осуществление их жизненного цикла по сравнению со свободноживущими видами.

Одно из главных преимуществ паразитов — обильное снабжение пищей за счет содержимого клеток, соков и тканей тела хозяина или содержимого его кишечника. Обильная и легкодоступная пища служит условием быстрого роста паразитов. Там, где позволяет пространство, например в кишечном тракте позвоночных, паразиты могут достигать очень больших размеров по сравнению с их свободноживущими родственниками. Так, человеческая и свиная аскариды — одни из наиболее крупных представителей класса нематод, а лентец широкий, бычий и свиной солитеры — гиганты среди плоских червей, достигающие в длину 8—12 м, тогда как самые крупные тропические турбеллярии не превышают 60 см. Размеры большинства свободноживущих инфузорий составляют 50—100 мкм, тогда как сожители жвачных *Entodina* достигают 200—500 мкм, а в некоторых случаях — 2—3 мм, например *Runcinothrix* из кишечника дамагов.

Практически неограниченные пищевые ресурсы служат для паразитов также условием высокого потенциала их размножения, которое обеспечивает им вероятность заражения других хозяев.

Вторым важным экологическим преимуществом для обитателей живых организмов является их защищенность от непосредственного воздействия факторов внешней среды. Внутри хозяина его сожители практически не встречаются с угрозой высыхания, резкими колебаниями температур, значительными изменениями солевого и осмотического режимов и т. п. В особенно стабильных условиях существуют внутренние обитатели гомеотермных животных. Колебания условий внешней среды сказываются на внутренних паразитах и симбионтах лишь опосредованно, через организм хозяев.

Защищенность от внешних врагов, обилие легкоусвояемой пищи, относительная стабильность условий делают ненужной сложную дифференцировку тела, и поэтому многие внутренние паразиты и симбионты характеризуются в эволюции вторичным упрощением строения, вплоть до потери целых систем органов. Так, ленточные черви, всасывающие переваренную хозяином пищу через покровы, отличаются отсутствием пищеварительной системы и редукцией нервной. Галловые клещи, живущие в тканях растений, проводят всю свою жизнь и даже размножаются на стадии эмбриона всего с одной парой конечностей вместо свойственных всем паукообразным четырех пар.

Выход во внешнюю среду чаще всего чреват для паразитов многими опасностями, поэтому на той стадии жизненного цикла, которую паразиты проводят вне хозяина, у них развиваются различные защитные приспособления, позволяющие пережить этот критический период (толстые и многослойные оболочки яиц гельминтов, цисты кишечных амёб, ооцисты со спорами кокцидий, способность к анабиозу у ряда личинок нематод и т. п.). Если в жизненном цикле паразитов нет стадии выхода во внешнюю среду, как, например, у малярийного плазмодия, то таких защитных приспособлений не обнаруживается.

Основные экологические трудности, с которыми сталкиваются внутренние сожители живых организмов,— это ограниченность жизненного пространства для тканевых и особенно внутриклеточных обитателей, сложности снабжения кислородом, трудность распространения от одной особи хозяев к другим, а также защитные реакции организма хозяина против паразитов.

Живые организмы не только испытывают воздействия со стороны паразитов и симбионтов, но и энергично реагируют на них. Обитатели такой живой среды должны преодолевать сопротивление организма хозяина, его защитные реакции. Это сопротивление паразитам получило название активного иммунитета. Полноценные, здоровые особи растений и животных часто обладают действенными защитными приспособлениями, не позволяющими проникать в них патогенным организмам. Например, устойчивость хвойных деревьев к нападению стволовых вредителей (жуков-короедов, личинок златок, усачей и пр.) обеспечивается прежде всего выделением смолы, которая содержит соединения, токсические для этих насекомых. Ослабленные деревья теряют сопротивляемость,

их заселяют насекомые, поражают грибы и другие потребители живых тканей. У животных защитной реакцией от вторжения посторонних организмов является выработка гуморального иммунитета — образование в крови хозяина специфических белковых веществ, антител, подавляющих паразитов. Выработка иммунитета стимулируется токсинами паразита и часто предохраняет от повторных заражений.

В ряде случаев организм хозяина отвечает на вторжение паразита разрастанием окружающих его тканей, образованием своеобразной капсулы, изолирующей паразита. Такие образования у животных называют зооцецидиями, а у растений — галлами. Иногда такая изоляция приводит к гибели паразита. Например, личинки глист, проникающие под наружный слой мантии ряда пластинчатожаберных моллюсков, окружаются и замуровываются отложениями перламутра — возникает жемчужина. Чаще, однако, защитная роль зооцецидиев ограничивается локализацией причиняемого вреда в определенном участке тела хозяина, а сами паразиты используют их как дополнительные защитные образования. Особенно наглядно это выражено в возникновении галлов у растений. Вызывающие их насекомые, клещи, нематоды и другие паразиты выделяют специальные вещества, стимулирующие преобразование тканей или целых органов растения в галлы с камерой внутри, в которой их обитатель надежно защищен от высыхания и врагов и обеспечен пищей.

Ограниченность жизненного пространства особенно сказывается на размерах и форме внутриклеточных паразитов и симбионтов. Так, грегарины, живущие в полости кишечника, — это крупные споровики со сложно расчлененной клеткой, тогда как кокцидии или малярийные плазмодии, являющиеся внутриклеточными паразитами, отличаются очень мелкими размерами и упрощенным внешним строением.

Недостаток кислорода в тканях и особенно в желудочно-кишечном тракте организмов-хозяев приводит к тому, что у многоклеточных обитателей внутриорганизменной среды вырабатывается преимущественно анаэробный тип обмена. Необходимая для работы клеток энергия высвобождается не за счет дыхания, а за счет разных видов брожения. У человеческой аскариды утрачены все ферменты дыхательного цикла, и кислород действует на червей как яд, что используется в медицинской практике. Однако целый ряд паразитов не утрачивает полностью способности к дыханию и может переключаться с анаэробного типа обмена на аэробный, например жгутиковые *Trichomonas*, эхинококк и др.

Среда обитания паразитов ограничена как во времени (жизнью хозяина), так и в пространстве. Поэтому основные адаптации направлены на возможность распространения в этой среде, передачи от одного хозяина к другому. Главнейшие приспособления к этому — повышенная способность к размножению, выработка сложных жизненных циклов, использование переносчиков и промежуточных хозяев.

Громадная плодовитость, свойственная паразитам, получила название «закон большого числа яиц». Естественный отбор привел к развитию у паразитов гигантской яйцепродукции по сравнению со свободноживущими формами. Человеческая аскарида продуцирует в среднем 250 тыс. яиц за сутки, а за всю жизнь — свыше 50 млн. Масса яиц, отложенных одной самкой аскариды за год, в 1700 раз превышает ее собственную массу.

подавляющее большинство яиц и зародышей паразитов гибнет, не попав в очередного хозяина или не выдержав воздействия различных факторов внешней среды. Только чрезвычайная плодовитость увеличивает шансы на выживание и завершение жизненного цикла хотя бы немногих потомков, поддерживая существование вида.

Приспособления к умножению потомства проявляются у ряда паразитов также в виде партеногенеза, полиэмбрионии (клетки одного делящегося яйца дают начало множеству зародышей), бесполого размножения (почкование у пузырчатых стадий ленточных червей). Это приводит к чередованию поколений — полового и партеногенетического или полового и бесполого.

У многих паразитов чередование поколений сочетается со сменой двух или более хозяев, так что одно поколение существует в одном хозяине, а другое — в другом. Партеногенетическое или бесполое размножение в промежуточном хозяине увеличивает шансы паразита на попадание в окончательного хозяина и завершение жизненного цикла. Многообразие и сложность жизненных циклов паразитов выработались как приспособление для передачи от одной особи хозяина к другой, для распространения.

В ряде случаев паразиты сами становятся средой обитания других видов — возникает явление *гиперпаразитизма*. Двух- или даже трех- и четырехступенчатый паразитизм не так редок в природе. Например, многоядерные опалины, живущие в амфибиях, сами бывают иногда на 100% заражены амебами, размножающимися внутри их клеток. В свою очередь, амебы, паразитирующие на опалинах, могут быть поражены грибом из рода *Sphaerita*. Много сверхпаразитов в классе насекомых. Например, для паразита капустной белянки наездника *Apanteles glomeratus* известно более 20 видов вторичных паразитов из перепончатокрылых.

В разных частях тела многоклеточного организма условия неоднородны. Хозяин выступает для своих обитателей как многообразная среда. Его паразиты и сожители приспособились к жизни в определенных органах и тканях, они приурочены к определенному возрастному и физиологическому состоянию хозяина. Например, в Сибири в листовенницах тонкоусый еловый усач заселяет преимущественно прикомлевую часть до высоты примерно 1 м, листовенничная златка осваивает ствол выше, до 4—5 м, продолговатый короед распространяется по всей его средней части, а вершинку и ветви заселяют короед-гравер и заболонник Моравица. В пищеварительном тракте кролика одновременно могут паразитировать несколько видов кокцидий, каждый из которых локали-

зуется в определенных частях кишечника: *Eimeria media* — в начальном отделе тонкой кишки, *E. irresidua* — в средней, а *E. magna* — в последней ее петле, *E. piriformis* — преимущественно в слепой кишке и т. д.

Фауна паразитов изменяется с возрастом хозяина. Увеличение его размеров, исчезновение личиночных органов и появление новых, смена сред обитания, метаморфоз, линьки — все это отражается на заселенности хозяина паразитами и симбионтами.

Большой круг паразитов обитает не внутри, а на поверхности тела хозяина. Последний в этом случае выступает лишь как часть внешней среды паразита, снабжая его пищей, предоставляя убежище, трансформируя микроклимат. Связь эктопаразита с хозяином может быть постоянной или временной. Для постоянных или длительно связанных с хозяином эктопаразитов одна из основных жизненно важных экологических задач — удержаться на теле хозяина. В связи с этим типичные эктопаразиты обычно характеризуются наличием мощных органов прикрепления — присосок, крючьев, коготков и т. п., которые независимыми путями развиваются у самых разных по происхождению видов.

Таким образом, паразиты, как и свободноживущие виды, обладают сложной системой приспособлений к своей среде обитания. Их строение и организация отражают специфику этой среды. У представителей разных групп, ведущих паразитический образ жизни, часто развиваются сходные типы приспособлений.

АДАПТИВНЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ ОРГАНИЗМОВ

Одно из фундаментальных свойств живой природы — цикличность большинства происходящих в ней процессов. Вся жизнь на Земле, от клетки до биосферы, подчинена определенным ритмам. Природные ритмы для любого организма можно разделить на внутренние (связанные с его собственной жизнедеятельностью) и внешние (циклические изменения в окружающей среде).

Внутренние циклы. Внутренние циклы — это прежде всего физиологические ритмы организма. Ни один физиологический процесс не осуществляется непрерывно. Ритмичность обнаружена в процессах синтеза ДНК и РНК в клетках, в сборке белков, в работе ферментов, деятельности митохондрий. Определенному ритму подчиняются деление клеток, сокращение мышц, работа желез внутренней секреции, биение сердца, дыхание, возбудимость нервной системы, т. е. работа всех клеток, органов и тканей организма. При этом каждая система имеет свой собственный период. Изменить этот период действием факторов внешней среды можно лишь в узких пределах, а для некоторых процессов совсем нельзя. Такую ритмику называют эндогенной.

Все внутренние ритмы организма соподчинены, интегрированы в целостную систему и в конечном итоге выступают как общая периодичность поведения организма. Ритмически осуществляя свои

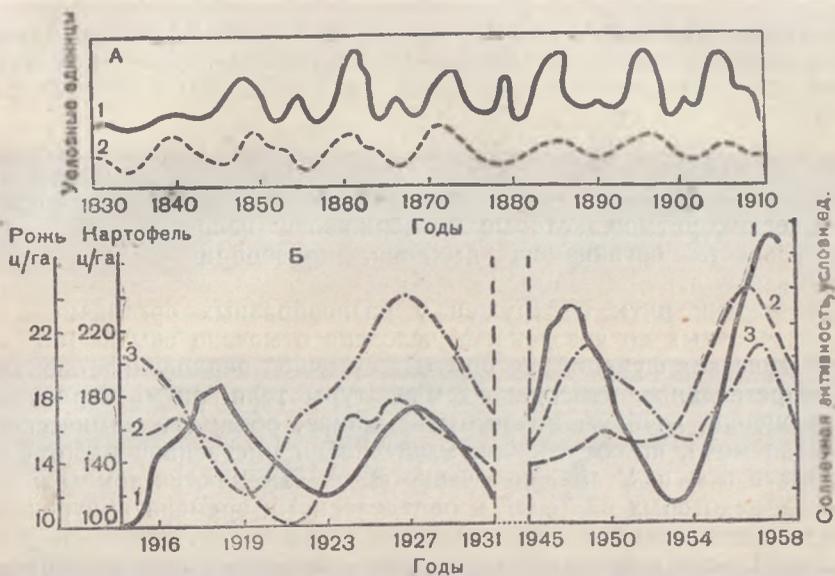


Рис. 25. Изменение некоторых биологических процессов в сопоставлении с ритмом солнечной активности (по В. Н. Ягодинскому, 1975):

А — прирост деревьев в разных странах Европы (1) и солнечная активность (2); Б — солнечная активность и средний урожай ржи (2) и картофеля (3) по данным опытной поляной станции ТСХА.

физиологические функции, организм как бы отсчитывает время. И для внешних, и для внутренних ритмов наступление очередной фазы зависит прежде всего от времени. Поэтому время выступает как один из важнейших экологических факторов, на который должны реагировать живые организмы, приспосабливаясь к внешним циклическим изменениям природы.

Внешние ритмы. Основные внешние ритмы имеют геофизическую природу, так как связаны с вращением Земли относительно Солнца и Луны относительно Земли. Под влиянием этого вращения множество экологических факторов на нашей планете, в особенности световой режим, температура, давление и влажность воздуха, атмосферное электромагнитное поле, океанические приливы и отливы и др., закономерно изменяются. Кроме того, на живую природу воздействуют и такие космические ритмы, как периодические изменения солнечной активности. Для Солнца характерен 11-летний и целый ряд других циклов. Изменения солнечной радиации существенно влияют на климат нашей планеты. Кроме циклического воздействия абиотических факторов, внешними ритмами для любого организма являются также закономерные изменения активности и поведения других живых существ.

Целый ряд изменений в жизнедеятельности организмов совпадает по периоду с внешними, геофизическими циклами. Это так называемые адаптивные биологические ритмы — суточные, прилив-

по-отливные, равные лунному месяцу, годовичные. Благодаря им самые важные биологические функции организма, такие, как питание, рост, размножение, совпадают с наиболее благоприятным для этого временем суток или года.

Адаптивные биологические ритмы возникли как приспособление физиологии живых существ к регулярным экологическим изменениям во внешней среде. Этим они отличаются от чисто физиологических ритмов, которые поддерживают непрерывную жизнедеятельность организмов, дыхания, кровообращения, деления клеток и т. д.

Суточный ритм обнаружен у разнообразных организмов, от одноклеточных до человека. У человека отмечено свыше 100 физиологических функций, затронутых суточной периодичностью: сон и бодрствование, изменение температуры тела, ритма сердечных сокращений, глубины и частоты дыхания, объема и химического состава мочи, потоотделения, мышечной и умственной работоспособности и т. п. У амёб в течение суток изменяются темпы деления. У некоторых растений к определенному времени приурочены открывание и закрывание цветков, поднятие и опускание листьев, максимальная интенсивность дыхания, скорость роста колеоптиля и т. д.

По смене периодов сна и бодрствования животных делят на дневных и ночных. Ярко выражена дневная активность, например, у домашних кур, большинства воробьиных птиц, сусликов, муравьев, стрекоз. Типично ночные животные — ежи, летучие мыши, совы, кабань, большинство кошачьих, травяные лягушки, тараканы и многие другие. Некоторые виды имеют приблизительно одинаковую активность как днем, так и ночью, с чередованием коротких периодов бодрствования и покоя. Такой ритм называют *полифазным* (многие землеройки, ряд хищных и др.).

У ряда животных суточные изменения затрагивают преимущественно двигательную активность и не сопровождаются существенными отклонениями физиологических функций (например, у грызунов). Наиболее яркие примеры физиологических сдвигов в течение суток дают летучие мыши. Летом в период дневного покоя многие из них ведут себя как пойкилотермные животные. Температура их тела в это время почти равна температуре среды; пульс, дыхание, возбудимость органов чувств резко понижены. Чтобы взлететь, потревоженная мышь долго разогревается за счет химической теплопродукции. Вечером и ночью — это типичные гомойотермные млекопитающие с высокой температурой тела, активными и точными движениями, быстрой реакцией на добычу и врагов.

У одних видов периоды активности строго приурочены к определенному времени суток, у других могут сдвигаться в зависимости от обстановки. Так, открывание цветков шафрана зависит от температуры, соцветий одуванчика — от освещенности: в пасмурный день корзинки не раскрываются. Активность пустынных мокриц или жуков-чернотелок сдвигается на разное время суток

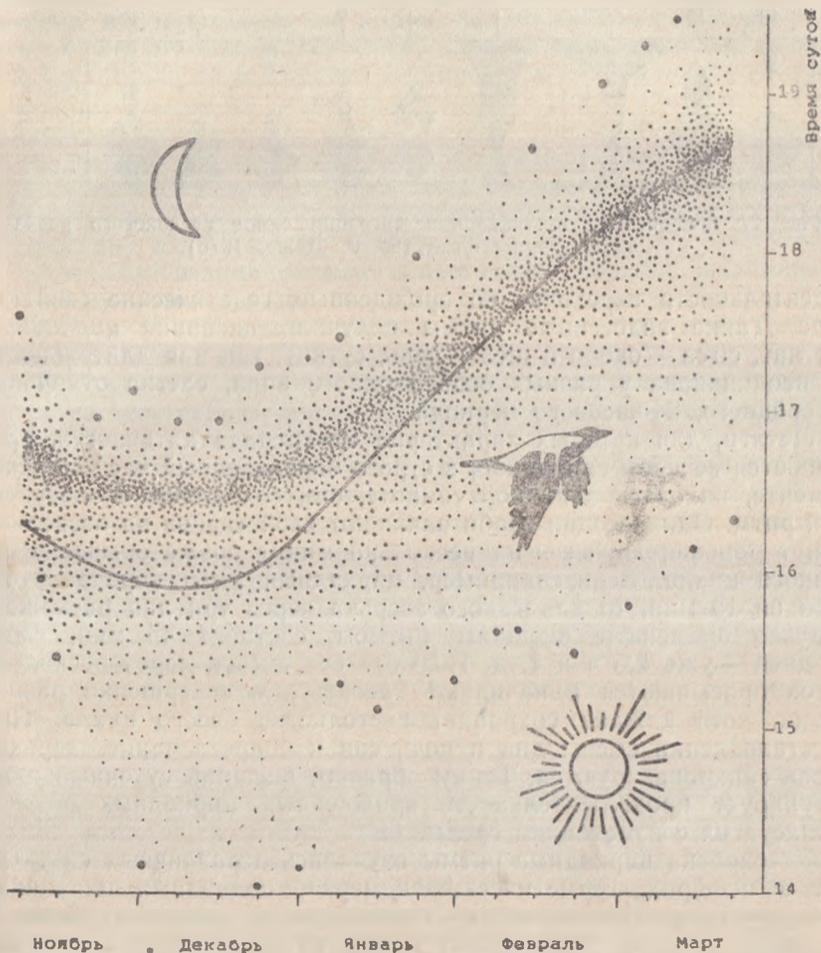


Рис. 26. Зависимость от захода Солнца начала и окончания вечернего пролета врановых к месту ночевки (по В. М. Константинову, 1969).

в зависимости от температуры и влажности на поверхности почвы. Они выходят из норок либо рано утром и вечером (двухфазный цикл), либо только ночью (однофазный), либо в течение всего дня.

Отличить эндогенные суточные ритмы от экзогенных, т. е. вызываемых внешней средой, можно в эксперименте. У многих видов при полном постоянстве внешних условий (температуры, освещенности, влажности и т. п.) продолжают длительное время сохраняться циклы, близкие по периоду к суточному. У дрозофил, например, такой эндогенный ритм прослеживается в течение десятков поколений. Таким образом, суточная цикличность жиз-

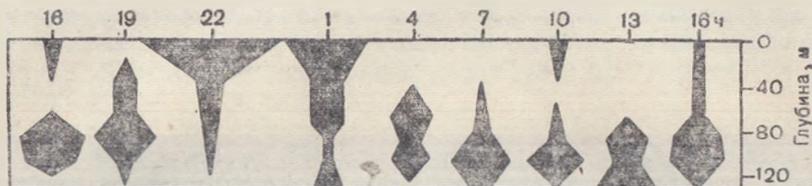


Рис. 27. Ежедневные вертикальные миграции самок веслоногого рачка *Calanus finmarchicus* (по Р. Дажо, 1975).

недеятельности переходит во врожденные, генетические свойства вида. Такие эндогенные ритмы получили название *циркадных* (от лат. *circa* — около и *diēs* — день, сутки), так как длительность их неодинакова у разных особей одного вида, слегка отличаясь от среднего, 24-часового периода.

Летяги, для которых характерна сумеречная активность, просыпаются вечером синхронно, в строго определенный час. В эксперименте, находясь в полной темноте, они сохраняют околосуточный ритм. Однако одни особи начинают свой «день» на несколько минут раньше; другие — на несколько минут позже обычного суточного цикла. Если, например, циркадный ритм короче суточного на 15 мин, то для такого зверька через три дня расхождение во времени с внешним ритмом составит 45 мин, через 10 дней — уже 2,5 ч и т. д. Поэтому все летяги через несколько суток просыпаются и начинают двигаться в совершенно разное время, хотя каждая сохраняет постоянство своего цикла. При восстановлении смены дня и ночи сон и бодрствование зверьков вновь синхронизируются. Таким образом, внешний суточный цикл регулирует продолжительность врожденных циркадных ритмов, согласуя их с изменением среды.

У человека циркадные ритмы изучались в различных ситуациях: в пещерах, герметических камерах, подводных плаваниях и т. п. Обнаружилось, что в отклонениях от суточного цикла у человека большую роль играют типологические особенности нервной системы. Циркадные ритмы могут быть различны даже у членов одной и той же семьи.

Известный стереотип поведения, обусловленный циркадным ритмом, облегчает существование организмов при суточных изменениях среды. Однако при расселении животных и растений и попадании их в географические условия с иной ритмикой дня и ночи слишком прочный стереотип может стать неблагоприятным. Поэтому расселительные возможности ряда видов ограничены глубоким закреплением их циркадных ритмов. Так, например, серые крысы отличаются от черных значительно большей пластичностью суточного цикла. У черных крыс он почти не поддается перестройке, и вид имеет ограниченный ареал, тогда как серые крысы распространились практически по всему миру.

У большинства видов перестройка циркадного ритма возможна. Обычно она происходит не сразу, а захватывает несколько

циклов и сопровождается рядом нарушений в физиологическом состоянии организма. Например, у людей, совершающих перелеты на значительные расстояния в широтном направлении, наблюдается десинхронизация их физиологического ритма с местным мимическим временем. Организм сначала продолжает функционировать по старому, а затем начинает перестраиваться. Приспосабливается повышенная усталость, недомогание, желание спать днем и бодрствовать ночью. Адаптивный период продолжается нескольких дней до двух недель.

Десинхронизация ритмов представляет важную медицинскую проблему в организации ночной и сменной работы лиц ряда профессий, в космических полетах, подводных плаваниях, под землей и т. п.

Циркадные и суточные ритмы лежат в основе способности организма чувствовать время. Эту способность живых существ называют «биологическими часами».

Ряду высокоорганизованных животных присуща сложная дневная способность использовать ориентацию во времени и ориентации в пространстве. Птицы при длительных перелетах также постоянно корректируют направление по отношению к солнцу или поляризованному свету неба, учитывая время суток («биологические часы» живых организмов ориентируют их не только в суточном цикле, но и в более сложных геофизических изменениях природы).

Приливно-отливные ритмы. Виды, обитающие на литорали живут в условиях очень сложной периодичности внешней среды. На 24-часовой цикл колебания освещения и других факторов накладывается еще чередование приливов и отливов. В течение лунных суток (24 ч 50 мин) наблюдаются 2 прилива и 2 отлива, фазы которых смещаются ежедневно примерно на 50 минут. Приливы, кроме того, закономерно меняются в течение солнечного, или лунного, месяца (29,5 солнечных суток). Дважды в месяц (новолуние и полнолуние) они достигают максимальной величины (так называемые сизигийные приливы).

Этой сложной ритмике подчинена жизнь организмов, живущих в прибрежной зоне. Устрицы во время отлива плотно закрывают створки и прекращают питание. Периодичность открытия и закрытия раковины сохраняется у них длительное время в аквариумах. Она постепенно изменяется, если переместить устрицу в другой географический район, и в конце концов устанавливается в соответствии с новым расписанием приливов и отливов, хотя моллюски непосредственно не испытывают влияния. Опыты позволяют предполагать, что перестройка вызвана восприятием устрицами тех изменений состояния атмосферы, которые сопутствуют приливно-отливным явлениям.

Рыбка атерина, обитающая у берегов Калифорнии, ориентируется в своем жизненном цикле высоту сизигийных приливов. Самки во время высокого прилива откладывают икру у кромки скалы, закапывая ее в песчаный грунт. С отступлением воды икра

созревать во влажном песке. Выход мальков происходит через полмесяца и приурочен к следующему высокому приливу.

Периодичность, равная лунному месяцу, в качестве эндогенного ритма выявлена у ряда морских и наземных организмов. Она проявляется в приуроченности к определенным фазам Луны нерестования многощетинковых червей палоло, размножения японских морских лилий, роения ряда комаров-хируномид и поденок. У ряда животных выявлена периодичность, равная лунному месяцу, в реакции на свет, на слабые магнитные поля, в скорости ориентации. У человека предполагается первоначальная связь менструальных циклов с синодическим месяцем, отмечены изменения склонности к кровотечениям у оперированных больных и т. п. Приспособительное значение большинства эндогенных лунных ритмов пока неизвестно.

Годичные ритмы — одни из наиболее универсальных в живой природе. Закономерные изменения физических условий в течение года вызвали в эволюции видов множество самых разнообразных адаптаций к этой периодичности. Наиболее важные из них связаны с размножением, ростом, миграциями и переживанием неблагоприятных периодов года. У видов с коротким жизненным циклом годовой ритм закономерно проявляется в ряду поколений (например, цикломорфоз у дафний и коловраток).

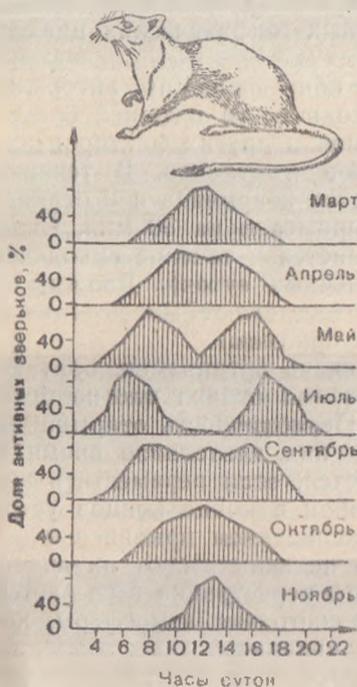


Рис. 28. Сезонные изменения суточной активности больших песчанок (по Н. П. Наумову, 1963).

Сезонные изменения представляют собой глубокие сдвиги в физиологии и поведении организмов, затрагивающие их морфологию и особенности жизненного цикла. Приспособительный характер этих изменений очевиден: благодаря им такой ответственный момент в жизни вида, как появление потомства, оказывается приуроченным к наиболее благоприятному времени года, а переживание критических периодов происходит в наиболее устойчивом состоянии.

Чем резче сезонные изменения внешней среды, тем сильнее выражена годовая периодичность жизнедеятельности организмов. Осенний листопад, различные диапаузы, спячка, запасание жиров, сезонные линьки, миграции и т. п. развиты преимущественно в странах умеренного и холодного климатов, тогда как у обитателей тропиков сезонная периодичность в жизненных циклах выражена менее резко.

Годичные ритмы у многих видов эндогенны. Такие ритмы называются *цирканными* (лат. annus — год). Особенно это относится к циклам размножения. Так, животные южного полушария, содержащиеся в зоопарках северного, размножаются чаще всего зимой или осенью, в сроки, соответствующие весне и лету на их родине. Австралийские страусы в заповеднике Аскания-Нова откладывали яйца зимой прямо на снег. Собака динго приносит щенков в декабре, когда в Австралии конец весны. С устойчивостью сроков размножения в годовом цикле приходится считаться при интродукции и акклиматизации видов.

Сильные оттепели зимой, заморозки летом обычно не нарушают сезонных изменений у растений и животных. Вместе с тем далеко не всегда точность протекания годового цикла имеет эндогенную природу. Например, семена ряда растений прорастают в строго определенное время года даже после экспериментально вызванного состояния полного анабиоза, который должен нарушить «отсчет времени» в организме. Следовательно, прорастание стимулируют какие-то изменения среды, связанные с геофизическими циклами.

В настоящее время интенсивно изучается реакция организмов на слабые геоэлектромагнитные поля, а также атмосферные приливы и отливы, которые закономерно меняются в циклах вращения Земли. Показано, что интенсивность ряда биологических процессов коррелирует с колебаниями этих тонких показателей состояния атмосферы в течение года, как, например, двигательная активность насекомых, скорость потребления кислорода клубнями картофеля и др.

Таким образом, наступление очередного этапа годичного цикла у живых организмов происходит частично в результате эндогенной ритмики, а частично вызывается колебаниями внешних факторов среды. Примечательно то, что годовая периодичность зависит не от непосредственно действующих на организм мощных экологических факторов (температуры, влажности и др.), которые подвержены сильной погодной изменчивости, а от второстепенных для жизнедеятельности свойств среды, которые, однако, очень закономерно изменяются в течение года. Приспособительный смысл этого явления в том, что кратковременные перемены погодных условий, их возможные значительные отклонения от нормы не меняют биологического ритма организмов, который остается синхронизованным с общим ходом изменений в природе в течение года.

Одним из наиболее точно и регулярно изменяющихся факторов среды является длина светового дня, ритм чередования темного и светлого периодов суток. Именно этот фактор служит большинству живых организмов для ориентации во времени года.

ФОТОПЕРИОДИЗМ

Реакция организмов на сезонные изменения длины дня получила название *фотопериодизма*. Его проявление зависит не от

интенсивности освещения, а только от ритма чередования темного и светлого периодов суток.

Фотопериодическая реакция живых организмов имеет большое приспособительное значение, так как для подготовки к переживанию неблагоприятных условий или, наоборот, к наиболее интенсивной жизнедеятельности требуется довольно значительное время. Способность реагировать на изменение длины дня обеспечивает заблаговременные физиологические перестройки и пригнанность цикла к сезонным сменам условий. Ритм дня и ночи выступает как сигнал предстоящих изменений климатических факторов, обладающих сильным непосредственным воздействием на живой организм (температуры, влажности и др.). В отличие от других экологических факторов ритм освещения влияет лишь на те особенности физиологии, морфологии и поведения организмов, которые являются сезонными приспособлениями в их жизненном цикле. Образно говоря, фотопериодизм — это реакция организма на будущность.

Хотя фотопериодизм встречается во всех крупных систематических группах, он свойствен далеко не всем видам. Существует много видов с нейтральной фотопериодической реакцией, у которых физиологические перестройки в цикле развития не зависят от длины дня. У таких видов либо развиты другие способы регулирования жизненного цикла (например, озимость у растений), либо они не нуждаются в точном его регулировании. Например, там, где нет резко выраженных сезонных изменений, большинство видов не обладает фотопериодизмом. Цветение, плодоношение и отмирание листьев у многих тропических деревьев растянуто во времени, и на дереве одновременно встречаются и цветки и плоды. В умеренном климате виды, успевающие быстро завершить жизненный цикл и практически не встречающиеся в активном состоянии в неблагоприятные сезоны года, также не проявляют фотопериодических реакций, например многие эфемерные растения.

Различают два типа фотопериодической реакции: *короткодневный* и *длиннодневный*. Известно, что длина светового дня, кроме времени года, зависит от географического положения местности. Короткодневные виды живут и произрастают в основном в низких широтах, а длиннодневные — в умеренных и высоких. У видов с обширными ареалами северные особи могут отличаться по типу фотопериодизма от южных. Таким образом, тип фотопериодизма — это экологическая, а не систематическая особенность вида.

У длиннодневных растений и животных увеличивающиеся весенний и раннелетний дни стимулируют ростовые процессы и подготовку к размножению. Укорачивающиеся дни второй половины лета и осени вызывают торможение роста и подготовку к зиме. Так, морозостойкость клевера и люцерны гораздо выше при выращивании растений на коротком дне, чем на длинном. У деревьев, растущих в городах близ уличных фонарей, осенний день оказывается удлинненным, в результате у них задерживается листопад и они чаще подвергаются обморожению.

Как показали исследования, короткодневные растения особенно чувствительны к фотопериоду, так как длина дня на их родине меняется в течение года мало, а сезонные климатические изменения могут быть очень значительными. Тропические виды фотопериодическая реакция подготавливает к сухому и дождливому сезону. Некоторые сорта риса в Шри-Ланке, где общее годовое изменение длины дня составляет не более часа, улавливают даже ничтожную разницу в световом ритме, что определяет время их цветения.

Фотопериодизм насекомых может быть не только прямым, но и опосредованным. Например, у капустной корневой мухи зимняя диапауза возникает через воздействие качества пищи, которое изменяется в зависимости от физиологического состояния растения.

Длина светлого периода суток, обеспечивающая переход в очередную фазу развития, получила название *критической длины дня* для этой фазы. По мере повышения географической широты критическая длина дня возрастает. Например, переход в диапаузу яблоневой листовёртки на широте 32° происходит при продолжительности светлого периода суток, равной 14 ч, 44° — 16 ч, 52° — 18 ч. Критическая длина дня часто служит препятствием для широтного передвижения растений и животных, для их интродукции.

Фотопериодизм растений и животных — наследственно закрепленное, генетически обусловленное свойство. Однако фотопериодическая реакция проявляется лишь при определенном воздействии других факторов среды, например в определенном интервале температур. При некотором сочетании экологических условий возможно естественное расселение видов в несвойственные им широты несмотря на тип фотопериодизма. Так, в высокогорных притропических районах много растений длинного дня, выходцев из районов умеренного климата.

Для практических целей длину светового дня изменяют при выращивании культур в закрытом грунте, управляя продолжительностью освещения, увеличивают яйценоскость кур, регулируют размножение пушных зверей.

Средние многолетние сроки развития организмов определяют прежде всего климатом местности, именно к ним и приспособлены реакции фотопериодизма. Отклонения от этих сроков обуславливаются погодной обстановкой. При изменении погодных условий сроки прохождения отдельных фаз могут в определенных пределах изменяться. Это особенно сильно проявляется у растений и пойкилотермных животных. Так, растения, не набравшие необходимой суммы эффективных температур, не могут зацвести даже в условиях фотопериода, стимулирующих переход в генеративное состояние. Например, в Подмоскowie береза зацветает в среднем 8 мая при накоплении суммы эффективных температур 75°C . Однако в годовых отклонениях сроки ее зацветания изменяются от 19 апреля до 28 мая. Гомойотермные животные отве-

чают на особенности погоды изменением поведения, сроков гнездования, миграций.

Изучением закономерностей сезонного развития природы занимается особая прикладная отрасль экологии — *фенология* (дословный перевод с греческого — наука о явлениях).

Согласно биоклиматическому закону Хопкинса, выведенному им применительно к условиям Северной Америки, сроки наступления различных сезонных явлений (фенодат) различаются в среднем на 4 дня на каждый градус широты, на каждые 5 градусов долготы и на 120 м высоты над уровнем моря, т. е. чем севернее, восточнее и выше местность, тем позже наступление весны и раньше — осени. Кроме того, фенологические даты зависят от местных условий (рельефа, экспозиции, удаленности от моря и т. п.). На территории Европы сроки наступления сезонных событий изменяются на каждый градус широты не на 4, а на 3 дня. Соединяя на карте точки с одинаковыми фенодатами, получают изолинии, отражающие фронт продвижения весны и наступления очередных сезонных явлений. Это имеет большое значение для планирования многих хозяйственных мероприятий, в частности сельскохозяйственных работ.

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ ОРГАНИЗМОВ

Современная систематика растений и животных строится на основе единственного главного критерия — *степени родства организмов*. При этом внешние особенности видов, относимых к одной группе, часто могут сильно различаться. Так, например, паразит крабов саккулина, напоминающая бесформенный, набитый половыми продуктами мешок с сильно разветвленной в теле хозяина сетью тяжей, внешне совершенно не похожа на сидячих, обладающих раковинами морских желудей и морских уток, хотя все они относятся к одному отряду усоногих раков. О родстве этих видов говорит глубокое внутреннее сходство, прослеживаемое на первых этапах развития особей.

В экологии разнообразие и разноплановость способов и путей адаптаций к среде создают необходимость множественных классификаций. Используя какой-либо единственный критерий, нельзя отразить все стороны приспособленности организмов к среде. Экологические классификации отражают сходство, возникающее у представителей самых разных групп, если они используют сходные пути адаптаций. Например, если мы классифицируем животных по способам движения, то в экологическую группу видов, передвигающихся в воде реактивным путем, попадут такие разные по систематическому положению животные, как медузы, головоногие моллюски, некоторые инфузории и жгутиковые, личинки ряда стрекоз и др. В основу экологических классификаций могут быть положены самые разнообразные критерии: способы питания, пе-

движения, отношение к температуре, влажности, солености среды, давлению и т. п. Разделение всех организмов на эврибионтных и стенобионтных по широте диапазона приспособлений к среде представляет пример простейшей экологической классификации. Другой пример — разделение организмов на группы по характеру питания.

Автотрофы — это организмы, использующие в качестве источника для построения своего тела неорганические соединения. *Гетеротрофы* — все живые существа, нуждающиеся в пище органического происхождения. В свою очередь, автотрофы делятся на *фототрофов* и *хемотрофов*. Первые для синтеза органических молекул используют энергию солнечного света, вторые — энергию химических связей. Гетеротрофов делят на *сапрофитов*, использующих растворы простых органических соединений, и *голозоев*. Голозой обладают сложным комплексом пищеварительных ферментов и могут употреблять в пищу сложные органические соединения, разлагая их на более простые составные компоненты. Голозой делятся на *сапрофагов* (питаются мертвыми растительными остатками), *фитофагов* (потребителей живых растений), *зоофагов* (нуждающихся в живой пище) и *некрофагов* (трупоядных животных). В свою очередь, каждую из этих групп можно подразделить на более мелкие, имеющие свою специфику в характере питания.

Иначе можно построить классификацию по способу добывания пищи. Среди животных выявляются, например, такие группы, как фильтраторы (мелкие рачки, беззубка, кит и др.), пасущиеся формы (копытные, жуки-листоеды), собиратели (дятлы, кроты, землеройки, куриные), охотники на движущуюся добычу (волки, львы, мухи-ктыри и т. п.) и целый ряд других групп. Так, несмотря на большое несходство в организации, одинаковый способ овладения добычей приводит у львов и мух-ктырей к ряду аналогий в их охотничьих повадках и общих чертах строения: поджарости тела, сильному развитию мускулатуры, способности развивать кратковременно большую скорость и т. п.

Экологические классификации помогают выявлять возможные в природе пути приспособления организмов к среде.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ОРГАНИЗМОВ

Среди приспособлений животных и растений к среде немаловажную роль играют морфологические адаптации, т. е. такие особенности внешнего строения, которые способствуют выживанию и успешной жизнедеятельности организмов в обычных для них условиях. «Целесообразность» строения живых существ долго не могла получить материалистического объяснения. Ч. Дарвин, выдвигая теорию естественного отбора как главного фактора эволюции, обратил внимание на то, что результатом естественного отбора может быть не только нарастание различий между близкими видами, но и выработка у неродственных форм внешнего сходства, если эти виды ведут сходный образ жизни в близких

условиях среды. Этот процесс получил название *конвергенции*. Конвергенция признаков у разных форм в наибольшей мере затрагивает те органы, которые находятся в непосредственном соприкосновении с внешней средой. Внутренние черты строения организмов, их общий план строения остаются при этом неизменными, отражая родство и происхождение видов.

Формообразующая роль факторов среды, т. е. влияние их на морфологию организмов, наглядно выступает при изучении роли влажности, температуры, движения воды и воздуха, плотности среды, объема пригодного для жизни пространства и др. Чем жестче физические условия среды, тем ограниченнее пути приспособления к ней. Одинаковые принципы освоения среды ведут к выработке сходных морфологических адаптаций у разных видов, даже сильно различающихся по плану своего строения.

На форму быстро движущегося в жидкости тела накладывают жесткие ограничения законы физики. На него действует лобовое сопротивление, которое зависит от природы жидкости, скорости движения, площади проекции тела перпендикулярно направлению движения и длины тела в направлении потока. Для жидкости с такой вязкостью и плотностью, как вода, лобовое сопротивление для тел одинакового объема минимально, если отношение длины к наибольшему диаметру равно примерно 4,5. Хорошие пловцы среди животных обладают именно такими пропорциями, хотя достигают этого разными средствами. Плывущие кальмары так складывают щупальца, что тело становится торпедообразным, с оптимальным соотношением длины и диаметра, их скорость достигает 41 км/ч. У рыб большое значение имеет форма хвостового плавника; тюлени соединяют и вытягивают задние лапы. По пропорциям тела можно судить о максимально возможной скорости животного в воде. Дельфин-белобочка может плыть со скоростью 44 км/ч, тогда как тюлени, пропорции которых менее оптимальны, — не более 20 км/ч. Обтекаемость тела, таким образом, — необходимый путь приспособления к быстрому движению в воде.

Среди самых разнообразных в систематическом отношении планктонных организмов (одноклеточных водорослей, кишечно-полостных, ракообразных, моллюсков, червей, личинок разных групп беспозвоночных, пелагической икры рыб и т. д.) мы встречаем лишь три описанных выше способа приспособления к парению: 1) уменьшение объема тела, 2) развитие разнообразных выростов, 3) увеличение содержания в теле воды, жиров и газообразных продуктов. Во всех случаях достигается один эффект: уменьшение отношения массы тела к его площади, что обеспечивает уравнивание сил тяжести и трения о воду.

Таким образом, общее число возможных морфологических приспособлений к одной и той же среде ограничено.

Морфологический тип приспособления животного или растения к основным факторам местообитания и определенному образу жизни называют *жизненной формой организма*.

условиях среды. Этот процесс получил название *конвергенции*. Конвергенция признаков у разных форм в наибольшей мере затрагивает те органы, которые находятся в непосредственном соприкосновении с внешней средой. Внутренние черты строения организмов, их общий план строения остаются при этом неизменными, отражая родство и происхождение видов.

Формообразующая роль факторов среды, т. е. влияние их на морфологию организмов, наглядно выступает при изучении роли влажности, температуры, движения воды и воздуха, плотности среды, объема пригодного для жизни пространства и др. Чем жестче физические условия среды, тем ограниченнее пути приспособления к ней. Одинаковые принципы освоения среды ведут к выработке сходных морфологических адаптаций у разных видов, даже сильно различающихся по плану своего строения.

На форму быстро движущегося в жидкости тела накладывают жесткие ограничения законы физики. На него действует лобовое сопротивление, которое зависит от природы жидкости, скорости движения, площади проекции тела перпендикулярно направлению движения и длины тела в направлении потока. Для жидкости с такой вязкостью и плотностью, как вода, лобовое сопротивление для тел одинакового объема минимально, если отношение длины к наибольшему диаметру равно примерно 4,5. Хорошие пловцы среди животных обладают именно такими пропорциями, хотя достигают этого разными средствами. Плывущие кальмары так складывают щупальца, что тело становится торпедообразным, с оптимальным соотношением длины и диаметра, их скорость достигает 41 км/ч. У рыб большое значение имеет форма хвостового плавника; тюлени соединяют и вытягивают задние лапы. По пропорциям тела можно судить о максимально возможной скорости животного в воде. Дельфин-белобочка может плыть со скоростью 44 км/ч, тогда как тюлени, пропорции которых менее оптимальны, — не более 20 км/ч. Обтекаемость тела, таким образом, — необходимый путь приспособления к быстрому движению в воде.

Среди самых разнообразных в систематическом отношении планктонных организмов (одноклеточных водорослей, кишечнопольстных, ракообразных, моллюсков, червей, личинок разных групп беспозвоночных, пелагической икры рыб и т. д.) мы встречаем лишь три описанных выше способа приспособления к парению: 1) уменьшение объема тела, 2) развитие разнообразных выростов, 3) увеличение содержания в теле воды, жиров и газообразных продуктов. Во всех случаях достигается один эффект: уменьшение отношения массы тела к его площади, что обеспечивает уравновешивание сил тяжести и трения о воду.

Таким образом, общее число возможных морфологических приспособлений к одной и той же среде ограничено.

Морфологический тип приспособления животного или растения к основным факторам местообитания и определенному образу жизни называют *жизненной формой организма*.

Жизненные формы сначала были выделены у растений. Еще Теофраст классифицировал растения, выделяя среди них деревья, кустарники, полукустарники и травы.

Термин «жизненная форма» был впервые употреблен в 1884 г. датским ботаником Е. Вармингом, который понимал под этим «форму, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания».

Как синонимы или близкие понятия в экологии растений употребляются термины «экобиоморфа», «биологический тип», «форма роста», «эпиморфа».

Классификация жизненных форм. Для классификации жизненных форм датский ботаник К. Раункьер выбрал только один признак, но имеющий большое приспособительное значение: положение почек или верхушек побегов в течение неблагоприятного времени года по отношению к поверхности почвы и снегового покрова. К. Раункьер разработал классификацию жизненных форм вначале для растений Средней Европы, но затем распространил ее и на растения тропического пояса, таким образом, она стала универсальной.

Все растения К. Раункьер разделил на пять типов.

I. **Фанерофиты (Ph)** — почки возобновления открытые или закрытые, расположены над поверхностью почвы высоко (выше 30 см). Подразделяются на 15 подтипов по консистенции стебля, по высоте растений, по ритму развития листвы, по защищенности почек.

II. **Хамефиты (Ch)** — почки возобновления у поверхности почвы или не выше 20—30 см. Подразделяются на 4 подтипа.

III. **Гемикриптофиты (НК)** — почки возобновления на поверхности почвы или в самом поверхностном ее слое, покрытом часто подстилкой. Включают 3 подтипа и более мелкие подразделения.

IV. **Криптофиты (К)** — почки возобновления скрыты в почве (геофиты) или под водой (гелофиты и гидрофиты). Подразделяются на 7 подтипов.

V. **Терофиты (Th)** — возобновление после неблагоприятного времени года только семенами.

Подразделение на подтипы основано на использовании морфобиологических признаков (характер и расположение побегов, защищенность почек и др.).

К. Раункьер считал, что жизненные формы складываются исторически как результат приспособления растений к климатическим условиям среды. Процентное распределение видов по жизненным формам в растительных сообществах на изучаемой территории он назвал *биологическим спектром*. Для разных зон и стран были составлены биологические спектры, которые могли служить индикаторами климата. Так, жаркий и влажный климат

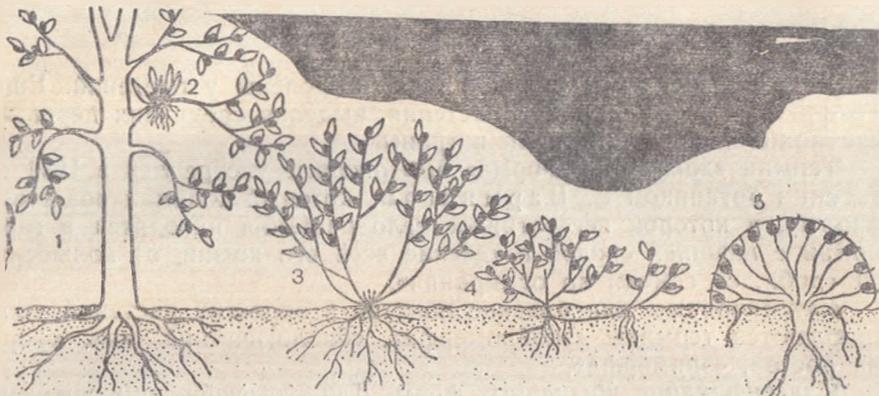


Рис. 29. Жизненные формы растений
1—3 — фанерофиты; 4—5 — хамефиты; 6—7 — гемикриптофиты; 8—11 — криптофиты; 12 —

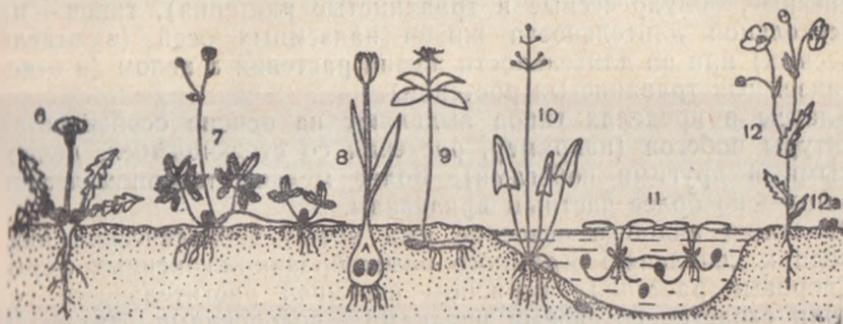
тропиков был назван климатом фанерофитов, а континентальный климат умеренного пояса — климатом гемикриптофитов.

Однако типы жизненных форм К. Раункиера слишком обширны и неоднородны. Хамефиты, например, включают растения с разным отношением к климату. Их много, с одной стороны, в тундрах, а с другой — в пустынях. Тем не менее классификация жизненных форм растений по Раункиеру остается популярной и продолжает модифицироваться.

В архитектонике жизненных форм растений решающее значение имеют вегетативные органы. Согласно определению, данному И. Г. Серебряковым, жизненная форма — это своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений, сложившийся в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает как выражение приспособленности растений к конкретным почвенно-климатическим условиям, как благоприятным, так и неблагоприятным. Именно система вегетативных органов создает жизненную форму, будучи необходимой в каждый момент жизни данного растения. Таким образом, жизненная форма — категория морфологическая и экологическая.

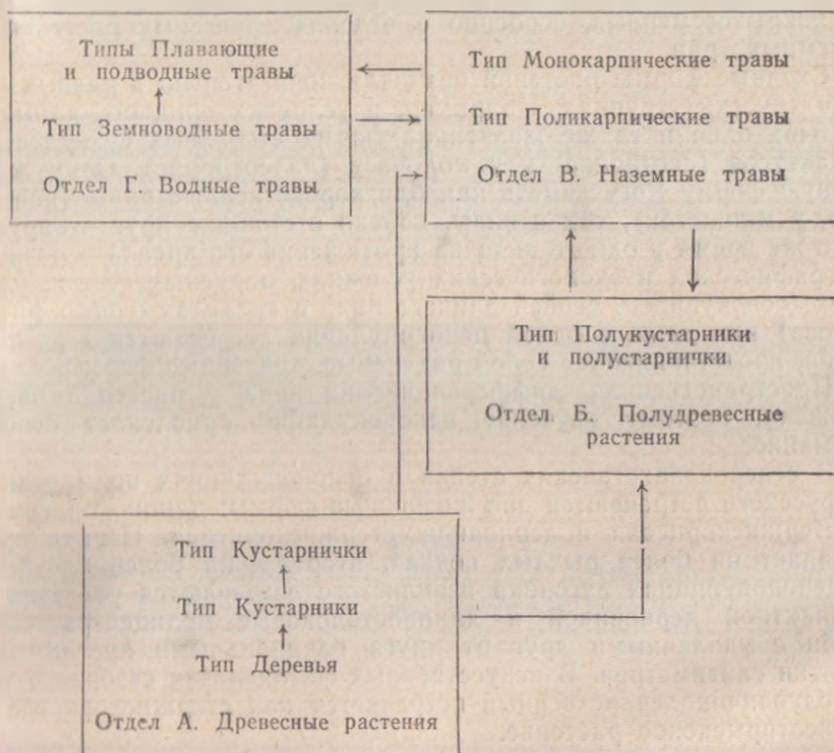
Обычно в классификации жизненных форм имеют в виду взрослую генеративную нормально развитую особь вида. Однако в онтогенезе растения происходит неоднократная смена жизненной формы. Ювенильные растения многих поликарпических трав стержнекорневые. С возрастом они могут утрачивать стержневую корневую систему и становятся кистекоорневыми (купальница европейская, сивец луговой) или короткокорневищными (вероника колосистая, василек сибирский).

Разнообразие жизненных форм. Наиболее разработанной современной классификацией жизненных форм покрытосеменных и хвойных на основе эколого-морфологических признаков является классификация, предложенная И. Г. Серебряковым. В ней использована большая совокупность признаков в соподчиненной системе



по Раункиеру (схема):
 терофит; 12, а — семя с зародышем.

и приняты следующие единицы классификации: отделы, типы, классы, подклассы, группы, подгруппы, секции жизненных форм и собственно жизненные формы. Собственно жизненная форма может быть уподоблена виду в систематике и является основной единицей экологической системы растений.



Выделение отделов основано на структуре надземных осей (древесные, полудревесные и травянистые растения), типов — на относительной длительности жизни надземных осей (в отделе древесных) или на длительности жизни растений в целом (в отделе надземных травянистых растений).

Классы в пределах типов выделяют на основе особенностей структуры побегов (например, растения со стелющимися, лиановидными и другими побегами). Более мелкие таксономические единицы — по более частным признакам.

Эволюция видов и освоение ими новых экологических ниш привели к появлению огромного разнообразия жизненных форм.

Споровые растения — первенцы наземной растительности сохраняли сходство со своими предками — водорослями. Это были растения, близкие к травянистым, так как они имели небольшие размеры и свойственную травам совокупность анатомических и морфологических черт. Позднее возникли древовидные формы — лепидодендроны, сигиллярии, каламиты, древовидные папоротники. Вместе с ними, по-видимому, всегда существовали и травянистые папоротниковидные, отличавшиеся большим разнообразием жизненных форм. Потомки их дожили до наших дней, а значительная часть древовидных форм вымерла. Голосеменные, наоборот, представлены преимущественно древесными формами.

Очень разнообразны жизненные формы у господствующих ныне покрытосеменных, особенно в отделах древесных растений и наземных трав.

Сходные формы растений возникли конвергентно в разных систематических группах. Например, в условиях аридного климата пустынь одна и та же жизненная форма стеблевых суккулентов у кактусов (неотропический) и у молочаев (палеотропический). Одну жизненную форму могут иметь как близкородственные виды (например, у манжеток), так и виды, далеко отстоящие друг от друга. В то же время у одного вида на протяжении его ареала в разных географических и экологических условиях, в разных *ценопопуляциях* (совокупность особей данного вида в пределах одного фитоценоза) или даже в одной ценопопуляции встречаются взрослые особи, представляющие собой различные жизненные формы.

Пространственная дифференцировка вида у растений очень сложная, поэтому изучение ценопопуляций привлекает особое внимание.

В североказахстанских степях в ценопопуляциях подмаренника русского встречаются две жизненные формы: длинокорневищно-стержнекорневая и дерновино-стержнекорневая. Первая преобладает на более рыхлых почвах, вторая — на более плотных. В ценопопуляциях луговика извилистого встречаются растения с компактной дерновиной и длинностоловые полицентрические особи с удаленными друг от друга парциальными кустами на десятки сантиметров. В искусственных фитоценозах газонного типа одуванчик лекарственный встречается как стержнекорневое и корнеотпрысковое растение.

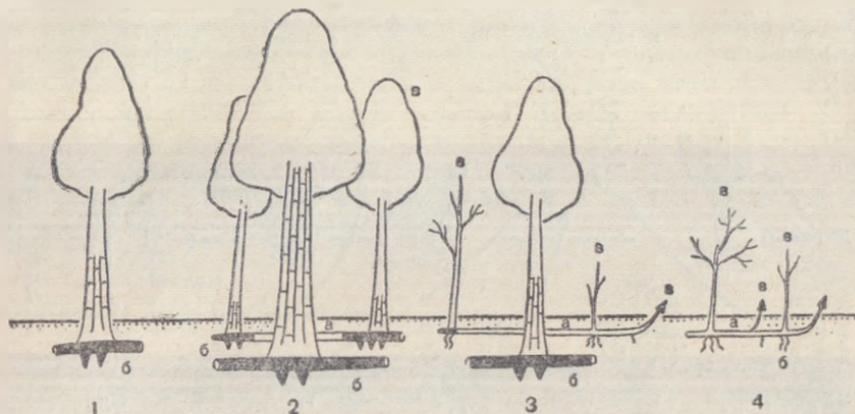


Рис. 30. Варианты жизненной формы у липы сердцевидной (схема): 1 — одноствольное дерево; 2 — короткоксилоρίζомное многоствольное; 3 — длиноксилоρίζомное, или куртинообразующее; 4 — факультативный стланник (а — ксилоризом; б — корень; в — парциальное образование) (по А. А. Чистяковой, 1978).

Многие виды деревьев на границах ареала образуют кустарниковые, нередко стелющиеся формы, например ель обыкновенная на Крайнем Севере, ель сибирская — на Южном Урале и в Хибинах. Липа сердцевидная и клен полевой в пределах ареала встречаются в виде одноствольного дерева, немногоствольного дерева (дерево-куст), в виде куртины (куртинообразующее дерево) и кустовидного стланика. Добавочные стволы у компактного многоствольного дерева и в куртине связаны с основным стволом одревесневшими корневищами длиной от нескольких сантиметров до 4—5 м. Компактные древовидные жизненные формы липы преобладают на юге и в центре ареала (на Украине, в Тульской и Пензенской областях), а стланиковые — близ северо-восточной границы на Среднем Урале. В пределах одного фитоценоза могут встречаться все жизненные формы липы. Кустовидный стланник — это форма угнетенных растений липы, она встречается при сильном затенении, а также приурочена к склонам, днищам оврагов, влажным местообитаниям. Такие экземпляры не цветут, имеют высоту до 4 м, создают подлесок. Сходные варианты жизненных форм встречаются и у черемухи обыкновенной. Стланиковые формы липы, черемухи и клена полевого при улучшении условий произрастания переходят в кустовидные формы или становятся куртинообразующими деревьями, а молодое одноствольное дерево может стать куртинообразующим.

Стланиковые формы могут быть и у многих кустарников — жимолости лесной, бересклета бородавчатого и европейского, свидины. Лимонник китайский в лесах Дальнего Востока в разных экологических условиях растет то как лиана, то как кустарник.

Наиболее разнообразны жизненные формы деревьев в растительных сообществах тропического пояса. Габитус тропических де-

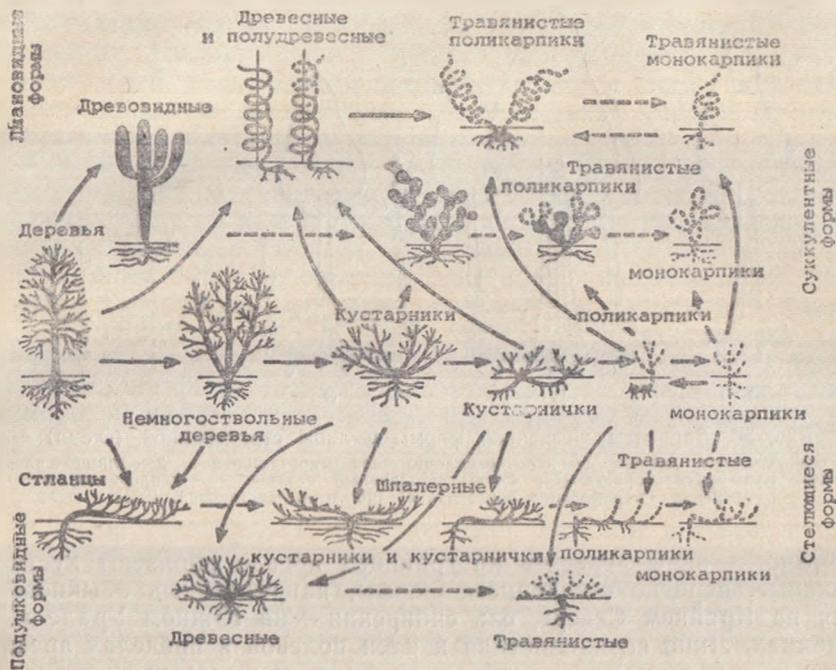


Рис. 31. Параллельные ряды жизненных форм покрытосеменных растений и их предполагаемые связи (по Г. И. Серебрякову, 1955).

ревьев определяется зачастую не только характером стволов и кроны, но и корневыми системами, поэтому последние служат важным признаком при классификации жизненных форм деревьев.

Широко признано, что значительная часть родов и семейств покрытосеменных в процессе эволюции претерпела соматическую редукцию. От крупных деревьев с хорошо развитым стволом и сильно разветвленной кроной произошли немногоствольные деревья, а затем кустарники, кустарнички и различные травы. Но некоторые семейства с самого начала, по-видимому, состояли из травянистых видов, от которых возникли наиболее специализированные древесные формы, например бамбуки в семействе злаков.

Травянистые растения, имеющие более короткую длительность жизни надземных осей, разнообразные ритмы сезонного развития, разный характер подземных органов, часто вегетативно подвижные или обладающие большой семенной продуктивностью, лучше приспособлены к освоению самых различных местообитаний, иногда с очень суровыми условиями. Поэтому разнообразие жизненных форм у наземных травянистых растений необыкновенно велико.

В сходных условиях как среди древесных, так и среди травянистых растений конвергентно возникли лиановидные, суккулент-

ные, стелющиеся, подушковидные формы, составляющие параллельные ряды. Например, подушковидные формы древесные и травянистые часто встречаются в условиях хорошего освещения, но при низких температурах воздуха и почвы, при крайней сухости почвы и низкой влажности воздуха, при частых и сильных ветрах. Обычны они в высокогорьях, тундрах, пустынях, на субантарктических островах и побережьях и в других местах с подобным комплексом условий.

Жизненные формы животных

Классификации жизненных форм животных, как и растений, весьма разнообразны в зависимости от принципов, которые кладут в их основу. На морфологии млекопитающих, по-видимому, в наибольшей степени сказывается характер их передвижения в разных средах. А. Н. Формозов выделил на этом основании среди зверей следующие адаптивные типы: 1) наземные формы, 2) подземные (землерои), 3) древесные, 4) воздушные и 5) водные. Между типами есть переходы.

В пределах каждой группы особенности поступательного движения и образа жизни формируют более специфические приспособительные формы. Так, наземные млекопитающие передвигаются в основном посредством ходьбы, бега и прыжков, что проявляется в их внешнем облике. Например, прыгающие животные: кенгуру, тушканчики, прыгунчики, кенгуровые крысы — отличаются компактным телом с удлиненными задними конечностями и значительно укороченными передними. Очень сильно развиты мышцы — разгибатели спины, увеличивающие мощность толчка. Длинный хвост играет роль балансира и руля, позволяющего рез-

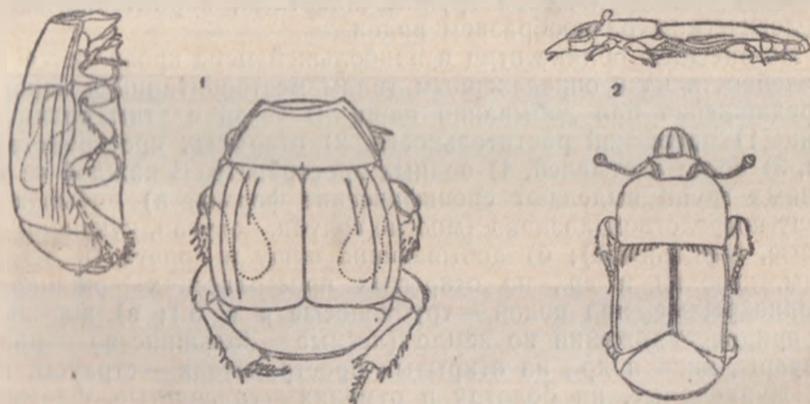


Рис. 32. Форма тела жуков-карапузиков из различных местообитаний (вид сбоку и сверху, по W. Kuhnelt, 1970):

1 — из навоза; 2 — из под коры деревьев.

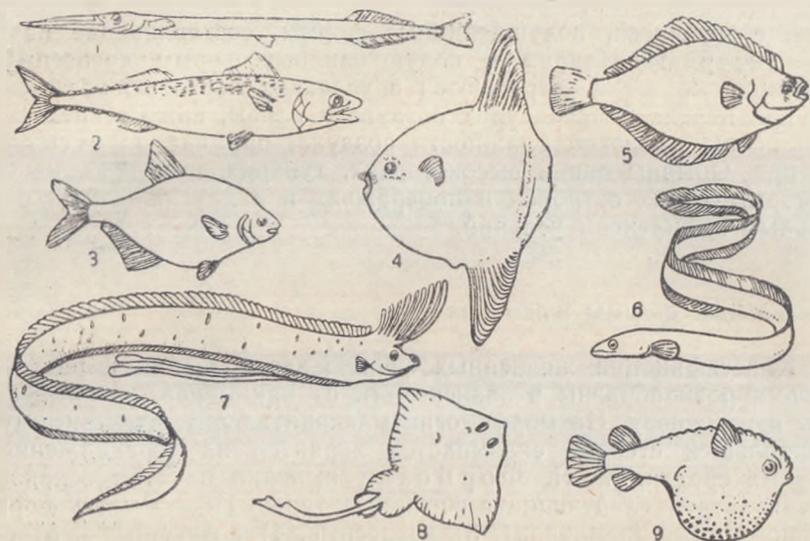


Рис. 33. Различные формы тела рыб (по Г. В. Никольскому, 1974):
 1 — стреловидная (сарган); 2 — торпедовидная (скумбрия); 3 — сплюснутая с бочков (лещ); 4 — тип луны-рыбы; 5 — тип камбалы; 6 — змеевидный (угорь); 7 — лентовидный (сельдяной король); 8 — плоский (скат); 9 — шаровидный (кузовок).

ко изменять направление движения. У сидящих животных он служит дополнительной точкой опоры. Сходный тип передвижения и внешний облик имели и некоторые вымершие динозавры мезозоя. Естественно, что, кроме общих адаптивных признаков, каждый вид отличается деталями внешнего строения в зависимости от экологической специфики.

Жизненные формы отчетливо выделяются в пределах любой крупной таксономической группы животных, характеризующейся экологическим разнообразием видов.

Во внешнем облике птиц в наибольшей мере проявляется приуроченность их к определенным типам местообитаний и характер передвижения при добывании пищи. В связи с этим различают птиц: 1) древесной растительности, 2) открытых пространств суши, 3) болот и отмелей, 4) водных пространств. В каждой из указанных групп выделяют специфические формы: а) добывающие пищу посредством лазания (многие голуби, попугаи, кукушки, дятловые, воробьиные); б) добывающие пищу в полете (в лесах — совы, козодои и др., на открытых пространствах — ржанковые, длиннокрылые, над водой — трубконосые и т. п.); в) кормящиеся при передвижении по земле (лесные — большинство куриных, казуары, киви и др., на открытых пространствах — страусы, нанду, журавлиные, на болотах и отмелях — голенастые, фламинго, некоторые воробьиные); г) добывающие пищу с помощью плавания и ныряния (пингвины, гагары, поганки, ряд трубконосых, большинство веслоногих и гусиных и др.).

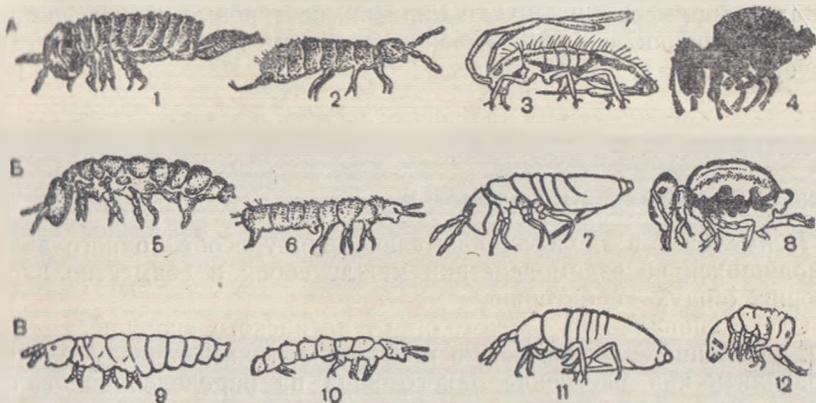


Рис. 34. Жизненные формы коллембол (по W. Dunger, 1974):

А — атмосферные: *Podura aquatica* (1) — живет на поверхности воды; *Isotoma viridis* (2); *Entomobrya muscorum* (3); *Scurlietiella hortensis* (4) — обитают на поверхности почвы и в травостое. Б — гемизадафические: *Hypogastrura viatica* (5); *Folsomia quadriculata* (6); *Lepidocyrtus lapiginosus* (7); *Sminthurinus elegans* (8) — живут в рыхлом слое подстилки. В — зуадафические: *Willemia anophthalma* (9); *Isotomodes productus* (10) — живут в почве; *Cyphoderus albinus* (11) — живет в муравейнике; *Neelus minimus* (12) — почвенный вид.

Жизненные формы таких мелких почвенных членистоногих, как коллемболы, выделяют на основе приуроченности их к определенным слоям почвенного профиля, так как в почве с глубиной резко меняется весь комплекс условий обитания: размеры полостей, освещенность, режим температуры и влажности и т. п.

Атмобионты — виды, населяющие верхние слои подстилки и способные подниматься на нижние части растений, характеризуются более крупными размерами, полностью развитыми глазами, относительно длинными придатками (антеннами, ногами и прыгательной вилкой), хорошо выраженной пигментацией. **Зуадафические виды** — обитатели минеральных тонкопорозных слоев почвы — отличаются мелкими размерами, сильным укорочением придатков, редуцией вилки, полным отсутствием глаз и пигмента. **Гемизадафические формы** характеризуются промежуточными чертами: частичной редуцией глаз, рассеянным пигментом, укороченной вилкой и др.

Среди саранчовых по форме (конфигурация тела, структура головы, строение конечностей, летательного аппарата, тип покровительственной окраски) хорошо различаются **тамнобионты** — обитатели кустарников и деревьев; населяющие травянистый ярус **ортобионты**; жители надпочвенного слоя органических остатков **герпетобионты**; обитатели открытых участков грунта: **эремобионты** — на поверхности плотных глинистых почв, **псаммобионты** — на песках и **петробионты** — на каменистых участках с разреженной растительностью.

Сходные жизненные формы встречаются в сходных условиях жизни и разных зоогеографических областях и на разных мате-

риках (например, тушканчики Евразии, кенгуровые крысы Австралии, прыгунчики Африки). Жизненная форма наглядно свидетельствует об образе жизни вида.

ПОПУЛЯЦИИ

понятие о популяции в экологии

Популяцией в экологии называют группу особей одного вида, находящихся во взаимодействии между собой и совместно населяющих общую территорию.

Слово «популяция» происходит от латинского «популюс» — народ, население. Экологическую популяцию, таким образом, можно определить как население одного вида на определенной территории.

Члены одной популяции оказывают друг на друга не меньшее воздействие, чем физические факторы среды или другие обитающие совместно виды организмов. В популяциях проявляются в той или иной степени все формы связей, характерные для межвидовых отношений, по наиболее ярко выражены мутуалистические (взаимно полезные) и конкурентные. Специфические внутривидовые взаимосвязи — это отношения, связанные с воспроизводством: между особями разных полов и между родительским и дочерним поколениями.

При половом размножении обмен генами превращает популяцию в относительно целостную генетическую систему. Если перекрестное оплодотворение отсутствует и преобладает вегетативное, партеногенетическое или другие способы размножения, генетические связи слабее и популяция представляет собой систему клонов, или чистых линий, совместно использующих среду. Такие популяции объединены в основном экологическими связями. Во всех случаях в популяциях действуют законы, позволяющие таким образом использовать ограниченные ресурсы среды, чтобы обеспечить оставление потомства. Достигается это в основном через количественные изменения населения. Популяции многих видов обладают свойствами, позволяющими им регулировать свою численность.

Поддержание оптимальной в данных условиях численности называют *гомеостазом популяции*. Гомеостатические возможности популяций по-разному выражены у различных видов. Осуществляются они также через взаимоотношения особей.

Таким образом, популяции, как групповые объединения, обладают рядом специфических свойств, которые не присущи каждой отдельно взятой особи. Групповые особенности — это основные характеристики популяций. К ним относятся: 1) *численность* — общее количество особей на выделяемой территории; 2) *плотность популяции* — среднее число особей на единицу площади или объема занимаемого популяцией пространства; плотность популяции можно выражать также через массу членов популяции в единице

пространства; 3) *рождаемость* — число новых особей, появившихся за единицу времени в результате размножения; 4) *смертность* — показатель, отражающий количество погибших в популяции особей за определенный отрезок времени; 5) *прирост популяции* — разница между рождаемостью и смертностью; прирост может быть как положительным, так и отрицательным; б) *темп роста* — средний прирост за единицу времени.

Популяции свойственна определенная организация. Распределение особей по территории, соотношения групп по полу, возрасту, морфологическим, физиологическим, поведенческим и генетическим особенностям отражают *структуру популяции*. Она формируется, с одной стороны, на основе общих биологических свойств вида, а с другой — под влиянием абиотических факторов среды и популяций других видов. Структура популяций имеет, следовательно, приспособительный характер. Разные популяции одного вида обладают как сходными особенностями структуры, так и отличительными, характеризующими специфику экологических условий в местах их обитания.

Таким образом, кроме адаптивных возможностей отдельных особей, население вида на определенной территории характеризуется еще и приспособительными чертами групповой организации, которые являются свойствами популяции как надиндивидуальной системы. Адаптивные возможности вида в целом как системы популяций значительно шире приспособительных особенностей каждой конкретной особи.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА

Каждый вид, занимая определенную территорию (*ареал*), представлен на ней системой популяций. Чем сложнее расчленена территория, занимаемая видом, тем больше возможностей для обособления отдельных популяций. Однако в не меньшей степени популяционную структуру вида определяют его биологические особенности, такие, как подвижность составляющих его особей, степень их привязанности к территории, способность преодолевать естественные преграды.

Степень обособленности популяций. Если члены вида постоянно перемещаются и перемещиваются на обширных пространствах, такой вид характеризуется небольшим числом крупных популяций. Большими миграционными способностями отличаются, например, северные олени и песцы. Результаты мечения показывают, что песцы перемещаются за сезон на сотни, а иногда более чем на тысячу километров от мест размножения. Северные олени совершают регулярные сезонные кочевки также в масштабах сотен километров. Границы между популяциями таких видов проходят обычно по крупным географическим преградам: широким рекам, проливам, горным хребтам и т. п. В некоторых случаях подвижный вид при относительно небольшом ареале может быть представлен одной единственной популяцией, например кавказский

тур, стада которого постоянно кочуют по двум основным хребтам этого горного массива.

При слабо развитых способностях к перемещению в составе вида формируется множество мелких популяций, отражающих мозаичность ландшафта. У растений и малоподвижных животных число популяций находится в прямой зависимости от степени разнородности среды. Например, в горных районах территориальная дифференцировка таких видов всегда более сложна, чем на ровных открытых пространствах. Примером вида, у которого множественность популяций определяется не столько дифференцировкой среды, сколько особенностями поведения, является бурый медведь. Медведи отличаются большой привязанностью к местам своего обитания, поэтому в пределах обширного ареала представлены множеством относительно мелких группировок, отличающихся друг от друга по ряду свойств.

Степень обособленности соседних популяций вида очень различна. В некоторых случаях они резко разделены территорией, непригодной для обитания, и четко локализованы в пространстве, например популяции окуня и линя в изолированных друг от друга озерах или популяции пластинчатозубой крысы, белоусой славки, индийской камышевки и других видов в оазисах и долинах рек среди пустынь.

Противоположный вариант — сплошное заселение видом обширных территорий. Такой характер распространения свойствен, например, малым сусликам в сухих степях и полупустынях. В этих ландшафтах плотность их населения повсеместно высока. Отдельные непригодные для жизни участки легко преодолеваются при расселении молодняка, а в благоприятные годы на них возникают временные поселения. Здесь вычлнить границы между популяциями можно лишь условно, между областями с разной плотностью населения.

Другой пример сплошного распространения вида — семиточечная божья коровка. Эти жуки встречаются в самых различных биотопах и разных природных зонах. Вид характеризуется, кроме того, предзимними миграциями. Границы между популяциями в таких случаях почти не выражены. Однако, поскольку совместно обитающие особи контактируют между собой чаще, чем с представителями других частей ареала, население удаленных друг от друга мест можно считать разными популяциями.

В пределах одного и того же вида могут быть популяции как с хорошо различимыми, так и со смазанными границами. У известного вредителя зерновых культур на юге нашей страны — клопа черепашки (*Eurygaster integriceps*) — через 2,5—3 месяца после выхода из яиц и активного питания на полях начинается отлет в леса предгорий, за десятки, а порой и сотни километров, где клопы залегают до следующей весны под слой древесного опада. Дальность перелетов зависит от степени упитанности особей, и в результате на одних и тех же зимовках смешиваются клопы из разных мест. Направление весеннего разлета сильно зави-

лит от направления ветра, и клопы не обязательно возвращаются в места отрождения. Кроме того, часть черепашек не улетает далеко, а зимует в ближайших лесополосах. Таким образом, на обширных территориях происходит постоянное перемещение и перемешивание особей, которое не позволяет строго разграничивать отдельные популяции. Между тем в определенных частях ареала, как горных, так и равнинных, черепашка ведет относительно оседлый образ жизни, совершая лишь короткие перелеты к ближайшим местам зимовок. В таких районах возникают обособленные популяции, представляющие собой отдельные локальные очаги размножения вредителя. Таким образом, в пределах вида популяции могут быть представлены группами разного объема.

Между популяциями осуществляется обмен отдельными особями, который может быть либо достаточно регулярным, либо эпизодическим. При сезонных кочевках ворон, например, часть молодых птиц ежегодно остается на местах зимовок, образуя пары с представителями оседлого населения. Связь между населением отдельных видов рыб в озерах осуществляется значительно реже, например в годы с особо сильными паводками, когда обособленные водоемы соединяются в единую водную систему.

Взаимоотношения видов не сводятся только к взаимодействию особей, хотя и осуществляются через индивидуальные контакты. Отношения между хищником и его жертвой кратковременны. Связь между их популяциями длительна и является одним из условий функционирования сообществ. Связи между отдельными особями приводят к одним результатам, связи между популяциями — к качественно другим. Например, длительное воздействие конкретного паразита может иметь следствием изменение физиологического состояния, плодовитости, долговечности хозяина и т. п. Взаимоотношения популяций этих же видов приводят к различным их основных групповых характеристик: численности, возрастного состава, смертности, темпов роста популяций.

Связи между популяциями поддерживают вид как единое целое. Слишком длительная и полная изоляция популяций приводит обычно к образованию новых видов.

Различия между отдельными популяциями выражены в разной степени. Они могут затрагивать не только их групповые характеристики, но и качественные особенности физиологии, морфологии и поведения отдельных особей. Эти различия создаются в основном под влиянием естественного отбора, приспособляющего каждую популяцию к конкретным условиям ее существования.

Зайцы-беляки из разных частей ареала различаются характером окраски, размерами, строением пищеварительной системы. Например, длина слепой кишки у зайцев полуострова Ямал в 2 раза больше, чем у представителей из лесостепного Урала. Это связано с характером питания, разной долей грубых кормов в составе рациона. Средняя величина выводка в центральнойкутской популяции составляет около 7 зайчат на самку, которая дает приплод один раз в год. В карельской части ареала зайчихи прино-

сят зайчат дважды за сезон, но средняя величина выводка около 4 экземпляров. В Белоруссии самки беляков могут давать до четырех приплодов в год. Заячье население разных географических территорий испытывает неодинаковое давление со стороны хищников и паразитов. Например, в Верхоянье до 70% зайцев бывает поражено цестодами, вызывающими заболевание мозга. Архангельская популяция больше других страдает от печеночного сосальщика. Различия в характере размножения и масштабах гибели от тех или иных причин определяют различия в общей численности, плотности, темпах роста и структуре популяций разных регионов. Популяции различаются между собой тем сильнее, чем более несходны условия их обитания и чем слабее между ними обмен особями.

Классификация популяций. Экологи руководствуются различными принципами для выделения и классификации популяций как территориальных группировок в пределах вида.

Н. П. Наумов на примере млекопитающих рассматривает вид как иерархическую систему популяций различных рангов. Его классификация основывается на ландшафтно-биотопическом подходе к выделению популяционных единиц. Наиболее крупные территориальные группировки вида — подвиды, или географические расы. Система подвидов и масштабы занимаемой ими территории зависят от биологических особенностей вида. Ареалы подвидов у подвижных форм могут быть очень велики. В их пределах на территориях с однородными географическими условиями выделяются географические популяции, отличающиеся общностью приспособлений к климату и ландшафту. Они, в свою очередь, состоят из более мелких популяций, населяющих различные участки среды. К популяциям низшего ранга применяют разные наименования: экологические, биотопические, местные, локальные, элементарные и т. д. Такие популяции могут быть временными и нестабильными. Чем ниже ранг популяций, тем более тесна связь между соседними популяциями, больше степень обмена особями, менее выражены отличительные особенности. Наиболее сильны различия между группировками подвидового ранга. Они затрагивают не только физиологические и поведенческие черты отдельных особей, но и наследственно закреплены в некоторых чертах их морфологии. Связи между популяциями различных рангов обеспечивают единство вида и обогащение его наследственного фонда.

В школе академика С. С. Шварца развивается другой, историко-генетический подход к выделению природных популяций. С этой точки зрения популяции как генетическое единство можно выделять только у видов с половым размножением и перекрестным оплодотворением. Обязательным признаком популяции считается также ее способность к самостоятельному существованию на данной территории в течение неопределенно долгого времени за счет размножения, а не притока особей извне. Временные поселения разных масштабов не относятся к разряду популяций, а считаются внутривидовыми подразделениями. С этих позиций

вид представлен не иерархическим соподчинением, а пространственной системой соседствующих популяций разных масштабов и с разной степенью связей и изоляции между ними.

С позиций В. Н. Беклемишева и его последователей, популяционная структура характерна для всех видов, но при этом следует выделять разные типы популяций, используя критерии, отражающие разные стороны их взаимодействия со средой. Например, по способу размножения и степени генетической целостности популяции делятся на *панмиктические* (с перекрестным оплодотворением, наиболее целостные), *клональные* и *клонально-панмиктические*. Примеры популяций последнего типа можно видеть у тлей, где партеногенетические поколения сменяются половыми. По способности к самовоспроизведению различают постоянные и временные популяции. Постоянные популяции могут быть независимыми, не нуждающимися в притоке особей извне для поддержания своей численности, и полузависимыми, когда такой приток существенно повышает численность популяции, но она может сохраняться и без него. Временные популяции могут также быть различного типа. Общие их особенности в том, что собственный приплод не покрывает смертность и длительность их существования зависит от мигрантов. По размерам различают карликовые, обычные локальные и суперпопуляции. Последние занимают сплошь обширные территории и состоят из большого числа особей. Единство таких популяций в основном топографическое, так как взаимные контакты особей ослаблены расстоянием. В их пределах вычленяют субпопуляции разных масштабов.

Популяции можно классифицировать также по их пространственной и возрастной структуре, по постоянству приуроченности или смене сред обитания и другим экологическим критериям.

Территориальные границы популяций разных видов не совпадают. Наряду с видами, у которых более или менее отчетливо вычленяются локальные популяции (мышевидные грызуны и другие мелкие млекопитающие, некоторые немигрирующие насекомые, моллюски и т. п.), существуют виды с более широкими популяционными границами. Например, территория, занимаемая одной популяцией таких крупных подвижных животных, как лоси, включает множество конкретных участков с разнообразной растительностью: леса с господством различных пород, поля, луга, овраги, поймы рек и т. п. Не ограничены местными пределами популяции многих птиц, крупных млекопитающих, а также ряда мелких организмов с эффективными способами расселения.

Многообразие природных популяций выражается также в многообразии типов их внутренней структуры.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

Основные показатели структуры популяций — численность и распределение организмов в пространстве и соотношение разнокачественных особей.

Индивидуальные черты каждого организма зависят от особенностей его наследственной программы (генотипа) и от того, как эта программа реализована в ходе онтогенеза. Каждая особь имеет определенные размеры, пол, отличительные черты морфологии, особенности поведения, свои пределы выносливости и приспособляемости к изменениям среды. Распределение этих признаков в популяции также характеризует ее структуру.

Структура популяции не стабильна. Рост и развитие организмов, рождение новых, гибель от различных причин, изменение окружающих условий, увеличение или уменьшение численности врагов — все это приводит к изменению различных соотношений внутри популяции. От того, какова структура популяции в данный период времени, во многом зависит направление ее дальнейших изменений.

Половая структура популяций

Соотношение особей по полу и особенно доля размножающихся самок в популяции имеют большое значение для дальнейшего роста ее численности. У большинства видов пол будущей особи определяется в момент оплодотворения в результате рекомбинации половых хромосом. Такой механизм обеспечивает равное соотношение зигот по признаку пола, но из этого не следует, что такое же соотношение характерно для популяции в целом. Сцепленные с полом признаки часто определяют значительные различия в физиологии, экологии и поведении самцов и самок. Следствием этого является более высокая вероятность гибели представителей какого-либо пола и изменение соотношения полов в популяции.

Экологические и поведенческие различия между особями мужского и женского пола могут быть сильно выражены. Например, самцы комаров семейства *Culicidae*, в отличие от кровососущих самок, в имагинальный период либо не питаются совсем, либо ограничиваются слизыванием росы, либо потребляют нектар растений. Но даже если образ жизни самцов и самок сходен, они различаются по многим физиологическим признакам: темпам роста, срокам полового созревания, устойчивостью к изменениям температуры, голоданию и т. п.

Различия в смертности проявляются еще в эмбриональный период. Например, у ондатр во многих районах среди новорожденных в полтора раза больше самок, чем самцов. В популяциях пингвинов *Megadyptes antipodes* при выходе птенцов из яиц подобной разницы не отмечается, но к десятилетнему возрасту на каждых двух самцов остается лишь одна самка. У некоторых летучих мышей доля самок в популяции после зимней спячки снижается порой до 20%. Многие другие виды отличаются, наоборот, более высокой смертностью самцов (фазаны, утки-кряквы, большие синицы, многие грызуны).

Таким образом, соотношение полов в популяции устанавливается не только по генетическим законам, но и в известной мере под влиянием среды.

У рыжих лесных муравьев (*Formica rufa*) из яиц, отложенных при температуре ниже $+20^{\circ}\text{C}$, развиваются самцы, при более высокой — почти исключительно самки. Механизм этого явления заключается в том, что мускулатура семязприемника, где хранится после копуляции сперма, активизируется лишь при высоких температурах, обеспечивая оплодотворение откладываемых яиц. Из неоплодотворенных же яиц у перепончатокрылых развиваются лишь самцы.

Особенно наглядно влияние условий среды на половую структуру популяций у видов с чередованием половых и партеногенетических поколений. Дафнии *Daphnia magna* при оптимальной температуре размножаются партеногенетически, но при повышенной или пониженной температуре в популяциях появляются самцы. На появление обоеполого поколения у тлей могут влиять изменения длины светового дня, температуры, увеличение плотности населения и другие факторы.

Среди цветковых растений встречается немало двудомных видов, у которых мужские и женские особи пространственно разобщены: виды ив, тополей, дрема белая, щавель малый, пролесник многолетний, бодяк полевой и др. Есть и виды с женской двудомностью, когда одни особи имеют обоеполые цветки, а другие — женские, т. е. с неразвитым андроцеом. Обычно андростерильные цветки мельче, чем обоеполые. Такое явление встречается в семействе губоцветных, гвоздичных, ворсянковых, колокольчиковых и др. Примерами видов с женской двудомностью являются чабрец Маршалла, душица обыкновенная, мята полевая, будра плющевидная, смолевка поникшая, герань лесная и др. Популяции таких видов генетически неоднородны. В них облегчено перекрестное опыление, чаще наблюдается протероандрия — более раннее созревание пыльников по сравнению с пестиками. В пределах ареала видов половая структура популяций растений более или менее постоянная, однако изменение внешних условий меняет соотношение полов. Так, в засушливый 1975 г. в Зауралье резко уменьшилось число женских форм, например у шалфея степного в 10 раз, у спаржи лекарственной в 3 раза.

У некоторых видов пол изначально определяется не генетическими, а экологическими факторами. Так, у растений *Arisaema japonica* пол зависит от накопления запасов питательных веществ в клубнях. Из крупных клубней вырастают экземпляры с женскими цветками, из мелких — с мужскими.

Возрастная структура популяций

С возрастом требования особи к среде и устойчивость к отдельным ее факторам закономерно и весьма существенно изменяются. На разных стадиях онтогенеза могут происходить смена сред обитания, изменение типа питания, характера передвижения, общей активности организмов. Нередко возрастные экологические различия в пределах вида выражены в значительно большей сте-

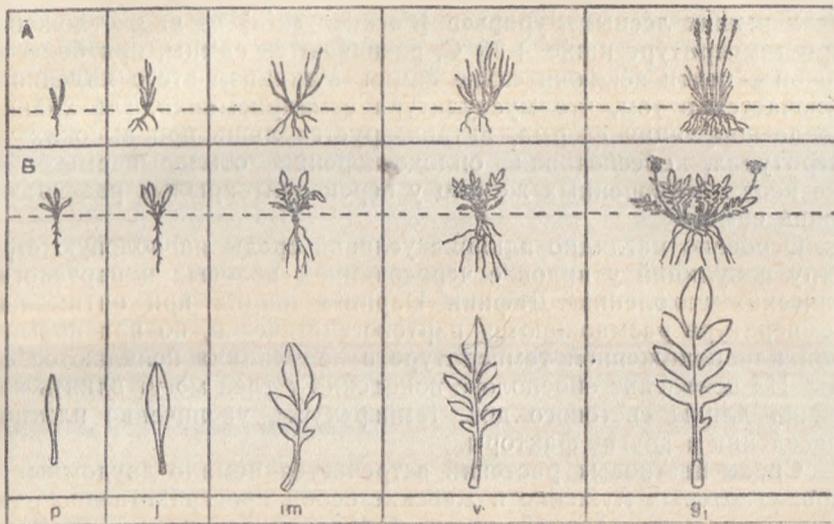


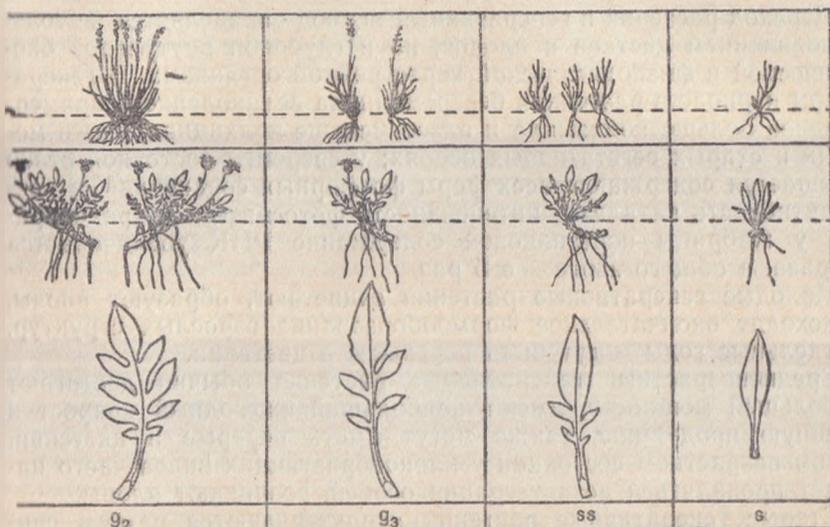
Рис. 35. Возрастные состояния овсяницы луговой (А) и василька сибирь-
 р — проростки; j — ювенильные растения; im — имматурные; v — виргинильные; g₁ — мо-
 субсемянные;

пени, чем различия между видами. Травяные лягушки на суше и их головастики в водоемах, гусеницы, грызущие листья, и крылатые бабочки, сосущие нектар, сидячие морские лилии и их планктонные личинки долиолярии — всего лишь разные онтогенетические стадии одних и тех же видов. Возрастные различия в образе жизни часто приводят к тому, что отдельные функции целиком выполняются на определенной стадии развития. Например, многие виды насекомых с полным превращением не питаются в имагинальном состоянии. Рост и питание осуществляются на личиночных стадиях, тогда как взрослые особи выполняют только функции расселения и размножения.

Возрастные различия в популяции существенно усиливают ее экологическую неоднородность и, следовательно, сопротивляемость среде. Повышается вероятность того, что при сильных отклонениях условий от нормы в популяции сохранится хотя бы часть жизнеспособных особей и она сможет продолжить свое существование.

Возрастная структура популяций имеет приспособительный характер. Она формируется на основе биологических свойств вида, но всегда отражает также силу воздействия факторов окружающей среды.

Возрастная структура популяций у растений. У растений возрастная структура ценопопуляции, т. е. популяции конкретного фитоценоза, определяется соотношением возрастных групп. Абсолютный, или календарный, возраст растения и его возрастное состояние — понятия не тождественные. Растения одного календар-



ского (B):

лодые генеративные; g_2 — средневозрастные генеративные; g_3 — старые генеративные; ss —
 ■ — сенильные.

ного возраста могут находиться в разных возрастных состояниях. Возрастное состояние особи — это этап ее онтогенеза, на котором она характеризуется определенными отношениями со средой. Полный онтогенез, или большой жизненный цикл растений, включает все этапы развития особи — от возникновения зародыша до ее смерти или до полного отмирания всех поколений ее вегетативно возникшего потомства.

Проростки имеют смешанное питание за счет запасных веществ семени и собственной ассимиляции. Это маленькие растения, для которых характерно наличие зародышевых структур: семядолей, начавшего расти зародышевого корня и, как правило, одноосного побега с небольшими листьями, имеющими часто более простую форму, чем у взрослых растений.

Ювенильные растения переходят к самостоятельному питанию. У них отсутствуют семядоли, но организация еще проста, часто сохраняется одноосность, и листья иной формы и меньшего размера, чем у взрослых.

Имматурные растения имеют признаки и свойства, переходные от ювенильных растений к взрослым вегетативным. У них часто начинается ветвление побега, что приводит к увеличению фотосинтетического аппарата.

У взрослых вегетативных растений появляются черты типичной для вида жизненной формы в структуре подземных и наземных органов и строение вегетативного тела принципиально соответствует генеративному состоянию, но репродуктивные органы пока отсутствуют.

Переход растений в генеративный период определяется не только появлением цветков и плодов, но и глубокой внутренней биохимической и физиологической перестройкой организма. В генеративном периоде в растениях безвременника великолепного примерно вдвое больше колхамина и вдвое меньше колхицина, чем в молодых и старых вегетативных особях; у свербиги восточной резко повышается содержание всех форм фосфорных соединений, а также активность каталазы, интенсивность фотосинтеза и транспирации; у жабрицы порезниковой содержание РНК увеличивается в 2 раза, а общего азота — в 5 раз.

Молодые генеративные растения зацветают, образуют плоды, происходит окончательное формирование взрослых структур. В отдельные годы могут быть перерывы в цветении.

Средневозрастные генеративные растения обычно достигают наибольшей мощности, имеют наибольший ежегодный прирост и семенную продукцию, также могут иметь перерыв в цветении. В этом возрастном состоянии у клонообразующих видов часто начинает проявляться дезинтеграция особей, возникают клоны.

Старые генеративные растения характеризуются резким снижением репродуктивной функции, ослаблением процессов побего- и корнеобразования. Процессы отмирания начинают преобладать над процессами новообразования, усиливается дезинтеграция.

Старые вегетативные (субсенильные) растения характеризуются прекращением плодоношения, снижением мощности, усилением деструктивных процессов, ослаблением связи между побеговыми и корневыми системами, возможно упрощение жизненной формы, появление листьев имматурного типа.

Сенильные растения характеризуются крайней дряхлостью, уменьшением размеров, при возобновлении реализуются немногие почки, вторично появляются некоторые ювенильные черты (форма листьев, характер побегов и т. д.).

Отмирающие особи — крайняя степень выражения сенильного состояния, когда у растения остаются живыми лишь некоторые ткани и в отдельных случаях — покоящиеся почки, которые не могут развить надземные побеги.

Распределение особей ценопопуляции по возрастным состояниям называется ее *возрастным спектром*. Он отражает количественные отношения разных возрастных уровней.

Для определения численности каждой возрастной группы у разных видов используют различные счетные единицы. Счетной единицей могут быть отдельные особи, если в течение всего онтогенеза они остаются пространственно обособленными (у однолетников, стержнекорневых моно- и поликарпических трав, многих деревьев и кустарников) или являются четко разграниченными частями клона. У длиннокорневищных и корнеотпрысковых растений счетной единицей могут быть парциальные побеги или парциальные кусты, так как при физической целостности подземной сферы они оказываются нередко физиологически разобщенными, что установлено, например, для ландыша майского при использо-

наши радиоактивных изотопов фосфора. У плотнодерновинных злаков (щучка, типчак, ковыли, змеевка и др.) счетной единицей наряду с молодыми особями может быть компактный клоп, который в отношениях со средой выступает как единое целое.

Число семян в почвенном запасе, хотя этот показатель и очень важен, при построении возрастного спектра ценопопуляции обычно не учитывается, так как подсчет их очень трудоемок и получить статистически надежные величины практически невозможно.

Если в возрастном спектре ценопопуляции в момент ее наблюдения представлены только семена или молодые особи, ее называют *инвазионной*. Такая ценопопуляция не способна к самоподдержанию, и существование ее зависит от поступления зачатков извне. Часто это молодая ценопопуляция, только что внедрившаяся в биоценоз. Если ценопопуляция представлена всеми или почти всеми возрастными группами (некоторые возрастные состояния у конкретных видов могут быть не выражены, например, имматурное, субсенильное, ювенильное), то она называется *нормальной*. Такая популяция независима и способна к самоподдержанию семенным или вегетативным путем. В ней могут преобладать те или иные возрастные группы. В связи с этим различают молодые, средневозрастные и старые нормальные ценопопуляции.

Нормальная ценопопуляция, состоящая из особей всех возрастных групп, называется *полночленной*, а если особи каких-либо возрастных состояний отсутствуют (в неблагоприятные годы временно могут выпадать отдельные возрастные группы), то популяция называется *нормальной неполночленной*.

Регрессивная ценопопуляция представлена только сенильными и субсенильными или также генеративными, но старыми, не образующими всхожих семян. Такая ценопопуляция не способна к самоподдержанию и зависит от заноса зачатков извне.

Инвазионная ценопопуляция может перейти в нормальную, а нормальная — в регрессивную.

Возрастная структура ценопопуляции во многом определяется биологическими особенностями вида: периодичностью плодоношения, числом продуцируемых семян и вегетативных зачатков, длительностью сохранения всхожести семян, способностью вегетативных зачатков к омоложению, скоростью перехода особей из одного возрастного состояния в другое, способностью образовывать клоны и др. Проявление всех этих биологических особенностей, в свою очередь, зависит от условий внешней среды. Меняется и ход онтогенеза, который может протекать у одного вида во многих вариантах (поливариантность онтогенеза), что сказывается на структуре возрастного спектра ценопопуляции.

Разные размеры растений отражают различную жизненность особей в пределах каждой возрастной группы. Жизненность особи проявляется в мощности ее вегетативных и генеративных органов, что соответствует количеству накопленной энергии, и в устойчивости к неблагоприятным воздействиям, что определяется способностью к регенерации. Жизненность каждой особи меняется в

онтогенезе по одновершинной кривой, возрастая на восходящей ветви онтогенеза и уменьшаясь на нисходящей. У многих видов особи одного возрастного состояния в одной ценопопуляции могут иметь разную жизнеспособность. Эта дифференциация особей по жизнеспособности может вызываться разнокачественностью семян, разными сроками их прорастания, микроусловиями среды, воздействием животных и человека, конкурентными отношениями. Высокая жизнеспособность может сохраняться до смерти особи во всех возрастных состояниях или снизиться в ходе онтогенеза. Растения высокого уровня жизнеспособности нередко проходят все возрастные состояния ускоренными темпами. В ценопопуляциях часто преобладают растения среднего уровня жизнеспособности. Одни из них проходят онтогенез полностью, а другие пропускают часть возрастных состояний, переходя перед отмиранием на более низкий уровень жизнеспособности. Растения низшего уровня жизнеспособности имеют сокращенный онтогенез, часто переходя в сецильное состояние, едва приступив к цветению.

Особи одной ценопопуляции могут развиваться и переходить из одного возрастного состояния в другое с разной скоростью. По сравнению с нормальным развитием, когда возрастные состояния сменяют друг друга в обычной последовательности, может наблюдаться ускорение или задержка в развитии, выпадение отдельных возрастных состояний или целых периодов, наступление вторичного покоя, часть особей может омолаживаться или отмирать. Многие луговые, лесные, степные виды при выращивании их в питомниках или посевах, т. е. на лучшем агротехническом фоне, сокращают свой онтогенез, например овсяница луговая и ежа сборная — с 20—25 до 4 лет, горичвет весенний — со 100 до 10—15 лет, жабрица порезниковая — с 10—18 до 2 лет. У других растений при улучшении условий онтогенез может удлиняться, как, например, у тмина обыкновенного.

В засушливые годы и при усилении выпаса у степного вида овсеца Шелля отдельные возрастные состояния выпадают. Например, взрослые вегетативные особи могут сразу пополнять группу субсецильных, реже — старых генеративных. Клубнелуковинные растения безвременника великолепного в центральных частях компактных клонов, где условия менее благоприятные (хуже освещение, увлажнение, минеральное питание, проявляется токсическое действие отмерших остатков), быстрее переходят в сецильное состояние, чем периферические особи. У свербиги восточной при усиленной пастбищной нагрузке, когда повреждаются почки возобновления, молодые и зрелые генеративные особи могут иметь перерывы в цветении, тем самым как бы омолаживаясь и продлевая свой онтогенез.

У ежи сборной в разных условиях реализуется от 1—2 до 35 путей онтогенеза, а у подорожника большого от 2—4 до 100. Возможность менять путь онтогенеза обеспечивает адаптацию к меняющимся условиям среды и расширяет экологическую нишу вида.

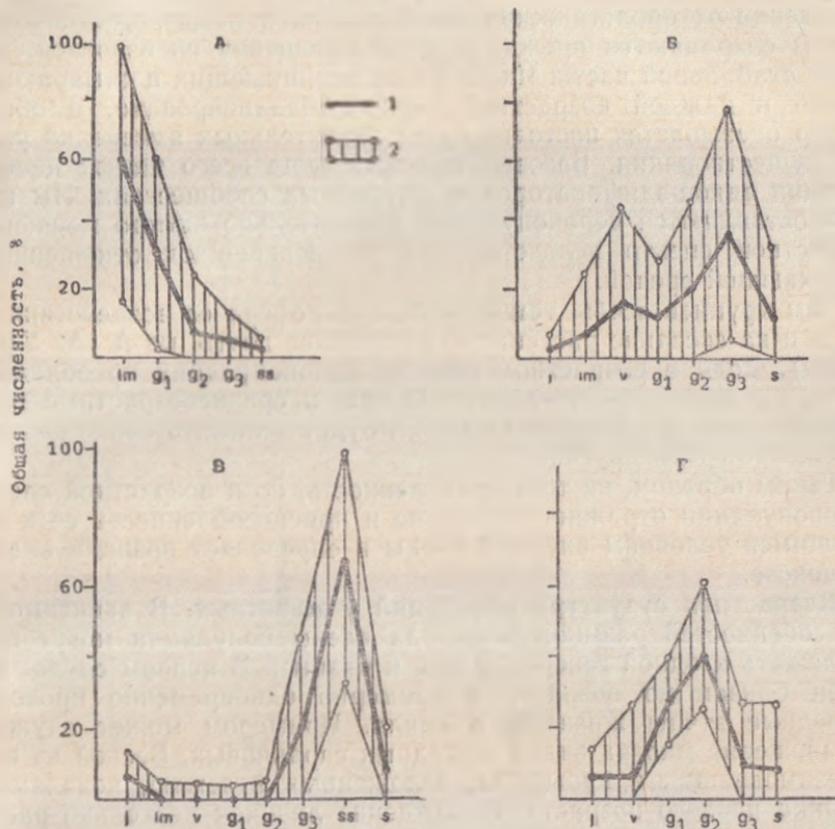


Рис. 36. Базовый тип спектра ценопопуляций (по Л. Б. Заугольной, 1976)

А — бурачок ленский; Б — анабазис безлистный; В — овсяница луговая; Г — типчак; 1 — базовый спектр; 2 — изменения базового спектра (пределы).

Флюктуации возрастного спектра ценопопуляций вслед за погодными условиями особенно характерны для растений поемных лугов. У двух видов овсеца — Шелля и опушенного — в Пензенской области четко прослежено циклическое изменение возрастных спектров в многолетней динамике. В засушливые годы популяции овсецов стареют, а во влажные — молодеют.

Возрастной спектр может варьировать не только вследствие внешних условий, но и в зависимости от реактивности и устойчивости самих видов. К выпасу у растений разная сопротивляемость: у одних выпас вызывает омолаживание, так как растения отмирают, не достигнув старости (например, у полыни равнинной), у других — способствует старению ценопопуляции из-за снижения возобновления (например, у степного вида жабрицы Ледебура).

У некоторых видов на всем протяжении ареала в широком диапазоне условий нормальные ценопопуляции сохраняют основные черты возрастной структуры (ясень обыкновенный, типчак, овсяница луговая и др.). Такой возрастной спектр зависит преиму-

существенно от биологических свойств вида и называется *базовым*. В нем сохраняются прежде всего соотношения во взрослой, наиболее стабильной части. Число вновь возникающих и отмирающих особей в каждой возрастной группе сбалансировано, и общий спектр оказывается постоянным до значительных изменений условий существования. Базовые спектры чаще всего имеют ценопопуляции видов-эдификаторов в устойчивых сообществах. Им противопоставляются ценопопуляции, относительно быстро меняющие возрастной спектр вследствие не установившихся отношений с окружающей средой.

Чем крупнее особь, тем значительнее сфера ее воздействия на среду и на соседние растения («фитогенное поле», по А. А. Уранову). Если в возрастном спектре ценопопуляции преобладают особи взрослые вегетативные, молодые и средневозрастные генеративные, то вся популяция в целом будет занимать более прочное положение среди других.

Таким образом, не только численность, но и возрастной спектр ценопопуляции отражает состояние и приспособленность ее к меняющимся условиям внешней среды и определяет позиции вида в биоценозе.

Возрастная структура популяций у животных. В зависимости от особенностей размножения вида члены популяции могут принадлежать к одной генерации или к разным. В первом случае все особи близки по возрасту и примерно одновременно проходят очередные этапы жизненного цикла. Примером может служить размножение многих видов нестадных саранчовых. Весной из яиц, перезимовавших в кубышках, отложенных в землю, появляются личинки первого возраста. Отрождение личинок несколько растягивается под влиянием микроклиматических и иных условий, но в целом протекает довольно дружно. В это время популяция состоит только из молодых насекомых. Через 2—3 недели в связи с неравномерностью развития отдельных особей в ней могут одновременно встречаться личинки смежных возрастов, но постепенно вся популяция переходит в имагинальное состояние и к концу лета состоит только из взрослых половозрелых форм. К зиме, отложив яйца, они погибают. Такова же возрастная структура популяций у дубовой листовертки, слизней рода *Deroceras* и других видов с однолетним циклом развития, размножающихся один раз в жизни. Сроки размножения и прохождения отдельных возрастных стадий обычно приурочены к определенному сезону года. Численность таких популяций, как правило, неустойчива: сильные отклонения условий от оптимума на любой стадии жизненного цикла действуют сразу на всю популяцию, вызывая значительную смертность.

Виды с одновременным существованием различных генераций можно разделить на две группы: размножающиеся один раз в жизни и размножающиеся многократно.

У майских жуков, например, самки вскоре после откладки яиц весной погибают. Личинки развиваются в почве и окукливаются

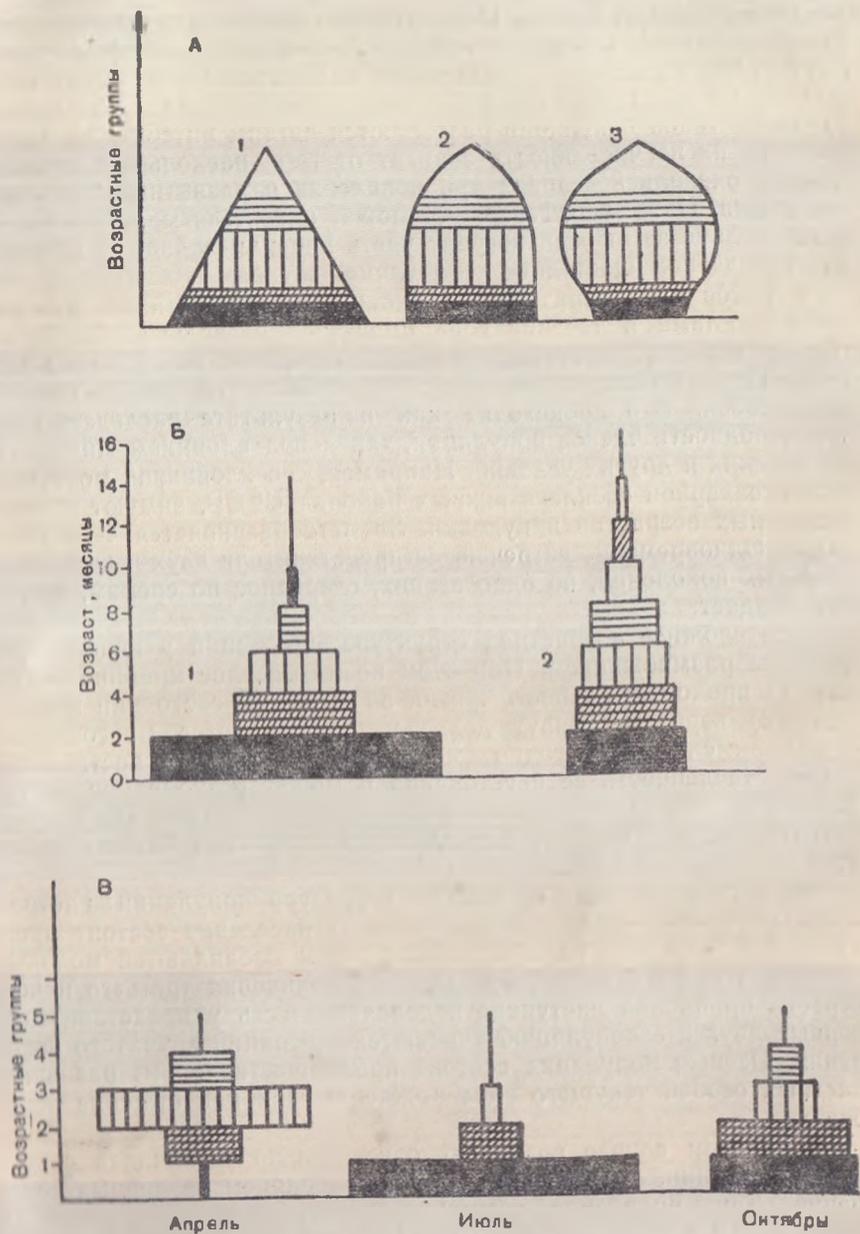


Рис. 37. Возрастная структура популяций у животных (по Ю. Одуму, 1975, В. Ф. Осадчих и Е. А. Яблонской, 1968):

А — общая схема; Б — лабораторные популяции подвекки *Microlus agrestis*; В — сезонные изменения соотношения возрастных групп моллюска *Adaena vitrea* в Северном Каспии; различная штриховка — возрастные группы: 1 — растущая; 2 — стабильная; 3 — сокращающаяся популяции.

ственно от биологических свойств вида и называется *базовым*. В нем сохраняются прежде всего соотношения во взрослой, наиболее стабильной части. Число вновь возникающих и отмирающих особей в каждой возрастной группе сбалансировано, и общий спектр оказывается постоянным до значительных изменений условий существования. Базовые спектры чаще всего имеют ценопопуляции видов-эдификаторов в устойчивых сообществах. Им противопоставляются ценопопуляции, относительно быстро меняющие возрастной спектр вследствие не установившихся отношений с окружающей средой.

Чем крупнее особь, тем значительнее сфера ее воздействия на среду и на соседние растения («фитогенное поле», по А. А. Уранову). Если в возрастном спектре ценопопуляции преобладают особи взрослые вегетативные, молодые и средневозрастные генеративные, то вся популяция в целом будет занимать более прочное положение среди других.

Таким образом, не только численность, но и возрастной спектр ценопопуляции отражает состояние и приспособленность ее к меняющимся условиям внешней среды и определяет позиции вида в биоценозе.

Возрастная структура популяций у животных. В зависимости от особенностей размножения вида члены популяции могут принадлежать к одной генерации или к разным. В первом случае все особи близки по возрасту и примерно одновременно проходят очередные этапы жизненного цикла. Примером может служить размножение многих видов нестадных саранчовых. Весной из яиц, перезимовавших в кубышках, отложенных в землю, появляются личинки первого возраста. Отрождение личинок несколько растягивается под влиянием микроклиматических и иных условий, но в целом протекает довольно дружно. В это время популяция состоит только из молодых насекомых. Через 2—3 недели в связи с неравномерностью развития отдельных особей в ней могут одновременно встречаться личинки смежных возрастов, но постепенно вся популяция переходит в имагинальное состояние и к концу лета состоит только из взрослых половозрелых форм. К зиме, отложив яйца, они погибают. Такова же возрастная структура популяций у дубовой листовёртки, слизней рода *Deroceras* и других видов с однолетним циклом развития, размножающихся один раз в жизни. Сроки размножения и прохождения отдельных возрастных стадий обычно приурочены к определенному сезону года. Численность таких популяций, как правило, неустойчива: сильные отклонения условий от оптимума на любой стадии жизненного цикла действуют сразу на всю популяцию, вызывая значительную смертность.

Виды с одновременным существованием различных генераций можно разделить на две группы: размножающиеся один раз в жизни и размножающиеся многократно.

У майских жуков, например, самки вскоре после откладки яиц весной погибают. Личинки развиваются в почве и окукливаются

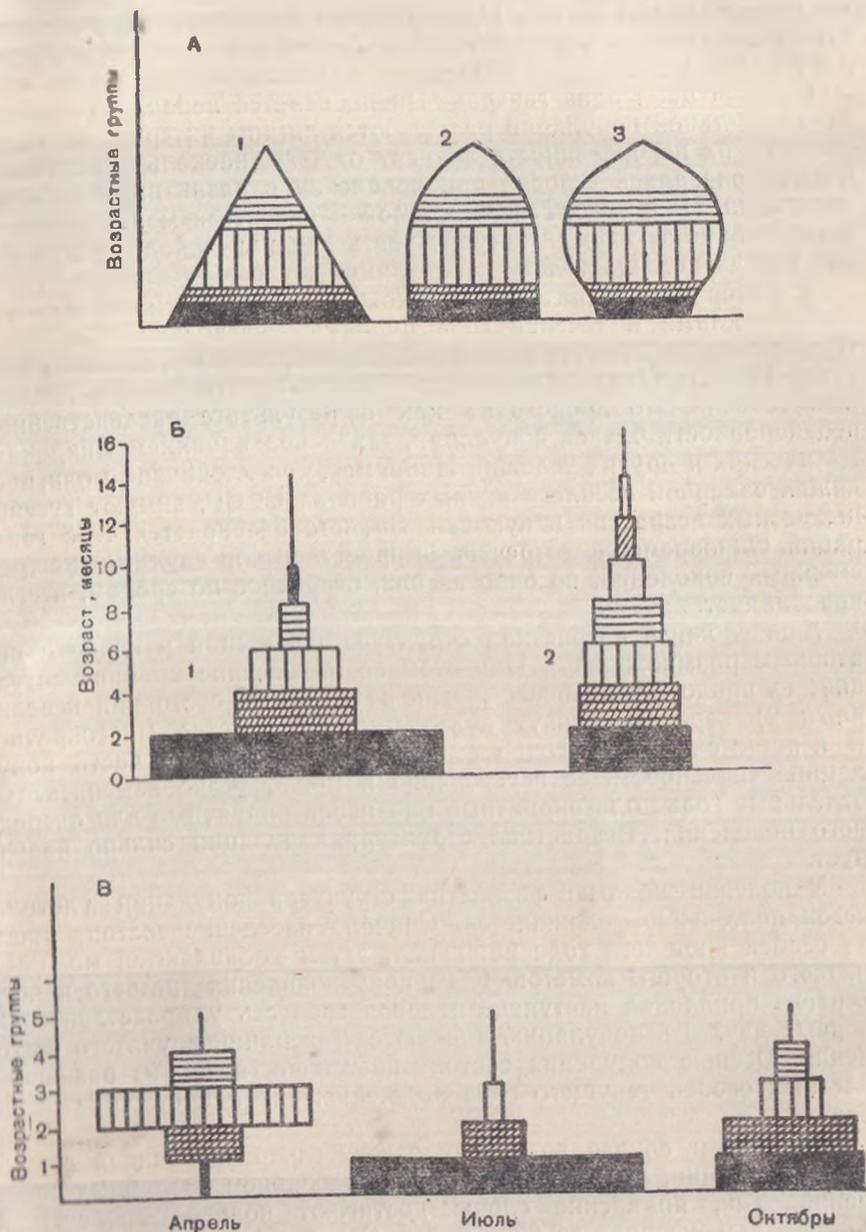


Рис. 37. Возрастная структура популяций у животных (по Ю. Одуму, 1975, В. Ф. Осадчих и Е. А. Яблонской, 1968):

1 — общая схема; Б — лабораторные популяции полевки *Microtus agrestis*; В — сезонные изменения соотношения возрастных групп моллюска *Adaena vitrea* в Северном Каспии; различия штриховка — возрастные группы: 1 — растущая; 2 — стабильная; 3 — сокращающаяся популяции.

на четвертый год жизни. Одновременно в популяции присутствуют представители четырех генераций, каждая из которых появляется через год после предыдущей. Ежегодно завершает свой жизненный цикл одна генерация и появляется новая. Возрастные группы в такой популяции разделяются четким интервалом. Соотношение их по численности зависит от того, насколько благоприятными оказались условия при появлении и развития очередного поколения. Например, генерация может оказаться малочисленной, если поздние заморозки погубят часть яиц или холодная дождливая погода помешает лету и копуляции жуков.

У видов с однократным размножением и короткими жизненными циклами в течение года сменяется несколько поколений. Одновременное существование разных генераций обусловлено растянутостью откладки яиц, роста и полового созревания отдельных особей. Это происходит как в результате наследственной неоднородности членов популяции, так и под влиянием микроклиматических и других условий. Например, у свекловичной моли, вредящей сахарной свекле в южных районах СССР, зимуют гусеницы разных возрастов и куколки. За лето развивается 4—5 генераций. Одновременно встречаются представители двух и даже трех смежных поколений, но одно из них, очередное по срокам, всегда преобладает.

Еще сложнее возрастная структура популяций у видов с повторным размножением. При этом возможны две крайние ситуации: 1) продолжительность жизни во взрослом состоянии невелика и 2) взрослые живут долго и размножаются многократно. В первом случае ежегодно сменяется значительная часть популяции. Численность ее неустойчива и может резко изменяться в отдельные годы, благоприятные или неблагоприятные для очередного поколения. Возрастная структура популяции сильно варьирует.

У полевки-экономки возрастная структура популяции за летний сезон постепенно усложняется. Сначала население состоит лишь из особей прошлого года рождения, затем добавляются молодые первого и второго пометов. К периоду появления третьего и четвертого приплодов наступает половая зрелость у представителей первых двух и в популяцию вливаются генерации внучатого поколения. Осенью популяция состоит преимущественно из разновозрастных особей текущего года рождения, так как старшие погибают.

Во втором случае возникает относительно устойчивая структура популяции, с длительным сосуществованием различных поколений. Так, индийские слоны достигают половой зрелости к 8—12 годам и живут до 60—70 лет. Самка рождает одного, реже двух слонят, примерно раз в четыре года. В стаде обычно взрослые животные разного возраста составляют около 80%, молодежь — около 20%. У видов с более высокой плодовитостью соотношение возрастных групп может быть иным, но общая структура популяции всегда остается достаточно сложной, включая предста-

ингелей разных поколений и их разновозрастное потомство. Колебания численности таких видов происходят в небольших пределах.

Длительно размножающуюся часть популяции часто называют *запасом*. От размеров популяционного запаса зависят возможности восстановления численности. Та часть молодых, которые достигают половой зрелости и увеличивают запас,— это ежегодное пополнение популяции. У видов с одновременным существованием только одной генерации запас практически равен нулю и размножение осуществляется целиком за счет пополнения. Виды со сложной возрастной структурой характеризуются значительной величиной запаса и небольшой, но стабильной долей пополнения.

При эксплуатации человеком природных популяций животных учет их возрастной структуры имеет важнейшее значение. У видов с ежегодным большим пополнением можно изымать более значительную часть популяции без угрозы подорвать ее численность. Если же уничтожить много взрослых в популяции со сложной возрастной структурой, то это сильно замедлит ее восстановление. Например, у горбуши, созревающей на второй год жизни, возможен вылов до 50—60% нерестящихся особей без угрозы дальнейшего снижения численности популяции. Для кеты, созревающей позднее и имеющей более сложную возрастную структуру, нормы изъятия из половозрелого стада должны быть меньше.

Анализ возрастной структуры помогает прогнозировать численность популяции на протяжении жизни ряда ближайших поколений. Такие анализы широко применяют, например, в рыбном хозяйстве для предвидения динамики промысловых стад. Используют довольно сложные математические модели с количественным выражением воздействия на отдельные возрастные группы всех подпадающих учету факторов среды. Если выбранные показатели возрастной структуры совершенно правильно отражают реальное влияние среды на природную популяцию, получают высокодостоверные прогнозы, позволяющие планировать вылов на ряд лет вперед.

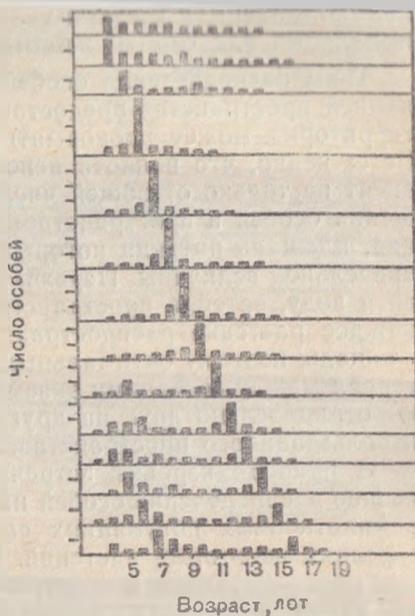


Рис. 38. Соотношение возрастных групп сельди за 14 лет. «Урожайные» поколения прослеживаются в течение нескольких лет (по Швердтфегеру, 1963).

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Типы распределения особей в пространстве. Занимаемое популяцией пространство предоставляет ей средства к жизни. Каждая территория может прокормить лишь определенное число особей. Естественно, что полнота использования имеющихся ресурсов зависит не только от общей численности популяции, но и от размещения особей в пространстве. Это наглядно проявляется у растений, площадь питания которых не может быть меньше некоторой предельной величины. Перехватывая корнями питательные вещества и воду, затеняя пространство, выделяя ряд активных веществ, каждое растение распространяет свое влияние на определенную площадь, поэтому оптимальным для популяции является такой интервал между соседними экземплярами, при котором они не влияют отрицательно друг на друга, но при этом не остается и недоиспользованного пространства.

В природе изредка встречается почти равномерное упорядоченное распределение особей на занимаемой территории, например в уплотненных популяциях сидячих морских полихет, в чистых зарослях некоторых растений. Однако чаще всего члены популяции распределяются в пространстве неравномерно, что обусловлено двумя причинами: во-первых, неоднородностью занимаемого пространства, а во-вторых, некоторыми особенностями биологии видов, которые способствуют возникновению скоплений индивидуумов. У растений такая агрегированность возникает, например, при вегетативном размножении, при слабом распространении семян и прорастании их вблизи материнской особи; у животных — при групповом образе жизни семьями, стадами, колониями, при концентрациях для размножения, перезимовки и т. п.

Неравномерное размещение членов популяции может проявляться в двух крайних вариантах со всевозможными переходами между ними: 1) в резко выраженной мозаичности с незапаятым пространством между отдельными скоплениями особей и 2) в распределении случайного, диффузного типа. Примером первого могут служить гнездовья грачей, поселяющихся колониями в рощах или парках, к которым примыкают благоприятные кормовые угодья. Диффузное распределение встречается в природе, если члены популяции относительно независимы друг от друга и обитают в однородной для них среде. Таково, например, размещение мучных хрущаков *Tribolium confusum* в муке, личинок-поденок в воде ручья, порок пауков-каракуртов на лугах и т. п.

В каждом конкретном случае тип распределения в занимаемом пространстве оказывается приспособительным, т. е. позволяет оптимально использовать имеющиеся ресурсы. Способы, которыми достигается рациональный характер размещения, определяются системой взаимоотношений между членами популяции.

Растения в ценопопуляции чаще всего распределены крайне неравномерно, образуя более или менее изолированные группы, скопления, так называемые *микроценопопуляции*, *субпопуляции* или

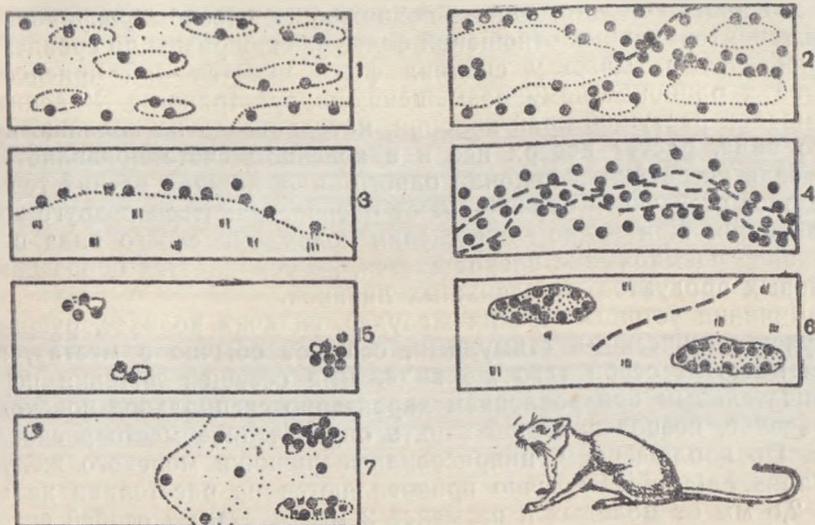


Рис. 39. Основные варианты размещения колоний больших песчанок (по Е. В. Ротшмилдту, 1966):

1 — сплошные равномерные поселения; 2 — сплошные круговые поселения; 3 — узколоточные поселения; 4 — широколоточные поселения; 5 — мелкоостровные поселения; 6 — крупноостровные поселения; 7 — отдельные скопления колоний.

ценопопуляционные локусы. Эти скопления отличаются друг от друга числом особей, плотностью, возрастной структурой, протяженностью. Часто более плотный центр скопления окружен особями, расположенными менее плотно.

Пространственная неоднородность ценопопуляции связана с характером развития скоплений во времени. У люцерны серповидной, например, семена обычно опадают в непосредственной близости от материнского растения, поэтому около обильно плодоносящих средневозрастных генеративных растений образуются скопления из молодых особей (проростков, ювенильных и имматурных). Эти скопления характеризуются большой плотностью. По мере того как особи переходят в следующие возрастные состояния, скопления меняют возрастную структуру, изреживаются. Одновременно происходит приживание новых зачатков в пределах скопления, оно уплотняется, усложняется его структура, расширяется занятая им территория. Если приживание зачатков происходит за пределами скопления, то возникает новое. Скопления могут частично сливаться друг с другом, т. е. достигать более высокого уровня агрегированности.

Таким образом, жизнь ценопопуляции протекает в форме несинхронных возрастных изменений различных локусов, при этом меняется и ее пространственная структура, ибо изменяются конфигурация, протяженность локусов и их местоположение в фитоценозе.

У животных благодаря их подвижности способы упорядочивания территориальных отношений более разнообразны по сравнению с растениями. Даже у сидячих форм имеется ряд приспособлений к рациональному размещению в пространстве. У асцидий и мшанок растущий край колонии, наталкиваясь на колонию другого вида, растет поверх нее и в конечном счете подавляет ее. Но если встречаются колонии одного вида, каждая из них тормозит рост соседней и они начинают распространяться в другом направлении. При полном окружении колониями своего вида вегетативное размножение прекращается, но усиливается образование половых продуктов и подвижных личинок.

Личинки устриц, морских желудей, сидячих полихет, руководствуясь химическими стимулами, оседают обычно в местах, где уже имеются особи того же вида. Для осевшей личинки перед окончательным прикреплением характерно специальное поисковое поведение, позволяющее ей занять определенное место в скоплениях. По наблюдениям, циприсовидные личинки морского желудя *Balanus balanoides* обычно прикрепляются на расстоянии не менее 2,5 мм от молодых и не менее 2 мм от старых особей своего вида. В то же время они свободно оседают в близком соседстве и даже на поверхности представителей других видов.

У высших животных внутрипопуляционное распределение регулируется системой инстинктов. Им свойственно особое территориальное поведение — реакция на местонахождение других чле-

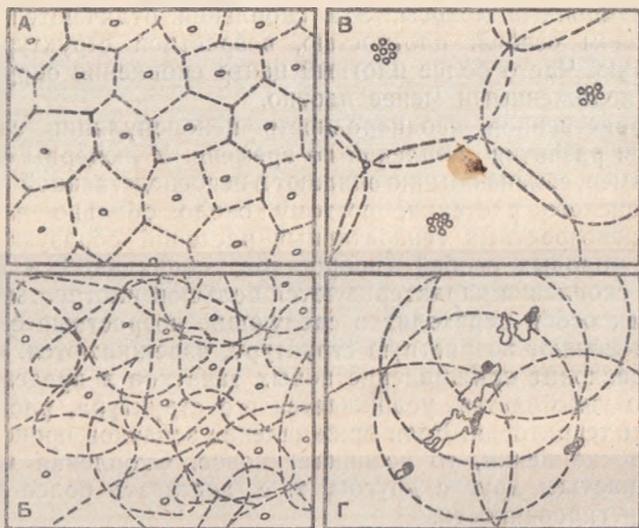


Рис. 40. Основные типы домовых участков у животных (по Н. П. Наумову, 1972):

А — одиночные разобщиения охраняемые; Б — одиночные перекрывающиеся, охраняются центры участков; В — групповые разобщиенные; Г — групповые, перекрывающие друг друга (у колоний птиц на островах).

нов популяции. Инстинкты, поддерживающие размещение по территории отдельных особей или групп в популяциях, существуют у птиц, млекопитающих, пресмыкающихся, ряда рыб, в меньшей степени — у амфибий. Они выражаются также у многих видов беспозвоночных со сложной нервной системой — ряда насекомых, пауков, крабов, осьминогов и др.

По типу использования пространства все подвижные животные делятся на две основные группы: *оседлых* и *кочевых*.

При оседлом существовании животное в течение всей или большей части жизни использует довольно ограниченный участок среды. Такие животные отличаются инстинктами привязанности к своему участку, а в случае вынужденного переселения — стремлением вернуться на хорошо знакомую территорию. Это «чувство дома» получило в экологии название «хоминг» (от англ. home — дом). Многие виды возвращаются к месту размножения даже после длительных и дальних миграций. Известно, например, что одна и та же пара скворцов из года в год может занимать «свой» скворечник. Хоминг голубей использовали даже в практических целях — для переноса почты.

Оседлый образ жизни имеет значительные биологические преимущества. На хорошо знакомой территории животное свободно ориентируется, тратит меньше времени на поиски корма, кратчайшим путем спасается в известные ему укрытия. Кроме того, многие оседлые виды создают систему запасов, прокладывают тропинки, строят дополнительные гнезда, норы, что помогает им выжить. Например, у белок есть основное гнездо, где выводятся молодняк, и несколько дополнительных, в которые зверьки скрываются от непогоды или врагов. Белки создают также серии кладовых, запасая на зиму орехи, семена, грибы. Длительное использование определенной территории помогает более полному ее освоению.

На чужом участке поведение животного меняется. Наблюдения за сусликами показали, например, что такие зверьки отличаются суетливостью, неуверенностью передвижения, часто осматриваются, убежища находят лишь случайно и поэтому чаще гибнут, чем хозяева территории.

Уменьшение вероятности гибели от хищников на знакомой территории доказано и в экспериментах. Например, при выпускании ушастой совы в комнату, где находились хомячки, оказалось, что зверьков, ранее ознакомившихся с обстановкой комнаты, сова ловила в пять раз реже, чем тех, которые попадали в нее впервые.

Однако оседлый образ жизни таит в себе угрозу быстрого истощения ресурсов, если плотность популяции окажется слишком высокой. У оседлых видов выработались такие приспособительные особенности поведения, которые обеспечивают разграничение мест обитания между отдельными особями, семьями или другими внутривидовыми группировками. Общая площадь, занимаемая популяцией, оказывается поделена на отдельные индивидуальные или групповые участки, чем достигается упорядоченное использо-

вание запасов пищи, естественных укрытий, мест для размножения и т. п.

Территориальное поведение животных. Несмотря на территориальное обособление членов популяции, между ними поддерживается связь с помощью системы различных сигналов и непосредственных контактов на границах владений. Территориальное поведение животных включает два типа активности: 1) направленную на обеспечение собственного существования (поиск пищи, исследование территории, рытье нор и т. п.) и 2) на установление отношений с соседними особями (охрана участков, сигнализация, мечение и др.). Занимаемые участки не бывают больше тех пределов, при которых связь между соседними особями нарушается. Минимальные же размеры индивидуальной территории зависят от кормовых ресурсов среды. При такой системе размещения каждая оседлая особь не встречает конкуренции на своем участке, это повышает шансы на выживание и оставление потомства.

«Закрепление участка» достигается разными способами: 1) охраной границ занимаемого пространства и прямой агрессией по отношению к чужаку, 2) особым ритуальным поведением, демонстрирующим угрозу, 3) системой специальных сигналов и меток, свидетельствующих о занятости территории.

Прямая агрессия и нанесение конкуренту физических повреждений встречаются довольно редко. Перед нападением обычно демонстрируется поведение угрозы. Часто «схватка» представляет

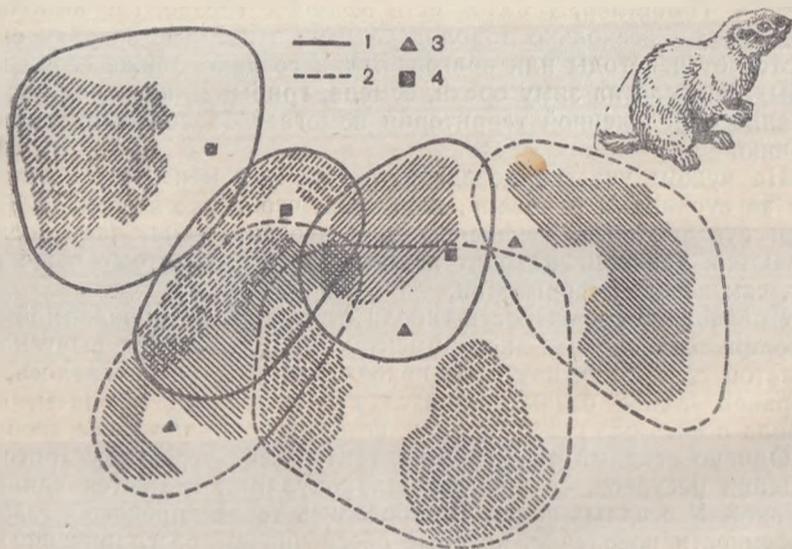


Рис. 41. Индивидуальные участки шести малых сусликов в Нижнем Поволжье (по А. Н. Солдатовой, 1955):

1 — границы индивидуальных участков у самок; 2 — то же у самцов; 3 — гнездовые норы самцов; 4 — выводковые норы самок. Заштрихованы предпочитаемые каждым зверьком места кормежек.

собой лишь систему ритуальных поз и заканчивается, как правило, изгнанием пришельца. В территориальных конфликтах в большинстве случаев побеждает хозяин участка, даже если ему противостоит более сильный соперник. В поведении животных на своей территории преобладает рефлекс активной обороны, на чужой — ориентировочный. Малый суслик немедленно бросается на другого, если тот забегает на его участок, и преследует нарушителя до границы своей территории. Если же, увлекшись погоней, он попадет на участок соседа, роли меняются и хозяин активно изгоняет зверька, от которого только что спасался сам.

Такое же право первого осуществляется и в территориальных притязаниях у большинства птиц. Гнезда мухоловок-пеструшек в эксперименте передвигали в переносных дуплянках на гнездовые участки соседних пар. При этом возникали драки, в которых всегда побеждали хозяева участка. Если гнездо победившей пары оказывалось на территории соседей, исход драки решался в пользу владельцев участка.

Многие животные вообще редко вступают в конфликты, активно избегая чужие участки. Широко развита система маркировки, предупредительных сигналов о занятости территории. У птиц это в основном сигнализация звуками. Поющий самец зарянки, например, все время передвигается по границам своего участка, задерживаясь в тех местах, откуда грозит вторжение соседа. Млекопитающие часто оставляют запаховые метки: мочу, кал, выделения специальных желез. У сурков и многих других видов для метения участка служат анальные железы. У соболей пахучий секрет выделяется на подошвах ног, у серн — позади рогов, у антилопы гарна — спереди от внутреннего края глаз. Серны и антилопы оставляют запаховые следы на кустарниках и нижних ветвях деревьев. Собачьи, кошачьи и лемуры метят территорию мочой. Лемуры для этой цели ладонями втирают капли мочи в подошвы ног.

Ряд крупных животных оставляют метки, воспринимаемые зрительно. Например, медведи и дикие коты оставляют глубокие царапины на деревьях.

Обычная реакция на территориальные метки — избегание — закреплена у животных наследственно. Биологическая выгода такого типа поведения очевидна. Если бы овладение территорией решалось только исходом физической борьбы, появление каждого более сильного пришельца грозило бы хозяину потерей участка и усугублением от размножения. Большая часть энергии особей тратилась бы на постоянные стычки, что уменьшило бы шансы выведения потомства и увеличило смертность.

Охрана участка может осуществляться не на всей его территории, а лишь вблизи биологического центра — норы, гнезда и т. п. В таких случаях владения отдельных особей или групп могут перекрываться, иногда широко, и часть пространства животные используют совместно. На нейтральной территории инстинкт агрессии угасает. Так, мухоловки-пеструшки, гнезда которых искусст-

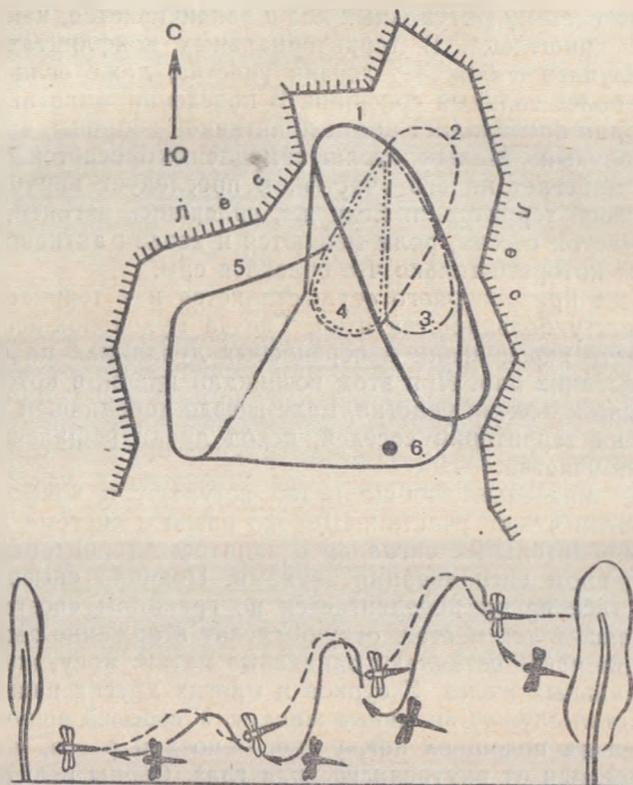


Рис. 42. Поведение стрекоты-кормысла на индивидуальном участке, ограниченном лесной поляной (по В.В. Заике, 1977):

вверху — охотничий участок; *внизу* — самец-хозяин (светлый) изгоняет самца-нарушителя (темный), стараясь прижать его к земле; 1—5 — разные траектории полета; 6 — одиночное дерево, избираемое местом отдыха.

венно сближают на границе соседних участков, мирно живут рядом и выкармливают птенцов.

Частичное перекрывание индивидуальных территорий служит способом поддержания контактов между членами популяции. Соседние особи часто поддерживают устойчивую обоюдывыгодную систему связей: взаимное предупреждение об опасности, совместную защиту от врагов. Нормальное поведение животных включает активный поиск контактов с представителями своего вида, который часто усиливается в период падения численности.

Территориальное поведение животных особенно ярко выражено в период размножения. Оно тесно связано с их физиологическим состоянием и регулируется гормональным путем. Вне сезона размножения у многих видов, распределение по индивидуальным участкам сменяется групповым образом жизни с иным типом по-



Рис. 43. Зубр, маркирующий дерево (по И. И. Барабаш-Никифорову, А. Н. Формозову, 1963).

ведения. Большинство воробьиных птиц после вылета птенцов объединяются в стаи, совершающие кочевки.

У ряда перелетных птиц территориальное поведение проявляется и на местах зимовок. Хищные и мелкие мышевидные грызуны обладают участками на протяжении всей жизни. Появившийся молодняк сначала остается на территории родителей, но затем выселяется, либо занимая освободившийся участок, либо проникая в соседние популяции, либо формируя новые на незанятой территории.

В устойчивых семейных группах территориальные отношения между членами семьи могут быть достаточно сложными. Тигры, которым присуща полигамия, живут семьями, состоящими из самца, двух-трех самок и молодых разного возраста. Площадь семейной территории определяется плотностью основных жертв и при 14—15 особей копытных на 1000 га составляет около 50 тыс. га на семью (Лазовский заповедник). Территория, посещаемая самками, значительно меньше — около 10 тыс. га. Самец периодически обходит всю семейную территорию по постоянному маршруту, оставляя пахучие метки, экскременты и мочу на выступах скал, воротах деревьев, нагретаемых кучах земли, снега и т. п. Участки молодых тигров частично перекрываются с территорией, посещаемой самками. Некоторые части семейных владений посещают лишь старые и молодые самцы. У каждого члена семьи есть излюбленные места для охоты. Через 3—5 лет молодые покидают семейную территорию родителей.

У оседлых видов все варианты общей пространственной структуры популяций можно свести к четырем основным типам: диффузному, мозаичному, пульсирующему и циклическому.

В популяциях *диффузного типа* животные распределены в пространстве дисперсно, не образуя обособленных поселений. Это возможно лишь при относительно равномерном размещении по

территории кормов, мест, пригодных для размножения, и укрытий. Диффузный тип пространственной структуры популяций преобладает, например, у мелких млекопитающих сухих открытых пространств — большой песчанки и мохноногого тушканчика в монотонных песчаных ландшафтах, даурской пищухи в полынной и карагановой степи, малого суслика в различных растительных ассоциациях сухих степей и полупустынь.

Мозаичный тип размещения оседлых животных возникает в том случае, если пригодные для заселения биотопы распределены в пространстве резко неравномерно. Например, поселения малого суслика в волго-уральской полупустыне приурочены только к пятнам степной растительности, встречающимся среди сплошных песков. Обыкновенный хомяк в полупустыне обитает только в тростниковом поясе озер и на склонах озерных котловин.

Польсирующий тип пространственной структуры характерен для популяций с резкими колебаниями численности. В годы депрессии популяция состоит из обособленных поселений, а в годы подъема численности занимает всю пригодную территорию, меняя мозаичный тип распределения на диффузный. В период резкого падения численности животные собираются на наиболее благоприятных участках, которые получили название «стаций переживания». Например, полевки-экономки в лесостепи в засушливые годы заселяют только березово-осиновые колки и заболоченные берега озер. Во влажные годы возникает обширная сеть временных поселений практически во всех биотопах, включая посевы. Эти временные поселения сохраняются обычно лишь до следующей засухи.

Пульсирующий тип структуры популяций можно отметить и у многих видов панцирных клещей и коллембол, заселяющих лесную подстилку. В сухое время эти членистоногие концентрируются лишь возле комлей деревьев, где режим влажности стабильнее, а во влажные периоды их популяции занимают весь покров растительных остатков на поверхности лесной почвы.

Циклический, или переложный, тип пространственной структуры популяций оседлых животных характеризуется закономерным попеременным использованием территории в течение года. Обский и копытный лемминги на острове Врангеля зимуют на сухих прибрежных возвышенностях. Летом зверьки переселяются на кочкарные и разнотравно-злаково-лишайниковые участки тундры, где и располагаются их летние норы. Лемминги отличаются высокой динамичностью пространственного распределения, отсутствием постоянных поселений, сменой мест зимнего и летнего обитания. Такой переложный характер использования территории в условиях тундры имеет большое приспособительное значение. Восстановление нарушенной растительности в тундрах происходит чрезвычайно медленно, длительное существование на одном месте за счет растительных кормов практически невозможно и грозило бы не только голодом зверькам, но и необратимыми изменениями растительного покрова. При переложном типе использования простран-

ства сохраняется баланс между потреблением кормов и их ежегодным возобновлением, а тем самым и возможность существования дальнейших поколений.

Циклический тип освоения территории оседлыми животными, по существу, сходен с использованием ресурсов кочевыми популяциями.

Преимущества кочевого образа жизни заключаются в том, что животные не зависят от запасов корма на конкретной территории. Постоянные передвижения одиночных особей, однако, увеличивают вероятность гибели от хищников. Поэтому кочевой образ жизни практически несвойствен одиночным животным, кочуют группы: стада, стаи. Индивидуальные участки отдельных особей в таких группах не обособляются, но широко развита ориентация на соседей. В пасущихся стадах копытных между отдельными животными поддерживается определенное среднее расстояние, при котором они не мешают друг другу, обладая свободой передвижения. У птиц и рыб расположение в стае улучшает аэро- и гидродинамические условия полета и плавания: обеспечивается такое взаимодействие вихревых следов движения каждой особи, которое уменьшает общую величину сопротивления среды. У рыб, плывущих в середине стаи, частота движения хвостового плавника меньше, чем у тех, которые находятся впереди. С изменением скорости дистанция между членами движущейся стаи меняется.

Некоторые виды образуют широко кочующие группы, не привязанные к определенной территории. Таково поведение многих рыб во время нагульных миграций. Масштабы и длительность таких миграций зависят от обилия корма и численности стада. Чем крупнее стадо, тем длиннее его миграционный путь, так как быстрее потребляются встреченные корма. Норвежская сельдь *Clupea harengus* после нереста у берегов Норвегии кочует на тысячи километров на север и восток, держась в местах скопления планктона, который служит ей пищей.

В некоторых случаях, при резких нерегулярных изменениях запасов корма, возможны столь же нерегулярные перемещения популяции и временное «оседание» ее в тех местах, где запасы пищи еще не исчерпаны. Типичные примеры таких популяций без постоянных территорий можно обнаружить у клестов, всецело зависящих от неустойчивого урожая семян хвойных. У клестов постоянно меняются места гнездования и сроки размножения. В кормных лесах птицы выводят птенцов не только летом, но и зимой. Во внегнездовое время они широко кочуют в поисках лесов с богатым урожаем семян.

Перемещения многих других видов ограничены определенной территорией, которая может быть очень большой. Табуны зебр в Серенгети кочуют в сухой сезон на участке в 400—600 км², во влажный общая площадь их перемещения занимает 300—400 км². На этой территории у них есть определенные места отдыха, пастбища и водопоев, которые они используют регулярно в определенные сроки. Периферические части таких территорий могут широ-

ко перекрываться с участками других стад. Регулярное перемещение по площади обычно происходит за сроки, достаточные для восстановления кормов на пастбищных участках. Сходным образом используют территорию стада других копытных, слонов, обезьян. Таким образом, при кочевом образе жизни животные совершают более или менее закономерные циклические перемещения по обширной территории с повторным использованием одних и тех же участков через определенные сроки.

У кочующих видов возможно также обособление оседлых популяций или временный переход к оседлому существованию. Северные олени на островах Северного Ледовитого океана зимуют там же, не делая попыток перехода на материк. Таймырские стада совершают обширные миграции более чем на 1000 км, но отдельные мелкие группы остаются на местах летнего нагула на северном Таймыре, как и на местах зимовок в лесотундре и северной части тайги.

Между разными способами использования территории нет абсолютных разграничений. Пространственная структура популяций очень динамична. Она подвержена сезонным и другим адаптивным перестройкам в соответствии с местом и временем. Однако масштабы возможных изменений и общий тип использования территории определяются биологическими особенностями вида, в первую очередь характером внутривидовых связей. Особенно большую роль в поддержании структуры популяций играет поведение особей по отношению друг к другу, система взаимных контактов.

Многочисленные конкретные формы проявления территориальных взаимоотношений животных можно расположить в постепенно усложняющийся ряд. Самая простая пространственная структура популяций — система неперекрывающихся охраняемых участков оседлых особей; более сложная — система перекрывающихся территорий, при которой усиливаются внутривидовые контакты. Наконец, групповое использование участков возможно только на основе строго упорядоченных отношений внутри группы.

ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ЖИВОТНЫХ

Закономерности поведения животных составляют предмет особой науки — этологии. Систему взаимоотношений между членами одной популяции называют поэтому этологической или поведенческой структурой популяции.

Поведение животных по отношению к другим членам популяции зависит прежде всего от того, одиночный или групповой образ жизни свойствен виду. Формы совместного существования особей в популяции чрезвычайно различны.

Одиночный образ жизни, при котором особи популяции независимы и обособлены друг от друга, характерен для многих видов, но лишь на определенных стадиях жизненного цикла. Полностью одиночное существование организмов в природе не встречается, так как при этом было бы невозможным осуществление их

основой жизненной функции — размножения. Однако для некоторых видов характерны очень слабые контакты между совместно живущими особями. Таковы, в частности, отдельные водные обитатели с наружным способом оплодотворения, при котором нет необходимости в непосредственной встрече партнеров, например одиночные актинии. У видов с внутренним оплодотворением встречи самцов и самок также могут быть очень кратковременными, лишь для осуществления копуляции, в остальное время животные лишь живут независимо друг от друга. Таков образ жизни многих насекомых, например божьей коровки, хищных жуков-жужелиц и др.

У видов с одиночным образом жизни часто образуются временные скопления особей — в местах зимовок, в период, предшествующий размножению, и т. п. Так, бабочки-крапивницы поздней осенью целыми гроздьями собираются в чердачных помещениях или других укрытиях, жужелицы и божьи коровки — в сухой подстилке возле пней и комлей деревьев, сомы и щуки — в зимовальных ямах на дне водоема. У бентосных животных такие скопления могут быть постоянными, например устричные или мидиевые банки, агрегации полихет или поселения морских желудей. В этих поселениях увеличиваются шансы на возможность оплодотворения половыми продуктами, выбрасываемыми в воду. Однако подобные агрегации не сопровождаются установлением более или менее закономерного поведения животных по отношению друг к другу, и каждое из них относительно независимо от остальных.

Дальнейшее усложнение отношений внутри популяции осуществляется по двум направлениям: усилению связи между половыми партнерами и возникновению контактов между родительским и дочерним поколениями. На этой основе в популяциях формируются семьи, которые очень разнообразны по составу и длительности существования.

Родительские пары могут создаваться как на короткий, так и на длительный срок, а у некоторых видов — на всю жизнь взрослых особей. Например, среди птиц полигамные тетерева, глухари спариваются со многими самками, не образуя устойчивых семейных пар. У ряда уток — кряквы, шилохвости и др. — пары подбираются еще на местах зимовок или во время пролета, но, после того как самка садится на гнездо, самец ее покидает. У большинства воробьиных самец и самка держатся вместе в течение всего периода гнездования. Семейные пары лебедей, журавлей, голубей сохраняются на долгие годы.

Выбор партнеров сопровождается у животных особым брачным поведением, часто достигающим большой сложности. У паукозскакунчиков самцы добиваются спаривания с самкой после своеобразного танца, в продолжение которого они описывают возле нее суживающиеся полукруги, принимая особые позы, а приблизившись начинают быстро вертеться, увлекая самку. Считают, что предкопуляционное поведение самцов пауков тормозит инстинкт агрессии у самок, которые иначе реагируют на них как на добычу. Дальнейшее поведение пауков различно: у многих всеядных ви-

дов самец после введения им спермы в половые пути самки становится ее жертвой, у бегающих Lycosidae — поспешно спасается бегством, у большинства скакунчиков Salticidae самец и самка расходятся спокойно, а у ряда видов семейства Dictinidae некоторое время мирно уживаются в одном гнезде.

Широко известное «ухаживание» у птиц и млекопитающих также предотвращает агрессивные и оборонительные реакции особей противоположного пола, приводит к синхронизации процессов полового созревания и стимулирует у партнеров готовность к спариванию. Это имеет большое значение для осуществления размножения, к которому самец и самка должны быть готовы в одно и то же время.

Выбор половых партнеров часто сопровождается усилением конкурентных отношений в популяциях животных. В период, предшествующий размножению, у многих видов возникают драки самцов, ритуальные демонстрации и другие типы специализированного поведения, направленного на устранение конкурентов. Эти столкновения, несмотря на частую ожесточенность, редко приводят к серьезным ранениям соперников, обычно ограничиваясь изгнанием одного из них с территории, где находятся самки. У рыб, например, в таких сражениях преобладает ритуал угрозы или противники кусают друг друга в пасть — наименее уязвимую часть тела, но никогда не наносят более опасных укусов в бок. Токующие турухтаны стремительно бросаются друг на друга, но затем внезапно замирают с взъерошенным «воротником», после чего вновь повторяют броски.

Таким образом, период, предшествующий размножению в популяциях животных, характеризуется активным поиском и резким усилением контактов между особями.

Семейный образ жизни. При семейном образе жизни усиливаются также связи между родителями и их потомством. Простейший вид такой связи — забота одного из родителей об отложенных яйцах: охрана кладки, инкубация, дополнительное аэрирование и т. п. Так, среди земноводных мраморная амбистома откладывает яйца в ямки во влажной лесной подстилке и оставляет их сторожить. Самка темной саламандры обвивает кладку своим телом и не покидает ее до выклева личинок. Самец трехиглой колюшки после охраны кладки и заботы о ней некоторое время оберегает и мальков. У птиц сложные заботы о птенцах продолжаются до поднятия их на крыло, а у ряда крупных млекопитающих, например у медведей, тигров, детеныши воспитываются в семейных группах в течение нескольких лет, до наступления их половой зрелости.

Различают семьи отцовского, материнского и смешанного типа, в зависимости от того, кто из родителей берет на себя уход за потомством. В семьях с устойчивым образованием пар в охране и выкармливании молодняка принимают обычно участие и самец и самка.

При семейном образе жизни территориальное поведение животных выражено наиболее ярко: различные сигналы, маркировка, ри-

туальные формы угрозы и прямая агрессия обеспечивают владение участком, достаточным для выкармливания потомства.

Более крупные объединения животных — стаи, стада и колонии. В основе их формирования лежит дальнейшее усложнение поведенческих связей в популяциях.

Колонии. Это групповые поселения оседлых животных. Они могут существовать длительно или возникать лишь на период размножения, как, например, у многих птиц — грачей, чаек, гагар, тупиков и т. п. По сложности взаимосвязей между особями колонии животных чрезвычайно разнообразны — от простых территориальных скоплениях одиночных форм до объединений, где отдельные члены выполняют, как органы в целостном организме, разные функции видовой жизни.

Поселения морских желудей, например, можно рассматривать и как агрегации одиночных особей, и как элементарную форму колонии, так как одновидовые скопления возникают у них не случайно, а на основе хемотаксиса, свойственного личинкам. Взаимоотношения между особями в таких примитивных объединениях сводятся к стимуляции синхронного полового созревания химическими выделениями членов колонии, а конкуренция за облавливаемое пространство в известной мере предотвращается ориентировочной реакцией личинок перед прикреплением.

Более сложная форма колонии — такие поселения животных, в которых некоторые функции их жизни выполняются сообща, что увеличивает вероятность выживания отдельных особей. Чаще всего такими общими функциями становятся защита от врагов и предупредительная сигнализация. Чайки, кайры, некоторые гуси, ласточки и другие птицы обычно с шумом набрасываются на хищника, угрожающего птенцам или кладкам. Тревога, поднятая любой заметившей опасность птицей, мобилизует остальных. Сообща птицам удается изгонять даже крупных хищников, с которыми они не справились бы поодиночке, — песцов, ястребов, сов и др.

В колониальных поселениях птиц часто сохраняются индивидуальные гнездовые участки. У серебристых чаек, например, колонии рыхлые — между гнездами сохраняется расстояние в 3—5 м. При выборе участков затеваются драки. В поселениях некоторых других птиц подобные территориальные инстинкты не проявляются совсем. Например, городские ласточки лепят свои гнезда часто вплотную одно к другому.

Общественные ткачики (*Philacterus socius*) строят на деревьях большое общее гнездо из травы с многочисленными отверстиями, ведущими в индивидуальные гнездовые полости. Южноамериканские кукушки-личинкоеды ани строят совместные гнезда, в которые откладывают яйца около десятка самок. Эту общую кладку насиживают одновременно несколько птиц, периодически сменяемые другими.

Среди млекопитающих колониальны сурки, вискачи, пищухи, пеструшки. Колонии млекопитающих чаще возникают не как территориальные объединения разных семей, а на основе разраста-

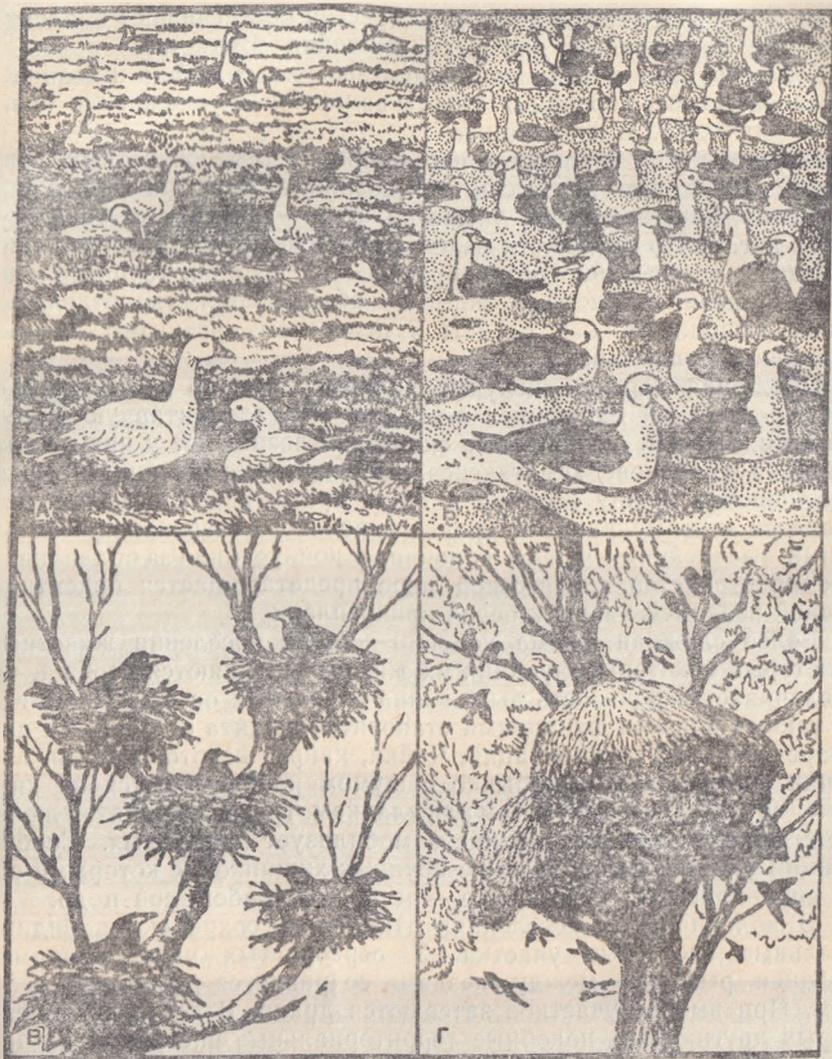


Рис. 44. Разные варианты колониальных гнездовий у птиц:

А — колония белых гусей в тундре (с фото А. В. Кречмара); Б — гнездовые альбатросов на Сандвичевых островах (по Брему, 1911); В — колония грачей (по А. В. Михееву, 1960); Г — общее гнездовое сооружение африканского общественного воробья (по Н. Н. Каряшину, 1974).

ния семейных групп, с сохранением связей между отпочковывающимися семьями. Зверьков из других колоний при полной занятости территории изгоняют, но в период низкой численности популяции они могут вливаться в состав поселения, которое, таким образом, приобретает смешанный характер.

Наиболее сложные колонии у общественных насекомых — термитов, муравьев, пчел. Они возникают на основе сильно разра-

стающейся семьи. В таких колониях-семьях насекомые выполняют сообща большинство основных функций: размножения, защиты, обеспечения кормом себя и потомства, строительства и т. п. При этом существует обязательное разделение труда и специализация отдельных особей или возрастных групп на выполнении определенных операций. Члены колонии действуют на основе постоянного обмена информацией друг с другом.

У рыжих лесных муравьев *Formica rufa* колонии могут занимать одно или несколько гнезд, связанных между собой системой дорог. Самцы выполняют только функцию оплодотворения самок, после чего погибают. Самки сначала осуществляют расселение, затем основывают новую семью, выполняя все операции, связанные с воспитанием первого потомства. После этого они специализируются только на производстве яиц, а остальную работу в муравейнике выполняют рабочие — особая каста, представляющая бесплодными измененными самками. Среди них также существует разделение труда. Определенные группы обеспечивают сбор строительного материала, уход за тлями и сбор пади, охоту и разведку, транспортировку добычи, обмен молодью между гнездами и т. п. Кроме того, у рабочих муравьев существует и возрастная смена функций. В течение 1—1,5 месяца жизни они работают внутри гнезда, ухаживают за молодью, а позднее становятся строителями, разведчиками, фуражирами.

Среди муравьев одной колонии постоянно осуществляется обмен пищей. Муравьи кормят друг друга содержимым зобика, желудка, слизывают выделения различных желез. Это явление получило название *трофаллаксиса*. На основе трофаллаксиса объединение семьи поддерживается не только общим пищевым потоком, но и действием различных биологически активных веществ, содержащихся в выделениях.

В организации совместной деятельности у муравьев большую роль играет достаточно разнообразная система сигнализаций: позами, движениями усиков, прикосновениями разного характера, пахучими выделениями и т. п.

Таким образом, по мере усложнения колониального объединения поведение, а иногда также физиология и строение отдельной особи все больше подчиняются интересам всей колонии.

Особые формы колониальности развиваются у животных с вегетативным размножением, в частности у кишечнополостных и некоторых других водных обитателей. Разделение функций у полипов, связанных между собой системой распределительных каналов, заходит у некоторых видов настолько далеко, что вся колония выглядит и ведет себя как единая особь. Наиболее наглядный пример — сифонофоры, в строении которых практически стираются границы между колонией и цельным организмом, имеющим систему дифференцированных органов. Образование таких колоний-организмов происходит на основе единого метаболизма.

Стаи. Это временные объединения животных, которые проявляют биологически полезную организованность действий. Стаи об-

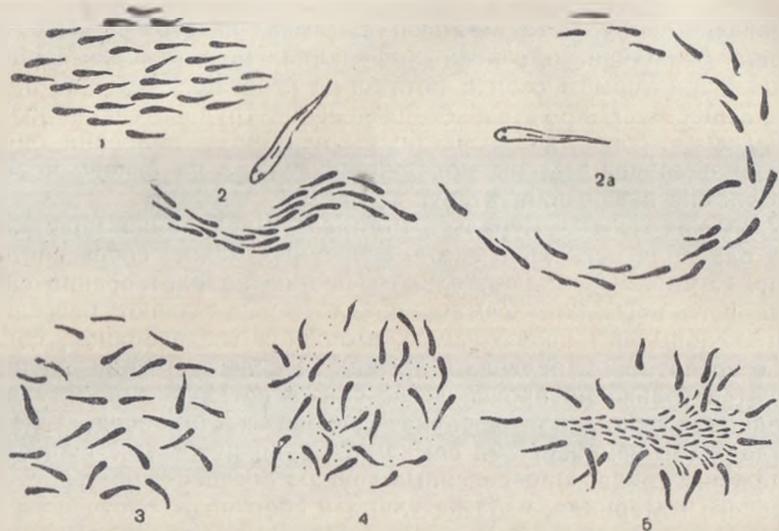


Рис 45 Основные типы структуры стай пелагических рыб (по Д. В Радакову, 1972):

1 — ходовая; 2, 2а — оборонительная; 3 — кругового обзора; 4 — при питании рыб-планктофагов; 5 — при питании пелагических хищников.

легчают выполнение каких-либо функций в жизни вида: защиты от врагов, добычи пищи, миграции. Наиболее широко стайность распространена сред птиц и рыб, у млекопитающих характерна для многих собачьих. В стаях сильно развиты подражательные реакции и ориентация на соседей.

По способам координации действий стай делятся на две категории: 1) эквипотенциальные, без выраженного доминирования отдельных членов и 2) стай с лидерами, в которых животные ориентируются на поведение одной или нескольких, обычно наиболее опытных, особей. Объединения первого типа характерны в основном для рыб, но известны также у мелких птиц, перелетной саранчи и некоторых других форм. Второй тип стай встречается обычно у крупных птиц и млекопитающих.

Стаи рыб очень изменчивы по величине, форме, плотности. Они часто переформируются, иногда по нескольку раз в сутки. Обычно рыбы группируются в стаи лишь в светлое время суток, при зрительном контакте с другими особями, и рассредоточиваются на ночь. Защитная роль стайных объединений рыб очень велика. В опытах одиночные рыбки вылавливаются хищником в несколько раз быстрее, чем члены стай. В группе осуществляется «круговой обзор», благодаря которому хищнику труднее приблизиться незамеченным. Кроме того, многочисленность двигающихся особей дезориентирует врага. Тела рыб, непрерывно меняющих направление движения, создают мерцание, затрудняющее фиксацию взгляда на отдельных особях, и делают невозможными целе-



Рис. 46. Маневр стаи верховки при броске щуки (по Д. В. Радакову, 1972).

направленные броски. Стая быстро маневрирует при опасности, обтекая хищника, который, бросившись в ее середину, оказывается в пустоте. Для поведения рыб в стае характерен имитационный рефлекс — подражание действиям соседей.

У птиц стаи формируются при сезонных перелетах или, у оседлых и кочующих форм, при зимних кормежках. Стаи при перелетах образуют те виды, которым свойственно колониальное гнездование или коллективное кормление. Одиночно гнездящиеся и кормящиеся виды стай в полете не образуют.

В стаях оседлых птиц существует постоянная сигнализация, звуковая и зрительная связь между особями. Благодаря внутристаиной, а часто и межстаиной сигнализации птицы используют и опыт, и случайное обнаружение отдельными особями благоприятных мест ночевки и отдыха, источников корма, восходящих потоков воздуха и т. п.

Волчьи стаи возникают для групповой охоты зимой. В группе зверям удается справиться с крупными копытными, охота на которых в одиночку безрезультатна. При групповой охоте волков часто практикуется преследование с выходом на перехват жертвы, нагон жертвы на засаду или захват ее в кольцо, что требует согласованности и координации действий всех особей. Стайность известна для гиен, гиеновых собак, койотов и др. В стаях млекопитающих велика роль вожаков и специфичны отношения между отдельными особями, что сближает эти групповые образования со стадами.

Стада. Это более длительные и постоянные объединения животных по сравнению со стаями. В стадных группах, как прави-

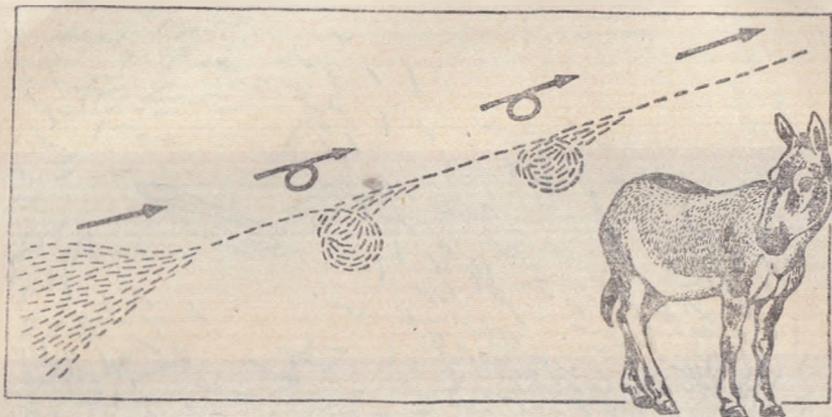


Рис. 47. Следы стада куланов, убежавших от опасности (по Л. М. Баскину, 1976).

Куланы дважды останавливались и смотрели на человека.

ло, осуществляются все основные функции жизни вида: добывание корма, защита от хищников, миграции, размножение, воспитание молодняка и т. п. Основу группового поведения животных в стадах составляют взаимоотношения доминирования-подчинения, основанные на индивидуальных различиях между особями.

Один из вариантов организации стад — это группы с временными либо относительно постоянными лидерами — особями, на которых концентрируется внимание других и которые своим поведением определяют направление перемещения, места кормежки, реакцию на хищников и другие свойства стада. Стадо действует как единое целое, подражая лидеру. Деятельность лидера не направлена непосредственно на подчинение других особей. Лидером становится более опытный член стада. Например, стада северных оленей обычно ведут старые важеньки. Они лучше других ориентируются при миграциях и нападении хищников, так как периодически им приходится делать это в одиночку. Перед рождением олененка самка обычно удаляется и несколько дней, пока не окрепнет малыш, вынуждена одна оберегать и защищать его, а затем вместе с ним догоняет стадо. При переменном лидерстве одни животные становятся во главе стада чаще других. Большое значение имеют при этом также особенности высшей нервной деятельности. В стадах северных оленей около 18—20% животных являются потенциальными лидерами. У других животных лидеры могут быть более постоянны.

Биологическое значение лидерства в том, что индивидуальный опыт отдельных особей может быть использован всей группой.

В крупных стадах выделяются также объединения, представляющие семейные или возрастные группы, внутри которых контакты более дружелюбны, чем с членами других аналогичных групп. Во внутростадных группировках, независимо от общего

лидерства, могут складываться отношения доминирования-подчинения.

Наиболее сложна поведенческая организация стад с вожаками и иерархическим соподчинением особей. Вожаки, в отличие от лидеров, характеризуются поведением, непосредственно направленным на активное руководство стадом: специальными сигналами, угрозами и прямым нападением. В подобных стадах часто возникают разделение «прав» и «обязанностей» и более сложные формы общественного поведения, выгодные для групп в целом.

Ранг каждой особи в стаде определяется многими причинами. Имеют значение возраст, физическая сила, опыт и наследственные качества животного. Более сильные и опытные, с устойчивым типом нервной системы, как правило, доминируют над более слабыми. Доминирование проявляется в преимуществе при поедании пищи, праве на самку, передвижении в группе и т. п.

Системы доминирования-подчинения очень различны у разных видов. При линейной иерархии в ряду рангов А—В—С и т. д. особи, принадлежащие к каждому рангу, подчинены предыдущим, но главенствуют над последующими. Последние в таком ряду животные — самые бесправные в группе. Подобные отношения возникают, например, в стаях ездовых собак, где вожаки активно подчиняют себе стаю, угрожая и задавая трепку непослушным. Животные низшего ранга проявляют признаки покорности перед всеми остальными; подходят к пище в последнюю очередь, их не пускают к самкам, изгоняют с лучших мест отдыха и т. д. Иерархия в группах часто бывает более сложной. Например, могут возникать параллельные ряды подчинения: один среди самцов, другой — среди самок, как, например, у некоторых игрунковых обезьян. У павлинов, помимо того, самцы доминируют над самками, а те в свою очередь над детенышами. У некоторых видов обнаружено иерархическое соподчинение по типу «треугольника»: А нападает на В, В — на С, а С подчиняет себе А. Такое соотношение может сохраняться в группе довольно долго. Одним из вариантов иерархии может быть деспотия — доминирование одного животного над всеми остальными членами группы.

Ранг животного в группе определяется столкновениями между особями, которые могут иметь характер прямой борьбы или ритуальных угроз. После установления ранга всех членов группы прямые столкновения между ними прекращаются и порядок поддерживается сигнальным или ритуальным поведением.

Иерархически организованному стаду свойствен закономерный порядок перемещения, определенная организация при защите, расположении на местах отдыха и т. п. Так, при передвижении семейного стада зебр впереди всегда идет старая кобыла, за нею следуют сначала самые молодые, а затем старшие жеребята, за которыми двигаются взрослые зебры. Шествие завершает жеребец-вожак. В стаде павианов в центре, в наибольшей безопасности, находятся самки с детенышами или готовящиеся к размножению, по краям — вожаки, молодые самцы и неразмножающиеся самки.

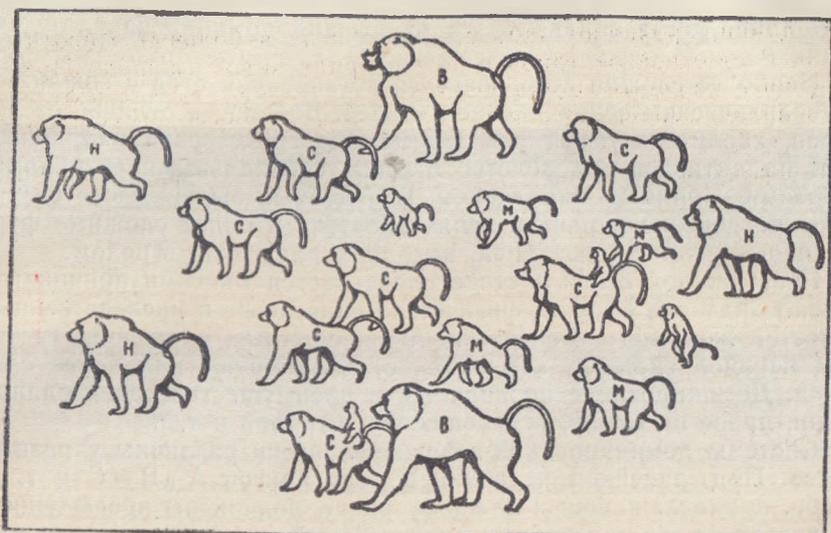


Рис. 48. Походный порядок стада павианов (по Ф. Р. Фуэнтэ, 1972):
 сверху — в пути; внизу — при нападении леопарда; С — самки, М — молодежь, В — вожаки, Н — самцы низшего ранга.

Впереди и позади стада шествуют крупные самцы, готовые отразить нападение. Описаны случаи, когда при преследовании стада хищниками самец-доминант возвращался за отставшим детенышем несмотря на грозившую ему большую опасность.

Вожак-доминанты выполняют разнообразные общественные функции. В табуне лошадей, например, вожак управляет движением, уводит косяк от опасности, защищает от хищников, прекра-

щает драки, проявляет заботу о жеребятах и больных животных и т. п. В сложной обстановке вожаки ряда видов (лошади Пржевальского, павианы) могут проводить разведку, отделяясь от стада, а затем возвращаясь к нему и определяя безопасное направление движения.

Конфликты в группах, имеющих вожака, обычно решаются с его участием или в его присутствии, у разных видов с разной степенью агрессивности. В стадах павианов доминанты могут прибегать к преследованию и укусам, тогда как у горилл вожак нередко восстанавливает порядок лишь взглядом или движением головы.

Биологический смысл иерархической системы доминирования-подчинения заключается в создании согласованного поведения группы, выгодного для всех ее членов. После «расстановки сил» животные не тратят лишней энергии на индивидуальные конфликты, а группа в целом получает преимущества, подчиняясь наиболее сильным и опытным индивидуумам. Согласованность поведения имеет большое значение в обеспечении защиты от хищников, предупреждении опасности, выращивании молодняка, миграциях и т. п. В сложных условиях, например при голодовках, гибнут в первую очередь более слабые, подчиненные особи, но под защитой группы они все же имеют больше шансов выжить, чем в одиночку.

Иерархия в групповых отношениях адаптивна прежде всего потому, что она динамична. В жизни стада идет непрерывная проверка соответствия его структуры меняющимся условиям. Состав группы также не остается постоянным: взрослеет молодняк, появляются новые пришельцы, старые животные теряют силы, часть особей погибает. Эти изменения сопровождаются перестройкой рангов. Переходу особи в новый ранг всегда предшествуют прямые или ритуальные схватки и демонстрации, «пересмотр сил», после чего закрепляется новое положение. На роль вожака-доминанта всегда претендуют более молодые, набирающие силу и опыт животные. Они занимают его место после первого же проявления вожаком неспособности отстоять свои права.

Иерархия наиболее ярко выражена в стадах, но она характерна и для многих других групп оседлых животных — семей, колоний. Иерархия может проявляться также в распределении территориальных участков у одиночных форм. Среди сусликов, охраняющих свои индивидуальные территории, доминирующие особи занимают наиболее благоприятные места в поселениях. Среди колониальных птиц (чаек, гусей, цапель и др.) наиболее крупные и опытные гнездятся в центре колонии, тогда как периферию занимают физиологически менее полноценные особи, проявляющие реакцию подчинения по отношению к доминантам.

Система доминирования-подчинения выявлена и у ряда беспозвоночных: насекомых (сверчков, жуков-чернотелок и др.), некоторых ракообразных и пр.

Установление иерархии сопровождается изменениями в гормональной системе организмов. У млекопитающих, например, возни-

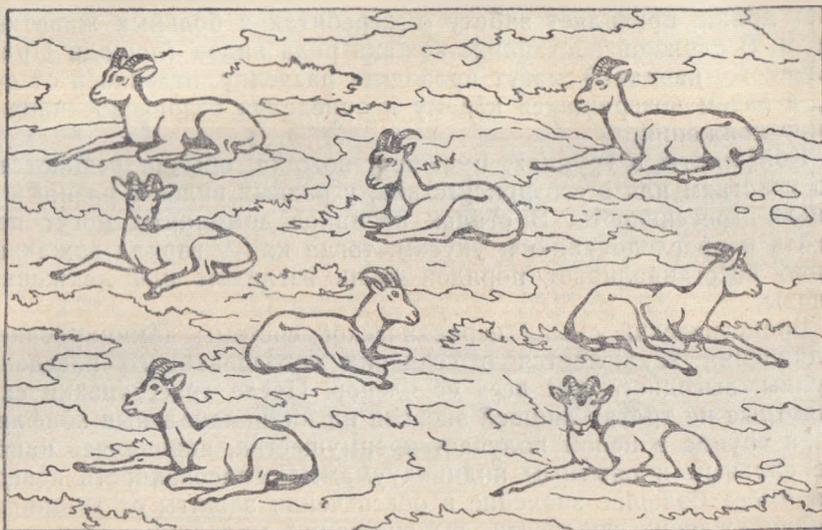


Рис. 49. Индивидуальные дистанции и направления осматривания у архаров во время отдыха (по Л. М. Баскину, 1976).

кает гипертрофия коры надпочечников. Эти изменения оказываются наибольшими у животных, находящихся в самом низу иерархической лестницы, и не проявляются у доминантов. Стероидные гормоны, выделяемые корой надпочечников, оказывают большое влияние на процессы обмена веществ, которые, в свою очередь, лежат в основе изменения поведения.

Эффект группы. Жизнь в группе через нервную и гормональную системы отражается на протекании многих физиологических процессов в организме животного. У изолированных особей заметно меняется уровень метаболизма, быстрее тратятся резервные вещества, не проявляется целый ряд инстинктов и ухудшается общая жизнеспособность.

Оптимизация физиологических процессов, ведущая к повышению жизнеспособности при совместном существовании, получила название «эффект группы». Он проявляется как психофизиологическая реакция отдельной особи на присутствие других особей своего вида. У овец вне стада учащаются пульс и дыхание, а при виде приближающегося стада эти процессы нормализуются. Одиночно зимующие летучие мыши отличаются более высоким уровнем обмена веществ, чем в колонии. Это ведет к повышенной трате энергии, истощению и часто заканчивается гибелью животных.

Затраты организмом энергии на основную жизнедеятельность учитывают, измеряя скорость потребления кислорода животными в покое. Эти показатели возрастают у всех животных, приспособленных к групповой жизни и оказавшихся вне стада, семьи или колонии. Напротив, даже простое скупивание сокращает газооб-

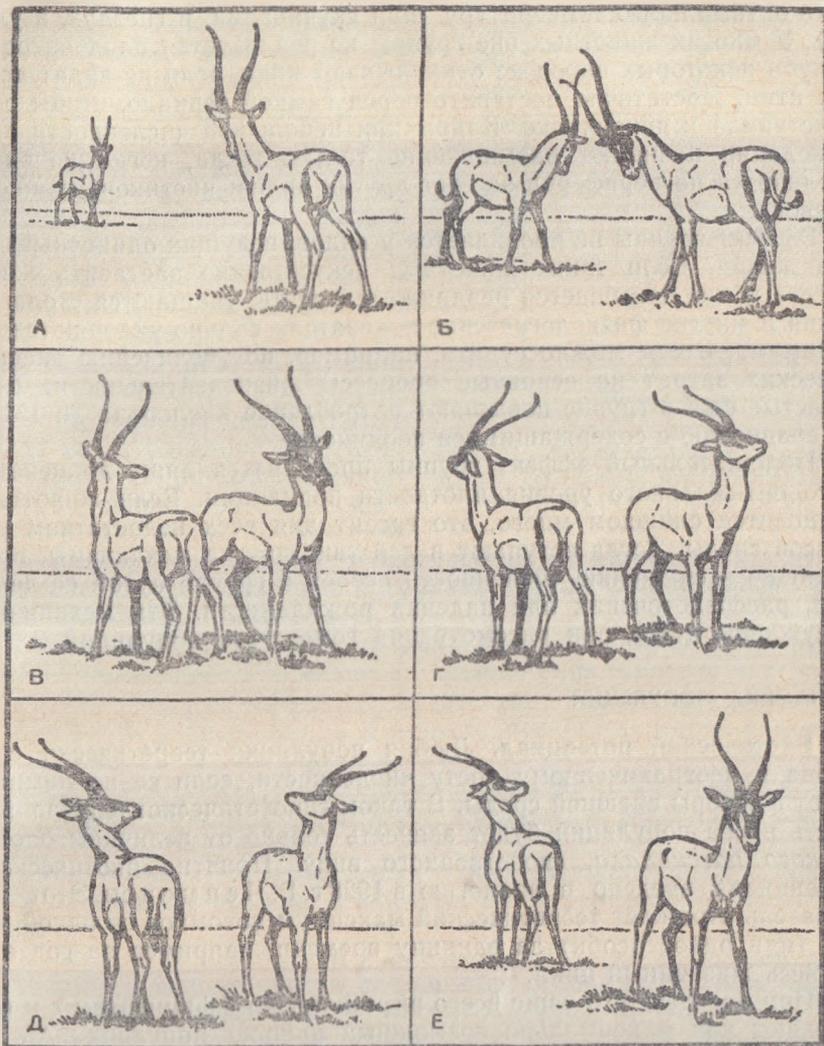


Рис. 50. Встреча двух самцов газели Гранта (по Р. Шовену, 1972):
 А—Д — позы, соответствующие разным фазам ритуала противостояния; Е — самец, по-
 вернувший голову, — победитель.

мен порой до 50%. Возможно, что это явление лежит в основе агрегации на зимовку рыб, лягушек, моллюсков, насекомых, у которых также обнаружена экономия энергетических затрат в скоплениях.

Эффект группы проявляется в ускорении темпов роста животных, повышении плодовитости, более быстром образовании условных рефлексов, повышении средней продолжительности жизни индивидуума и т. д. В группе животные часто способны поддержи-

вать оптимальную температуру (при скучивании, в гнездах, в ульях). У многих животных вне группы не реализуется плодовитость. Голуби некоторых пород не откладывают яйца, если не видят других птиц. Достаточно поставить перед самкой зеркало, чтобы она приступила к яйцекладке. Кайры при небольшой численности пар в колонии начинают размножение только тогда, когда колония увеличится по периферии за счет других видов: чистиков, тупиков, моевок.

Эффект группы не проявляется у видов, ведущих одиночный образ жизни. Если таких животных искусственно заставить жить вместе, у них повышается раздражительность, учащаются столкновения и многие физиологические показатели сильно уклоняются от оптимума, о чем можно судить, например, по увеличению энергетических затрат на основные процессы жизнедеятельности. Так, ушастые ежи в группе повышают потребление кислорода до 134% по сравнению с содержащимися поодиночке.

Положительный эффект группы проявляется лишь до некоторого оптимального уровня плотности популяции. Если животных становится слишком много, это грозит для всех недостатком ресурсов среды. Тогда вступают в действие другие механизмы, приводящие к снижению численности особей в группе путем ее деления, рассредоточения или падения рождаемости. Эти механизмы обсуждены ниже, при рассмотрении гомеостаза популяций.

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Биотический потенциал. Любая популяция теоретически способна к неограниченному росту численности, если ее не лимитируют факторы внешней среды. В таком гипотетическом случае скорость роста популяции будет зависеть только от величины *биотического потенциала*, свойственного виду. Понятие биотического потенциала введено в экологию в 1928 г. Р. Чепменом. Этот показатель отражает теоретический максимум потомков от одной пары (или одной особи) за единицу времени, например за год или за весь жизненный цикл.

При расчетах его чаще всего выражают коэффициентом r и вычисляют как максимально возможный прирост популяции ΔN за отрезок времени Δt , отнесенный к одной особи, при начальной численности популяции N_0 :

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = r N_0$$

откуда

$$r = \frac{\Delta N}{N_0 \Delta t}$$

Величина биотического потенциала чрезвычайно различна у разных видов. Например, самка козули способна произвести за жизнь 10—15 козлят, трихина (*Trichinella spiralis*) — отложить 1,8 тыс. личинок, самка медоносной пчелы — 50 тыс. яиц, а луна-рыба —

до 3 млрд. икрипок. Биотический потенциал этих видов на самом деле еще больше, так как часть развивающихся яиц и зародышей погибает еще до рождения. Если бы все зародыши сохранялись, а все потомство выживало, численность любой популяции через определенные интервалы увеличивалась бы в геометрической прогрессии.

Кривая, отражающая на графике подобный рост популяции, быстро увеличивает крутизну и уходит в бесконечность. Такая кривая носит название *экспоненциальной*. На логарифмической шкале подобная зависимость численности популяции от времени будет представлена прямой, а биотический потенциал r отразится ее наклоном по отношению к горизонтальной оси, который тем круче, чем больше величина r .

В природе биотический потенциал популяции никогда не реализуется полностью. Его величина обычно складывается как разность между рождаемостью и смертностью в популяциях: $r = b - d$, где b — число родившихся, а d — число погибших особей в популяции за один и тот же период времени.

Общие изменения численности популяции складываются за счет четырех явлений: рождаемости, смертности, вселения и выселения особей (миграция).

Рождаемость. Это число новых особей, появляющихся в популяции за единицу времени в расчете на определенное число ее членов.

Различают *абсолютную* и *удельную* рождаемость. Первая характеризуется общим числом родившихся особей. Например, если в популяции северных оленей, насчитывающей 16 тыс. голов, за год появилось 2 тыс. оленят, то это число и выражает абсолютную рождаемость. Удельную вычисляют как среднее изменение численности на особь за определенный интервал времени, и в данном случае она составит 0,125, т. е. один новорожденный на 8 членов популяции за год.

Величина рождаемости зависит от многих причин. Большое значение имеет доля особей, способных в данный период к размножению, что определяется соотношением полов и возрастных групп. Важна также частота последовательности поколений. Так, среди насекомых различают *моновольтинные* и *поливольтинные* виды. Первые дают одну, вторые — несколько поколений за год. Например, у тлей за сезон насчитывается до 15 партеногенетических поколений. По числу периодов размножения в течение жизни раз-

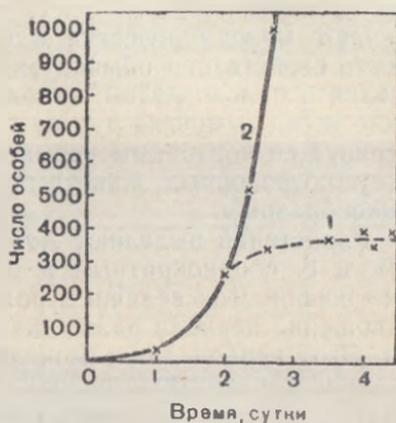


Рис. 51. Реальная (1) и теоретическая (2) кривые роста популяции парамеций (по Ф. Дре, 1976).

личают моноциклические и полициклические виды. *Моноциклическость* свойственна обычно видам с короткой продолжительностью жизни в половозрелом состоянии (лососевые рыбы, поденки, майские жуки и многие другие насекомые). Полициклическость характеризуется повторным размножением особей и присуща большинству позвоночных животных и ряду беспозвоночных, например ракообразным.

У растений выделяют *монокарпические* и *поликарпические* виды, т. е. с однократным и многократным размножением в течение жизни. Для величины рождаемости имеет значение также соотношение периода размножения и общей продолжительности жизни. Этот период для самок дрозофил составляет около 65%, для стадной саранчи шистоцерки — 15%, а для поденок — всего от 0,5 до 1% длительности их существования. Большую роль играет плодовитость особей. Однако размножаемость популяции, как правило, не бывает прямо пропорциональна плодовитости. Плодовитость сильно зависит от степени развития заботы о потомстве или обеспеченности яиц питательными материалами. Среди рыб наибольшее количество икринок выметывают виды с пелагической икрой — сельди, тресковые, камбаловые и др. Например, сахалинская сельдь продуцирует 38—46 тыс. мелких, в доли миллиметра, икринок. У лососевых, зарывающих икру в грунт, развивается меньшее число яиц, но более крупных размеров. Средняя плодовитость амурской горбуши 1300—1500 икринок диаметром 4—6 мм. Наиболее крупная икра у акул и химер, до 6—8 см. Яйца этих рыб имеют к тому же плотную защитную оболочку. Количество их очень невелико — несколько штук на одну самку.

У видов, оберегающих и выкармливающих свой молодняк, плодовитость резко понижена. Размер кладки у птиц разных видов варьирует уже не в тысячи раз, как у рыб, а в пределах от одного яйца (у некоторых хищников, пингвинов, чистиков и др.) до 20—25 (максимальное количество яиц у куриных, например, у серой куропатки).

Д. Лэк установил на примере птиц, что у них отбор благоприятствует не максимальной плодовитости, а наиболее эффективной, т. е. тому количеству яиц, при котором потомство оказывается наиболее жизнеспособным. На выкармливание птенцов птицы тратят огромное количество энергии. Мелкие птицы приносят пищу в гнездо сотни раз в сутки: горихвостка — более 200, большая синица — около 400, а крапивник — до 600 раз. Если величина кладки больше обычного предела, птенцы оказываются недокормленными и их жизнеспособность снижена.

Большая плодовитость вырабатывается у видов также в условиях более высокой смертности, особенно при сильном давлении со стороны хищников. Отбор на более высокую плодовитость — одно из приспособлений, компенсирующих большую норму гибели в популяциях. Поэтому при высокой плодовитости общая размножаемость популяции может быть весьма низкой. В различных популяциях одного вида плодовитость обычно тем выше, чем

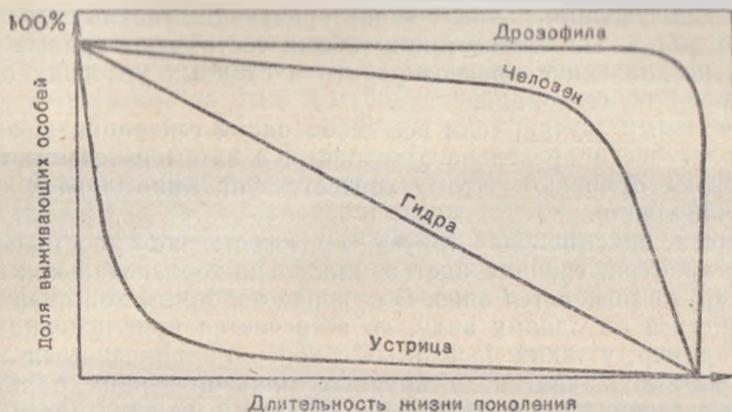


Рис. 52. Различные типы кривых выживаемости (по Ф. Дрѐ, 1976).

более неблагоприятны занимаемые ими места обитания. Так, у многих млекопитающих — зайцев, мышей, полевок — число детенышей в помете на границах ареала больше, чем в его центре.

Смертность. Смертность в популяциях также зависит от многих причин: генетической и физиологической полноценности особей, влияния неблагоприятных физических условий среды, воздействия хищников, паразитов, болезней и т. п. На разных стадиях жизненного цикла каждого поколения эти факторы действуют с разной силой. На практике, когда необходимо проанализировать ход смертности в популяциях, составляют таблицы выживания (см. далее), где для каждой возрастной группы указываются эмпи-

Таблица 1

Таблица выживания куропатки
(по Швердпфегеру, 1968)

Возраст, годы	Кол-во особей		Смертность, %	Доля самок в популяции	Средняя ожидаемая продолжит. жизни, годы
	живых к началу возраста	погибших в данном возрасте			
0	1000	850	85	0,50	1,0
1	150	38	25	0,47	2,9
2	112	31	28	0,46	2,7
3	81	24	30	0,41	2,6
4	57	18	32	0,32	2,5
5	39	13	34	0,26	2,4
6	26	9	35	0,23	2,3
7	17	6	35	0,29	2,3
8	11	4	35	0,27	2,3
9	7	2	35	0,28	2,3
10	5	2	35	0,20	2,0
11	3	1	35	0	2,3
12	2	1	50	0	1,5
13	1	1	100	0	—

рически полученные данные, характеризующие гибель особей данного возраста. На основе таких таблиц составляют кривые выживания, позволяющие прогнозировать в сходных условиях состояние очередных генераций.

Идеальный случай, если все особи одной генерации доживают до биологически предельного возраста, а затем в течение короткого срока отмирают. Этому соответствует минимальная смертность популяции.

Кривая, описывающая такую зависимость численности поколений от времени, сначала идет параллельно горизонтальной оси, а затем круто загибается вниз. В природе подобный ход смертности не свойствен ни одному виду, но встречается приближение к нему, например, у таких насекомых с хорошо защищенными личинками, как жуки-златки, у крупных млекопитающих с высокой степенью выживаемости молодняка. К этому же типу близка кривая, описывающая смертность в современных популяциях человека. Средняя продолжительность жизни особи в таких популяциях высока и приближается к максимальной.

Наболее часто встречающийся в природе вариант — повышенная гибель особей в ранний период жизни. Взрослые формы более защищены или выносливы. Кривая смертности в таких популяциях резко падает к горизонтальной оси в самом начале. Ее наклон отражает скорость убыли поколения. Так, у большинства рыб значительная часть популяции гибнет еще на стадии икры, очень велик также отсев мальков и лишь среди взрослых особей смертность становится ниже. У мышей и полевок, выкармливаемых матерью, гибель учащается после выхода молодых из гнезда, когда они приступают к самостоятельной жизни. Средняя продолжительность жизни особи намного меньше максимальной. У людей также на протяжении почти всей истории была высокой детская смертность, которая резко снизилась с успешным развитием медицины. Это привело к изменению типа кривой выживаемости в поколениях и стремительному увеличению численности населения Земли, получившему название «демографического взрыва».

Сравнительно редко наблюдается третий вариант изменения выживаемости поколений — относительно равномерный отсев из-за случайных причин на протяжении всего жизненного цикла, без резко выраженных критических периодов повышенной смертности. На графике это выражается прямой линией между начальной и нулевой численностью генерации. Такой ход смертности отмечен, например, у пресноводных гидр, содержащихся в аквариуме.

Расселение. Выселение особей из популяции или пополнение ее пришельцами — закономерное явление, основанное на одной из важнейших биологических черт вида — его расселительной способности. В каждой популяции часть особей регулярно покидает ее, пополняя соседние или заселяя новые, еще не занятые видом территории. Этот процесс называют часто *дисперсией популяции*. Расселение приводит к занятию новых биотопов, расширению общего ареала вида, его успеху в борьбе за существование.

Расселительные функции выполняются в определенный период жизненного цикла: у насекомых в основном на стадии имаго, у тироглифидных клещей — специальными дейтонимфами-гипопу-сами, у большинства птиц и млекопитающих — подрастающим мо-лодняком. У растений рассеиваются или разносятся семена и спо-ры, сидячие животные распространяются посредством плавающих личинок или специальных поколений при метагенезе.

Каждый вид характеризуется своим темпом дисперсии. По под-счетам, у зайцев-беляков регулярно покидает места рождения примерно 1% молодняка, тогда как в популяциях большой синицы в среднем лишь треть молодых остается в той местности, где она вывелись из яиц.

Дисперсия обычно не направлена, расселение особей проис-ходит в самых разных направлениях от мест отрождения.

Расселительная дисперсия служит средством связи между по-пуляциями. Она повышается при увеличении плотности населения.

В период депрессии численности, наоборот, усиливается поток вселенцев в популяцию. У оседлых животных с хорошо выражеч-ными территориальными инстинктами агрессивное поведение по отношению к пришельцам в период низкой численности популяции ослабеваает, и вселенцы занимают свободные участки.

Ряд популяций, занимающих малопригодные места обитания, часто не в состоянии поддерживать свою численность за счет раз-множения и могут сохраняться преимущественно за счет имми-грации. Такие популяции В. Н. Беклемишев называл зависи-мыми.

Расселительные перемещения, по Н. П. Наумову, приводят к обмену особей между популяциями, увеличивают единство и об-щую устойчивость вида, так как те адаптации, которые возникли в местных условиях, но имеют общее значение, могут постепенно распространяться в пределах всего видového ареала. Проникно-вание расселяющихся особей на не занятые еще видом террито-рии, заселение их и образование новых популяций называют *ин-вазией*.

Темпы роста популяции. Графики роста числа членов любой природной популяции в новых для нее условиях сильно отлича-ются от экспоненты. Кривая после подъема разной степени кру-тизны поворачивает параллельно горизонтальной оси, чем знаме-нует установление некоторой предельной численности популяции, которая затем поддерживается в течение более или менее дли-тельного времени. Такой ход кривой показывает, что в природе какие-то причины сдерживают чрезмерный рост популяции, не да-вая ей реализовать свой биотический потенциал, и ограничивают ее численность определенными пределами.

Изменения темпов роста популяции могут быть различными.

В одном случае темп роста с самого начала высок и постоянен независимо от нарастающей плотности, что соответствует лавино-образному, по экспоненте, увеличению численности популяции. При достижении же определенной плотности населения темп роста

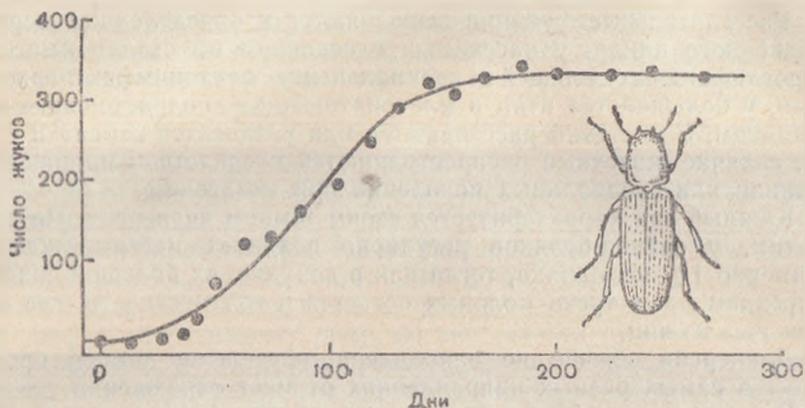


Рис. 53. Численность жуков в культуре, начатой с одной пары *Rhizopertha dominica*, в 10 г пшеницы.

Пшеницу каждую неделю просеивали и дополняли до 10 г (по Дж. Варли, 1973).

падает сразу до нуля. Это означает, что популяция резко прекращает воспроизводство. В природе такой тип захвата среды встречается у видов, для которых жизненно важна скорость овладения ресурсами, например у нематод, клещей, некоторых насекомых, обитающих в быстро меняющихся качестве гниющих растительных остатках, кучках навоза копытных и т. п. Мелкие нематоды, населяющие конский и коровий навоз, могут осуществить свой жизненный цикл за несколько часов, тогда как близкие им виды, но обитающие в других, более постоянных условиях, развиваются от двух до трех недель. Скорость овладения средой имеет значение и для предупреждения конкуренции со стороны других претендентов. После массового размножения и быстрого потребления доступных ресурсов в популяциях подобных видов размножение прекращается и особи расселяются путем перелета на насекомых.

В другом случае изменения темпов популяций находятся в обратной зависимости природы от плотности. Разреженная популяция в благоприятных условиях быстро наращивает свою численность, но чем больше становится в ней особей, тем меньше доля очередного приплода, пока скорость воспроизводства не сравняется со смертностью. Тогда темп роста популяции снижается до нуля, а общая численность стабилизируется в соответствии с доступными для популяции ресурсами. Такой характер становления новых популяций свойствен в основном видам, у которых успех в размножении не лимитируется обязательностью группового образа жизни, необходимостью встречи полов и другими причинами (например, у мелких партеногенетических ракообразных, растений с апомиксисом и т. д.). Однако у большинства видов наиболее высокий темп роста популяций отмечается лишь при определенной оптимальной плотности. Если популяция сильно разрежена, это

затрудняет встречу полов, защиту молодняка, проявление эффекта группы у животных, опыление у растений, поэтому население растет в начале очень медленно.

Как известно, появление потомства прежде всего зависит от числа производителей — особей, находящихся в генеративном возрастном состоянии. Вначале рост числа производителей сопровождается медленным ростом численности популяции, затем, в некотором интервале плотностей, зависимость выражена чрезвычайно резко, и даже небольшое увеличение доли производителей вызывает стремительный рост популяции, пока она не достигнет определенного уровня, который в последующем уже не меняется, сколько бы ни увеличивалась репродуктивная часть населения.

Такая зависимость была впервые предсказана французским математиком Верхюльстом в середине прошлого века для населения людей, а позднее доказана англичанином Пёрлом (1925) для популяций животных в среде, где пищевые ресурсы имеют определенный предел восполнимости.

Установление определенного уровня плотности популяций после некоторого периода роста вовсе не означает, что в популяциях больше не происходит количественных изменений. Напротив, любое население всегда динамично и постоянно подвержено колебаниям численности, однако размах всех суточных, сезонных и годовых изменений популяций все же намного меньше теоретически возможного, соответствующего реализации всего биотического потенциала. Колебания численности совершаются с разным размахом вокруг некоторой средней величины, которая и соответствует горизонтальной части кривой на графике роста и стабилизации численности популяции.

Высокий потенциал размножения играет большую роль в выживании видов. Популяции, сведенные к низкому уровню численности, могут быстро восстановиться при благоприятной перемене условий. Некоторые виды только массовым размножением могут противостоять выеданию их различными потребителями или угро-

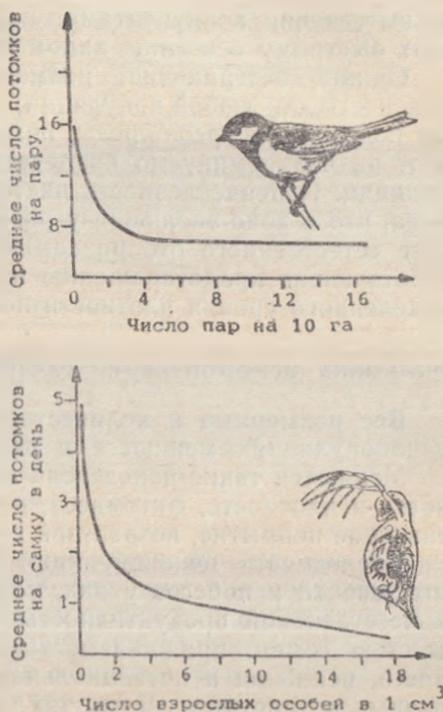


Рис. 54. Зависимость рождаемости от плотности в лабораторной популяции дафний и в дикой популяции большой сщипцы (по Ю. Одуму, 1975).

ве вытеснения конкурентами. Высокая размножаемость способствует быстрому освоению видом новых пространств.

Однако безграничное размножение таит в себе и большую опасность для любой популяции, так как может привести к быстрому подрыву ресурсов среды, нехватке пищи, убежищ, пространства и т. п., что неминуемо повлечет за собой общее ослабление популяции. Перенаселенность настолько неблагоприятна для любого вида, что в ходе эволюции у разных форм выработались в результате естественного отбора самые разнообразные механизмы, способствующие предотвращению избытка особей и поддержанию определенного уровня плотности популяций.

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Все размерные и количественные характеристики растений в ценопопуляциях меняются в широком диапазоне.

Меняются такие показатели ценопопуляции, как общая численность и плотность, фитомасса, площадь, занятая популяцией, продуктивное покрытие, возрастной спектр.

Численность ценопопуляций определяется числом генеративных особей и побегов у них, потенциальной и реальной семенной и вегетативной продуктивностью, запасом диаспор в почве, всхожестью семян, приживаемостью подростка. Семенная продуктивность, реальная и потенциальная, может заметно меняться как в разных возрастных состояниях, так и по годам в зависимости от погодных условий, воздействия фитофагов и т. д.

У большинства луговых растений семенное возобновление лимитируется приживаемостью всходов. Колебания численности всходов в ценопопуляциях значительны как в течение сезона, так и по годам и составляют от 1—2 до 100—1000 на м². В степных ценозах в отдельные годы всходы могут не появиться совсем. Массовое отмирание всходов происходит, например, при наступлении засухи, поедании их фитофагами, угнетении взрослыми растениями.

Показателем динамических процессов может быть изменение возрастного спектра ценопопуляций.

Ценопопуляции разных видов обладают разной степенью динамичности: 1) популяционные волны перемещаются постепенно, при этом тип возрастного спектра не меняется и он остается полночленным. Это происходит при регулярном, но относительно небольшом пополнении молодыми особями; 2) популяционные волны перемещаются быстро, возрастной спектр может быть разорванным и неполночленным.

Большая лабильность всех популяционных показателей свойственна видам реактивным, способным очень быстро захватывать освободившиеся площади, но и освобождать их при вытеснении конкурентными видами. Между этими двумя типами динамики различаются всевозможные переходы.

Нередко наблюдается однонаправленное необратимое изменение ценопопуляции или ее отдельных локусов от зарождения до

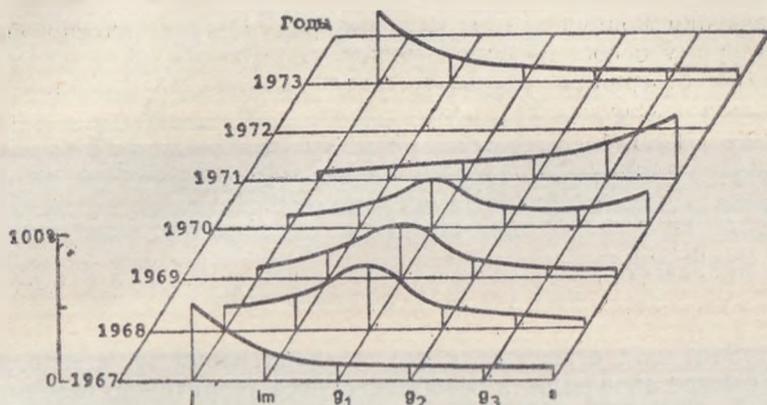


Рис. 55. Погодичные изменения популяционного потока у полевницы тонкой (по Е. И. Курченко, 1975).

Обозначения см. на рис. 35.

зрелости и старения. В конечном счете ценопопуляция или локус на данной площади исчезает. Такой тип динамики называется *сукцессивным*. Например, при интенсивной пастбищной нагрузке в ценопопуляциях мятлика однолетнего на залежах происходит уменьшение численности, выпадение молодых групп, быстрое общее старение и ценопопуляция исчезает. В некоторых случаях сукцессивным типом динамики характеризуются отдельные локусы в пределах ценопопуляции, а сама она в целом сохраняет стабильность (подробно о сукцессиях см. с. 226).

В широколиственных лесах ценопопуляции луковичного растения гусиного лука желтого существуют в виде разобитных ло-

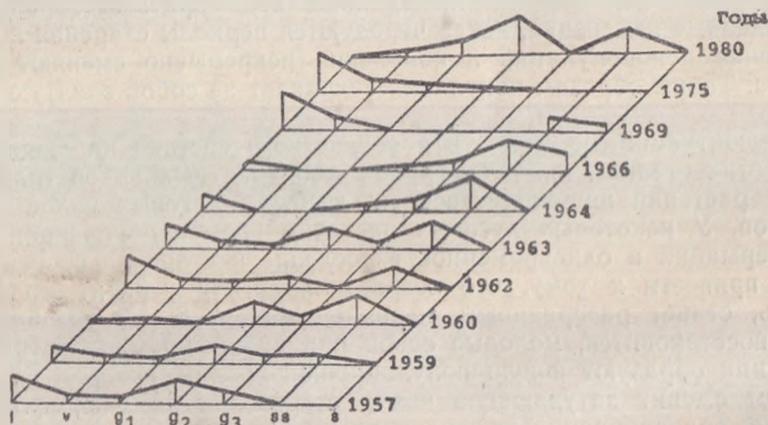


Рис. 56. Динамика ценопопуляций луговика дернистого на окских лугах (по Л. А. Жуковой, 1986).

Обозначения см. на рис. 35.

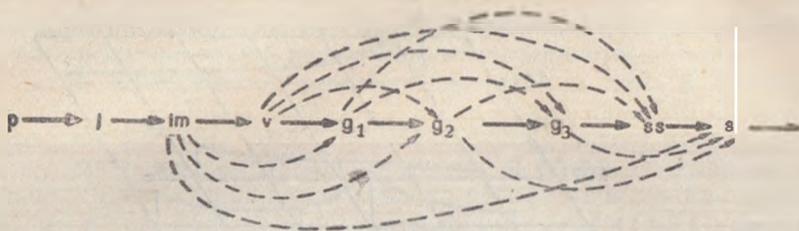


Рис. 57. Варианты развития ежи сборной в разных экологических условиях (по Л. А. Жуковой, 1985).

кусов. Этот вид относится к группе реактивных, т. е. способен очень быстро захватывать освободившуюся территорию вследствие высокой скорости роста и большой энергии вегетативного размножения. Часто локус занят одним клоном, начало которому даст одна ювенильная особь. Перейдя в имматурное состояние, она начинает размножаться, образуя новые ювенильные особи. Значительная часть ювенильных растений переходит затем в покоящееся состояние, а нормально развивающиеся особи последовательно проходят все возрастные состояния вплоть до генеративного. В итоге все или почти все особи клона могут перейти в покоящееся состояние. Так завершается развитие локуса. Этот процесс длится 10—25 лет. Но в природе подобное происходит редко, так как даже незначительные нарушения почвы и лесной подстилки роящими животными приводят к пробуждению покоящихся особей. Развитие локуса опять начинается с ювенильного возрастного состояния, и процесс развития клонов приобретает циклический характер. Так как разные локусы развиваются асинхронно во времени и пространстве, вся ценопопуляция претерпевает флюктуационные изменения. *Флюктуации* — это обратимые, разнонаправленные изменения, когда чередуются периоды старения и омоложения ценопопуляций и поколения непрерывно сменяют друг друга. Таким образом популяция сохраняет за собой занятую площадь.

Флюктуации численности и возрастного состава наблюдаются у многих степных видов, у группы конкурентных видов травянистых растений широколиственных лесов, у луговых видов доминантов. У некоторых луговых растений временное прекращение инспермации и одновременное взросление и старение особей может привести к тому, что возрастной спектр утратит молодую часть, станет разорванным, неполночленным. Когда возобновление восстановится, молодые особи при дальнейшем развитии популяции образуют новую популяционную волну, которая со временем сменит затухающую волну старой части ценопопуляции. Такие волнообразно-флюктуационные колебания численности и возрастной структуры прослежены у луговика дернистого. Высокий динамизм наблюдается и в посевах луговых трав, особенно при действии различных антропогенных факторов, таких, как вы-

сокие дозы удобрений, полив, многократное отчуждение. Он проявляется в резком сокращении численности, разрастании оставшихся особей, быстром переходе из одного возрастного состояния в другое, изменении фитомассы, темпов развития и уровня жизни в пределах одной возрастной группы; меняется площадь, занятая ценопопуляцией. Однако на этих сеяных лугах ценопопуляции могут проявлять и некоторые черты стабильности, например стабилизацию численности и возрастной структуры вследствие старческой партикуляции, благодаря чему ценопопуляции удерживают занятую территорию.

ГОМЕОСТАЗ ПОПУЛЯЦИИ

Поддержание определенной численности получило название *гомеостаза популяций*. В основе способностей популяций к гомеостазу лежат изменения физиологических особенностей, роста, поведения каждой особи в ответ на увеличение или уменьшение числа членов популяции, к которой она принадлежит.

Механизмы популяционного гомеостаза зависят от экологической специфики вида, его подвижности, степени воздействия хищников и паразитов и др. У одних видов они могут проявляться в жесткой форме, приводя к гибели избытка особей, у других — в смягченной, например в понижении плодовитости на основе условных рефлексов.

К жестким формам внутривидовой конкуренции следует отнести, например, явление самоизреживания у растений. При большой густоте всходов часть растений неминуемо погибает в результате угнетения физиологически более сильными соседями. Уменьшение числа растений происходит, даже если высеянные семена генетически однородны. В этом случае, по-видимому, имеют значение различия в размерах, во времени появления всходов, детали

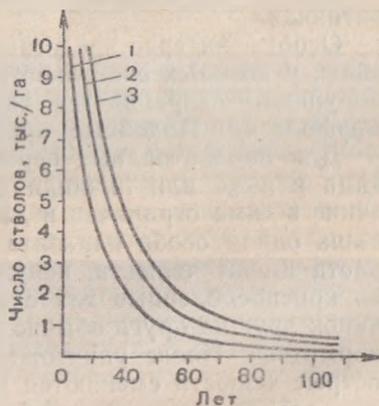


Рис. 58. Самоизреживание в древесных насаждениях (по Г. Ф. Морозову, 1928): слева — господствующие и угнетенные деревья в ельнике; справа — ход изреживания стволов с возрастом у сосны (1), березы (2) и ели (3).

микроокружения. В одном из опытов с клевером *Trifolium subterraneum* через 84 дня после появления всходов на участке в 1 м² из 1250 растений осталось 650, причем влияние вредителей было исключено.

У райграса многолетнего основной экологической единицей становится не особь, а побег. Обнаружено, что при разных нормах высева семян, от 6 до 180 кг/га, сначала густота побегов варьирует от 30 до 1070 на 100 см², но затем во всех случаях становится равной примерно 500, т. е. в более редких посевах появляются новые побеги, а в более густых часть отмирает.

Регуляция плотности популяции у растений ввиду особенностей их роста происходит обычно не только путем изменения численности особей на единице площади, но и путем изменения вегетативной мощности каждого. В загущенных посевах растения менее облиственны, с меньшим количеством побегов. Общая их масса при увеличении плотности посевов сначала возрастает пропорционально количеству высеянных семян, а затем остается на постоянном уровне, тогда как средняя масса отдельных особей соответственно уменьшается. В данном случае стабилизируется не число особей в популяции, а общая листовая фотосинтезирующая поверхность растений.

У животных жесткие формы регуляции плотности популяций проявляются обычно лишь в тех случаях, когда запасы пищи, воды или других ресурсов резко ограничены, а животные либо не способны в данный период к поискам ресурсов на другой территории, либо эти поиски неэффективны. Например, в небольших пресноводных водоемах, где нет других видов рыб, популяции окуня могут поддерживать свое существование и регулировать плотность за счет питания взрослых собственной молодью. Мальки же растут за счет мелкого планктона, к питанию которым крупные окуни не приспособлены. Канибализм возникает иногда в период длительного голодания и в популяциях хищных млекопитающих.

Особый интерес представляют некоторые, сравнительно редкие виды, у которых способность к умерщвлению конкурентов внутри популяции закрепляется эволюционно в их поведении и даже морфологии. Подобные примеры встречаются среди насекомых.

Для паразитоидных перепончатокрылых, откладывающих свои яйца в яйца или личинки других насекомых, запас пищи в хозяйстве весьма ограничен и дает возможность развиваться чаще всего лишь одной особи паразита. У ряда видов личинки первого возраста имеют челюсти, ненужные при питании содержимым яйца, но приспособленные для схваток с конкурентами. Нападение личинок друг на друга обычно происходит до того, как они начинают кормиться. После уничтожения конкурента личинка линяет и ее острые челюсти сменяются мягкими и бугорковидными. У тех видов, самки которых способны распознать уже зараженных хозяев и не откладывать яйца в них повторно, личинкам не приходится конкурировать между собой, и они лишены острых челюстей.

Групповые паразиты, откладывающие по несколько яиц в одно насекомое, нередко обладают способностью соразмерять число яиц с величиной жертвы. Однако при недостатке хозяев возможно перезаражение обнаруженных паразитами, при этом обеспечивается потомства кормом снижается. В таких случаях наблюдается уменьшение размеров личинок. Вышедшие из них имаго откладывают вдвое-втрое меньше яиц при сокращенных сроках жизни. Например, у самых мелких наездников-браконид происходит полная редукция яичников.

Плотность популяции у паразитических перепончатокрылых может регулироваться также через изменения в соотношении полов, что влияет на численность следующего поколения. У многих видов сильно различается смертность самцов и самок при перенаселении. Например, у некоторых браконид доля самок составляет около 70% при слабом заражении насекомых-хозяев и падает ниже 10% — при сильном. Кроме того, соотношение полов регулируется поведением самок. Для многих видов наездников установлено, что в мелких хозяевах, представляющих малый запас корма, самки откладывают преимущественно неоплодотворенные яйца, из которых у перепончатокрылых развиваются самцы. При участии контактов самок друг с другом или при восприятии следовых запахов, оставляемых другими самками, среди откладываемых яиц также увеличивается доля неоплодотворенных.

Среди механизмов, задерживающих рост популяций, у многих видов большую роль играют химические взаимодействия особей. Так, вода аквариума, в котором содержались дафнии, способна задерживать рост представителей того же вида и сохраняет эту способность в течение нескольких дней. Головастики выделяют в воду частицы белковой природы, которые задерживают рост других головастиков. Чем крупнее особь, тем сильнее она воздействует на более мелких, так как устойчивость к одной и той же концентрации ингибитора находится в прямой зависимости от размеров. Один крупный головастик *Rana ripiens* может задержать рост всех других в 75-литровом аквариуме. Поколение, вышедшее в близкие сроки из икры, отложенной в одном водоеме, вскоре разделяется на две размерные группы: более крупные, продолжающие расти головастики и мелкие, затормозившие свой рост из-за неблагоприятной для них концентрации метаболита. Экологическая выгода такого разделения популяции в том, что особи с наследственно более быстрым темпом роста, используя в полной мере кормовые ресурсы водоема, получают возможность быстро завершить метаморфоз и в популяцию вливается полноценное пополнение. Оставшиеся мелкие головастики, после того как первая партия покинет водоем и в нем снизится концентрация ингибитора, также имеют шансы увеличиться в размерах и достичь стадии метаморфоза, но значительно позже. Эту вторую часть пополнения можно рассматривать как своего рода резерв, который вливается в популяцию лишь при достаточно благоприятных условиях (если не пересохнет временный водоем, если в

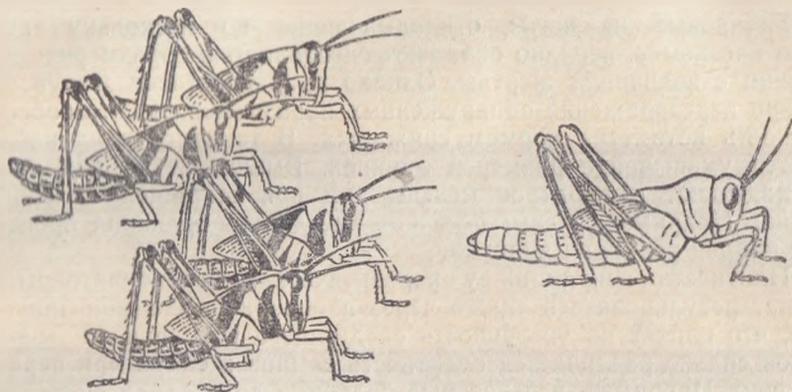


Рис. 59. Личинки V возраста саранчи-шистоцерки (по Н. С. Щербиновскому, 1952):

слева — стадная форма, справа — одиночная форма.

нем продолжится воспроизводство водорослей — основной пищи головастиков и т. п.).

Выделение в окружающую среду продуктов, задерживающих рост, обнаружено у многих растений и водных животных, особенно у рыб.

Другой механизм ограничения численности популяций — такие изменения физиологии и поведения при увеличении плотности, которые в конечном счете приводят к проявлению инстинктов массовой миграции. В результате происходит выселение большей части популяции за пределы территории, занимаемой в оседлый период. Особенно ярко это проявляется у насекомых, которым свойственна *фазовость* — резко разнокачественное состояние особей в зависимости от плотности популяции. У перелетной саранчи-шистоцерки в постоянных очагах ее обитания в Индии, Пакистане, Восточной Африке и Аравии при низкой численности личинки одиночной фазы имеют ярко-зеленую, а взрослые — серовато-зеленую или бурую окраску. В годы массового размножения, которое наступает при благоприятном сочетании погодных условий, саранча переходит в стадную фазу. Личинки приобретают ярко-желтую, с черными пятнами окраску, взрослая неполовозрелая шистоцерка интенсивно розово-лиловая, половозрелая — лимонно-желтая. Изменяется и морфология особей: удлиняются надкрылья, меняются формы переднеспинки, кляя, пропорции конечностей и т. п. Переход из одной фазы в другую занимает около трех поколений. Процесс стимулируется зрительным восприятием особей своего вида и контактами при помощи усиков. Это вызывает в организме насекомых целую серию реакций, приводящих к гормональным перестройкам, в которых участвуют эндокринные железы.

Стадная фаза отличается повышенной возбудимостью и чрезвычайной прожорливостью. Плодовитость самок снижается, но

они откладывают яйца с большим содержанием питательных веществ. Стадная саранча все время находится в состоянии миграционной активности. Личинки двигаются скоплениями — кулигами, а взрослые гигантскими стаями разлетаются на сотни и тысячи километров от мест постоянного обитания. Так, в конце прошлого столетия масса одной из стай шистоцерки, перелетевшей через Красное море, была определена не менее чем в 44 млн. т.

На границах своего временного ареала перелетная саранча не может размножаться, и эти очаги вскоре затухают. Стаи или погибают, или, постепенно разреживаясь, начинают откочевку к зоне постоянных очагов. В изреженных популяциях вновь происходит переход к одиночной фазе, через 2—3 промежуточных поколений. Таким образом, разлет стай саранчи не обеспечивает формирования новых постоянных популяций, а практически служит лишь механизмом снятия перенаселенности в местах, благоприятных для размножения. При этом гибнет гигантское количество насекомых. Стаи, несущие на своем пути неисчислимые бедствия, сами оказываются обреченными.

Явление фазовости обнаружено не только у стадных саранчовых, но и у других беспозвоночных. У тлей увеличение плотности населения вызывает появление крылатой фазы и разлет насекомых с образованием новых поколений. Обычно тли дают несколько поколений бескрылых самок, но в условиях постоянного перенаселения крылатые самки развиваются в каждом поколении. У ряда амеб химические изменения состава водной среды, вызванные переуплотнением популяции, стимулируют переход в подвижную жгутиковую стадию. В результате происходит быстрое расседоточение особей в пространстве.

Территориальное поведение животных, выработавшееся в ходе эволюции как система инстинктов, — наиболее эффективный механизм сдерживания роста численности популяции на данной площади. Мечение и охрана участков, не допускающие размножения на них «чужих» особей, приводят к рациональному использованию территории. Избыточная часть популяции при этом не размножается или вынуждена выселяться за пределы занятого пространства. Это же относится и к выведенному потомству, среди которого лишь некоторая часть вследствие естественной смертности занимает освобождающиеся участки.

Выселения как ответная реакция на растущую плотность популяции свойственны многим видам птиц и млекопитающих. Кроме обычной расселительной дисперсии молодняка, для ряда видов с резкими колебаниями численности характерны массовые перемещения — *нашествия*. Они возникают нерегулярно, лишь в годы всплеск размножения, и не имеют постоянного направления. Такие нашествия описаны, например, у тундровых леммингов, белок Сибири и Северной Америки и др. При нашествиях часть особей остается на месте, а среди эмигрантов преобладают молодые.

Повышение плотности популяции может сопровождаться такими изменениями в физиологии особей, которые ведут к сниже-

нию рождаемости и увеличению смертности. У млекопитающих известно явление *стресса*, которое впервые было описано в 1936 г. физиологом Г. Селье для человека. В ответ на отрицательное воздействие каких-либо факторов в организме возникают реакции двух типов: 1) специфические, зависящие от природы повреждающего агента (например, усидение теплопродукции при действии холода), и 2) неспецифическая реакция напряжения как общее усилие организма приспособиться к изменившимся условиям. Эта общая реакция складывается из ряда физиологических и морфологических изменений, которые постепенно развертываются как единый процесс. Реакция напряжения, или стресс, возникает в ответ на любые отрицательные воздействия среды, в том числе и на отклонение плотности популяции от оптимума.

Большую роль в развитии стресса играют сигналы коры головного мозга, меняющие активность гипоталамуса — центрального звена вегетативной нервной системы. В свою очередь, деятельность гипоталамуса вызывает изменения в функционировании гипофизарно-надпочечниковой гормональной системы. В состоянии стресса у животных сильно увеличивается кора надпочечников и повышается концентрация кортикостероидных гормонов, выделяемых этим органом, а также происходит целый ряд других изменений в гормональном равновесии организма. У самок в популяции учащаются нарушения овуляции, резорбция эмбрионов, рано прекращается лактация, угасают инстинкты заботы о потомстве и т. п., уменьшается число выводков и количество в них молодых. В конечном счете все это приводит к торможению роста популяции. У мышевидных грызунов, содержащихся в клетках одинаковых размеров, четко проявляется обратно пропорциональная зависимость между численностью зверьков в клетке и массой их репродуктивных органов. В состоянии стресса у животных даже при достаточном снабжении кормом понижается устойчивость к вредным воздействиям среды, что увеличивает смертность.

От плотности населения зависит в первую очередь поведение животных. У многих видов в условиях скученности повышается уровень агрессивности, меняется реакция на особей противоположного пола, молодняк и т. д. Нарушение сложившихся стереотипов поведения приводит большинство особей к состоянию стресса.

Стресс-реакция как механизм, регулирующий рождаемость, особенно отчетливо проявляется у животных с хорошо выраженной системой иерархического подчинения в группах.

Реакция напряжения свойственна подчиненным животным; у них также тормозится воспроизводительная функция. Доминирующие особи стресс-реакции не проявляют. В переуплотненных популяциях стресс распространяется на большую часть особей и, по-видимому, тормозит размножение.

Стрессовое состояние не вызывает необратимых изменений в половой системе, а приводит лишь к временному гормональному блокированию ее функции. После устранения перенаселенности

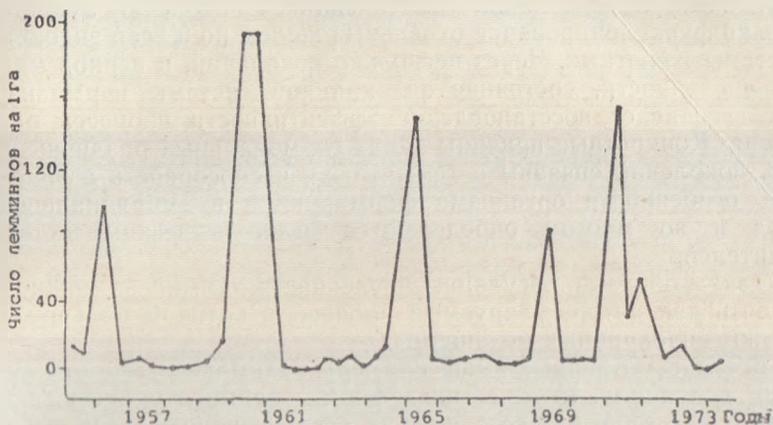


Рис. 60. Динамика численности сибирского лемминга на Аляске (по Bunnell et al., 1975).

способность к размножению может восстановиться в короткие сроки.

Закономерности стресса, вызываемого перенаселением, изучают в основном на лабораторных животных. Однако многочисленные факты, зарегистрированные в природных популяциях, позволяют предполагать, что в естественных условиях стресс играет немалую роль в регуляции численности и структуры популяций и поведения млекопитающих.

Например, в динамике популяций ряда тундровых леммингов зарегистрированы правильные циклы трех-четырёхлетней периодичности с амплитудой колебания до 600 крат. Фаза пика в таких колебаниях ограничена обычно одним сезоном, затем следуют резкий спад, фаза депрессии численности и последующего нарастания. При нарастании численности регистрируется увеличение плодовитости, повышение скорости созревания молодняка, усложнение возрастной структуры популяции, снижение смертности новорожденных. В период пика отмечается резкое снижение воспроизводства и одновременно увеличивается смертность во всех возрастных группах. В яичниках самок всех возрастов обнаруживаются серьезные деструктивные изменения, наблюдается массовая гибель фолликулов на ранних стадиях развития. Год-два после спада численности общая интенсивность размножения остается средней, а смертность высокой, а затем вновь все показатели размножаемости начинают расти. У зверьков, родившихся при низкой численности популяции, восстанавливается нормальное функционирование яичников.

На разных этапах этого цикла сильно меняется гормональное состояние зверьков, относящихся к разным поколениям. В пик численности отмечается избыточная активность адреналовой и щитовидной желез, что резко тормозит воспроизводительные функции

организма. В ходе цикла у сменяющихся поколений меняется не только функционирование отдельных желез, но и всей эндокринной системы животных. Через несколько поколений, в период минимума численности, состояние эндокринной системы нормализуется и обеспечивается восстановление эффективности процесса размножения. Конкретные причины таких гормональных различий у разных поколений связаны с тем, что жизнеспособность и эндокринные особенности организма формируются в эмбриональный период и во многом определяются физиологическим состоянием родителей.

Таким образом, регуляцию численности леммингов можно представить как авторегулируемый процесс, в котором большую роль играют эндокринные механизмы.

Все рассмотренные выше примеры взаимодействия между членами популяции, от «жестких» форм — прямого уничтожения одной особью другой — до снижения воспроизводительных способностей как условного рефлекса на повышение частоты контактов, представляют собой разные формы ограничения роста популяций. Эти тормозящие механизмы включаются до полного истощения ресурсов среды в ответ на сигналы, свидетельствующие об угрозе перенаселения.

Степень развития механизмов популяционного гомеостаза находится также в тесной связи с тем, насколько влияют на популяцию другие виды: конкуренты, хищники, паразиты. Общая регуляция численности популяций в природных сообществах происходит в результате сложных межвидовых и внутривидовых взаимоотношений.

БИОЦЕНОЗЫ

ПОНЯТИЕ О БИОЦЕНОЗЕ

Каждый организм живет в окружении множества других организмов, вступает с ними в самые разнообразные отношения как с отрицательными, так и положительными для себя последствиями и в конечном счете не может существовать без этого живого окружения. Связь с другими организмами — необходимое условие питания и размножения, возможность защиты, смягчения неблагоприятных условий среды, а с другой стороны — это опасность ущерба и часто даже непосредственная угроза существования индивидуума. Всю сумму воздействий, которые оказывают друг на друга живые существа, объединяют названием *биотические факторы среды*.

Непосредственное живое окружение организма составляет его *биоценотическую среду*. Представители каждого вида способны существовать лишь в таком живом окружении, где связи с другими организмами обеспечивают им нормальные условия жизни. Иными словами, многообразные живые организмы встречаются на Земле не в любом сочетании, а образуют определенные сожитель-

ства, или сообщества, в которые входят виды, приспособленные к совместному обитанию.

Группировки совместно обитающих и взаимно связанных организмов называют *биоценозами* (от лат. *биос* — жизнь, *ценоз* — общий). Приспособленность членов биоценоза к совместной жизни выражается в определенном сходстве требований к важнейшим абиотическим условиям среды и закономерных отношениях друг с другом.

Масштабы биоценологических группировок организмов очень различны, от сообществ подушек лишайников на стволах деревьев или разлагающегося пня до населения целых ландшафтов: лесов, степей, пустынь и т. п.

Термин «биоценоз» в современной экологической литературе чаще употребляют применительно к населению территориальных участков, которые на суше выделяют по относительно однородной растительности (обычно по границам растительных ассоциаций), например биоценоз ельника-кисличника, биоценоз суходольного луга, сосняка-белошника, биоценоз ковыльной степи, пшеничного поля и т. д. При этом имеется в виду вся совокупность живых существ — растений, животных, микроорганизмов, приспособленных к совместному обитанию на данной территории. В водной среде различают биоценозы, соответствующие экологическим подразделениям частей водоемов, например биоценозы прибрежных галечных, песчаных или илистых грунтов, абиссальных глубин, пелагические биоценозы крупных круговоротов водных масс и т. п.

По отношению к более мелким сообществам (населению стволов или листьев деревьев, моховых кочек на болотах, нор, муравейников, разлагающихся пней и т. д.) применяют разнообразные термины: «микросообщества», «биоценологические группировки», «биоценологические комплексы» и др.

Принципиальной разницы между биоценологическими группировками разных масштабов нет. Более мелкие сообщества входят составной, хотя и относительно автономной частью в более крупные, а те, в свою очередь, являются частями сообществ еще больших масштабов. Так, все живое население моховых и лишайниковых подушек на стволе дерева — это часть более крупного сообщества организмов, связанного с данным деревом и включающего его подкорových и настольных обитателей, население кроны, ризосферы и т. п. В свою очередь, эта группировка — лишь одна из составных частей лесного биоценоза. Последний входит в более сложные комплексы, образующие в конечном счете весь живой покров Земли. Таким образом, организация жизни на биоценологическом уровне иерархична. С увеличением масштабов сообществ усиливается их сложность и доля непрямых, косвенных связей между видами.

Естественные объединения живых существ имеют собственные законы сложения, функционирования и развития, т. е. представляют собой природные системы. Важнейшими особенностями систем, относящихся к надорганизменному уровню организации жизни,

по классификации немецкого эколога В. Тишлера, являются следующие:

1. Сообщества всегда возникают, складываются из готовых частей (представителей различных видов или целых комплексов видов), имеющих в окружающей среде. Этим способ их возникновения отличается от формирования отдельного организма, особи, которое происходит путем постепенного дифференцирования зачатков.

2. Части сообщества заменяемы. Один вид (или комплекс видов) может занять место другого со сходными экологическими требованиями без ущерба для всей системы. Части же (органы) любого организма уникальны.

3. Если в целостном организме поддерживается постоянная координация, согласованность деятельности его органов, клеток и тканей, то надорганизменная система существует в основном за счет уравнивания противоположно направленных сил. Интересы многих видов в биоценозе прямо противоположны. Например, хищники — антагонисты своих жертв, по тем не менее они существуют вместе, в рамках единого сообщества.

4. Сообщества основаны на количественной регуляции численности одних видов другими.

5. Предельные размеры организма ограничены его внутренней наследственной программой. Размеры надорганизменных систем определяются внешними причинами. Так, биоценоз сосняка-белошника может занимать небольшой участок среди болот, а может простираться на значительное расстояние на территории с относительно однородными абиотическими условиями.

Сообщества часто имеют расплывчатые границы, иногда неумовимо переходя одно в другое. Тем не менее они вполне объективно, реально существуют в природе. Та часть экологии, которая изучает закономерности сложения сообществ и совместной жизни в них живых организмов, получила название синэкология или биоценология.

Тот участок абиотической среды, которую занимает биоценоз, называют *биотопом*, т. е., иначе, *битоп* — место обитания биоценоза (от лат. *биос* — жизнь, *топос* — место).

СТРУКТУРА БИОЦЕНОЗА

Структура любой системы — это закономерности в соотношении и связях ее частей. Структура биоценоза многопланова, и при изучении ее выделяют различные аспекты.

Видовая структура биоценоза

Под *видовой структурой* биоценоза понимают разнообразие в нем видов и соотношение их численности или массы. Различают бедные и богатые видами биоценозы. В полярных арктических пустынях и северных тундрах при крайнем дефиците тепла, в без-

водных жарких пустынях, в водоемах, сильно загрязненных сточными водами,— везде, где один или сразу несколько факторов среды далеко уклоняются от среднего оптимального для жизни уровня, сообщества сильно обеднены, так как лишь немногие виды могут приспособиться к таким крайним условиям. Невелик видовой спектр и в тех биоценозах, которые часто подвергаются какому-либо катастрофическим воздействиям, например ежегодному затоплению при разливах рек или регулярному уничтожению растительного покрова при пахоте, применении гербицидов и других антропогенных вмешательствах. И наоборот, везде, где условия абиотической среды приближаются к оптимальным в среднем для жизни, возникают чрезвычайно богатые видами сообщества. Примерами их могут служить тропические леса, коралловые рифы с их многообразным населением, долины рек в аридных районах и т. д.

Видовой состав биоценозов, кроме того, зависит от длительности их существования, истории каждого биоценоза. Молодые, только формирующиеся сообщества обычно включают меньший набор видов, чем давно сложившиеся, зрелые. Биоценозы, созданные человеком (поля, сады, огороды), также беднее видами, чем сходные с ними природные системы (лесные, степные, луговые). Однообразие и видовую бедность агроценозов человек поддерживает специальной сложной системой агротехнических мер — достаточно вспомнить борьбу с сорняками и вредителями растений.

Однако даже самые обедненные биоценозы включают, по крайней мере, несколько десятков видов организмов, принадлежащих к разным систематическим и экологическим группам. В агроценоз пшеничного поля, кроме пшеницы, входят, хотя бы в минимальном количестве, разнообразные сорняки, насекомые — вредители пшеницы и хищники, питающиеся фитофагами, мышевидные грызуны, беспозвоночные — обитатели почвы и напочвенного слоя, микроскопические организмы ризосферы, патогенные грибки и многие другие.

Почти все наземные и большинство водных биоценозов включают в свой состав и микроорганизмы, и растения, и животных. Однако в некоторых условиях формируются биоценозы, в которых нет растений (например, в пещерах или водоемах ниже фотической зоны), а в исключительных случаях — состоящие только из микроорганизмов (например, в анаэробной среде на дне водоемов, в гниющих илах, сероводородных источниках и т. п.).

Общее число видов в биоценозе подсчитать довольно сложно из-за методических трудностей учета микроскопических организмов и неразработанности систематики многих групп. Ясно, однако, что богатые видами природные сообщества включают тысячи и даже десятки тысяч видов, объединяемых сложной системой разнообразных взаимосвязей.

Сложность видового состава сообществ в значительной мере зависит от разнородности среды обитания. В таких биотопах, где

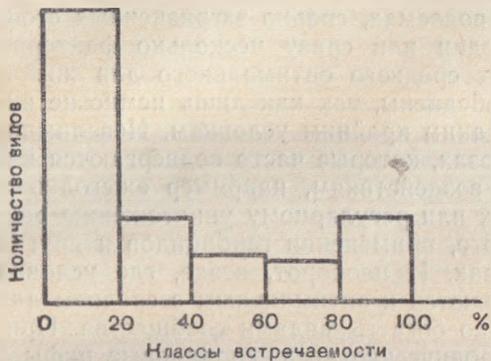


Рис. 61. Соотношение количества видов с различной встречаемостью в биоценозах (по П. Грейг-Смиту, 1967).

могут найти для себя условия различные по экологическим требованиям виды, формируются более богатые по флоре и фауне сообщества. Влияние разнообразия условий на разнообразие видов проявляется, например, в так называемом «пограничном», или «опушечном», эффекте. Общеизвестно, что на опушках обычно пышнее и богаче растительность, гнездится больше видов птиц, встречается больше видов насекомых, пауков и т. п., чем в глубине леса. Здесь разнообразнее условия освещенности, влажности, температуры. Чем сильнее различия двух соседствующих биотипов, тем разнообразнее условия на их границах и тем сильнее проявляется пограничный эффект. Видовое богатство сильно возрастает в местах контактов лесных и травянистых, водных и сухопутных сообществ и др. Проявление пограничного эффекта свойственно флоре и фауне промежуточных полос между контрастирующими природными зонами (лесотундра, лесостепь). Исключительное видовое богатство флоры европейской лесостепи В. В. Алехин образно называл «курской флористической аномалией».

Разнородность среды создается как абиотическими факторами, так и самими живыми организмами. Каждый вид создает условия для закрепления в биоценозе и других видов, связанных с ним трофическими и топическими отношениями. Например, суслики, осваивающие новые для них местообитания, могут привлечь туда хищников, для которых они служат привычной добычей, а также привести около 50 видов своих паразитов и сотни видов норových сожителей. Для животных дополнительное разнообразие среды создает растительность. Чем сильнее она развита и чем больше расчленена, тем более многообразны микроклиматические условия в биоценозе, тем больше видов животных он может вместить. Иными словами, чем больше экологических ниш в биоценозе, тем богаче его видовой состав. В свою очередь, число возможных экологических ниш возрастает с увеличением видового разнообразия сообществ.

Кроме числа видов, входящих в состав биоценоза, для характеристики его видовой структуры важно определить их количественное соотношение. Если сравнить, например, две гипотетические группировки, включающие по 100 особей пяти одинаковых видов, с биоценотической точки зрения они могут оказаться неравноценными. Группировка, в которой 96 особей из 100 принадлежат к од-

тому виду и по одной особи — к четырем другим, выглядит гораздо более однообразной, чем та, в которой все 5 видов представлены одинаково — по 20 особей.

Для оценки количественного соотношения видов в биоценозах в современной экологической литературе часто используют *индекс разнообразия*, вычисляемый по формуле Шеннона:

$$H = -\sum p_i \log_2 p_i,$$

где Σ — знак суммы, p_i — доля каждого вида в сообществе (по численности или массе), а $\log_2 p_i$ — двоичный логарифм p_i .

Виды одного размерного класса, входящие в состав одного биоценоза, сильно различаются по численности. Одни из них встречаются редко, другие настолько часто, что определяют внешний облик биоценоза, например ковыль в ковыльной степи или кислица в ельнике-кисличнике. В каждом сообществе можно выделить группу основных, наиболее многочисленных в каждом размерном классе видов, связи между которыми по существу являются определяющими для функционирования биоценоза в целом.

Виды, преобладающие по численности, являются *доминантами* сообщества. Например, в наших еловых лесах среди деревьев доминирует ель, в травяном покрове — кислица и другие виды, в птичьем населении — королек, зарянка, пеночка-теньковка, среди мышевидных грызунов — рыжая и красно-серая полевки и т. д.

Доминанты господствуют в сообществе и составляют его «видовое ядро». Однако не все доминантные виды одинаково влияют на биоценоз. Среди них выделяются те, которые своей жизнедеятельностью в наибольшей степени создают среду для всего сообщества и без которых поэтому существование большинства других видов невозможно. Такие виды называют *эдификаторами* (буквальный перевод с латинского — строители). Удаление вида-эдификатора из биоценоза обычно вызывает изменение физической среды, в первую очередь микроклимата биотопа.

Основными эдификаторами наземных биоценозов выступают определенные виды растений: в еловых лесах — ель, в сосновых — сосна, в степях — дерновинные злаки (ковыль, типчак и др.). Однако в некоторых случаях эдификаторами могут быть и животные. Например, на территориях, занятых колониями сурков, именно их роющая деятельность определяет

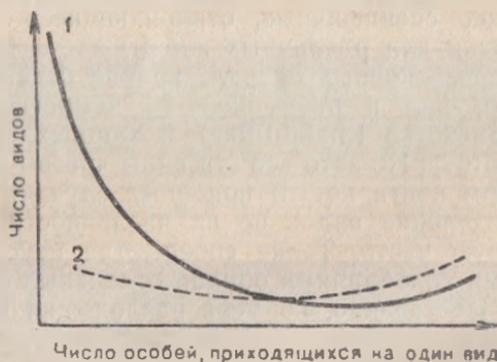


Рис. 62. Зависимость между числом видов в сообществе и числом особей, приходящихся на один вид (по Ю. Одуму, 1975): 1 — устойчивый биоценоз; 2 — нарушенный биоценоз.

в основном и характер ландшафта, и микроклимат, и условия прорастания растений.

Кроме относительно небольшого числа видов-доминантов, в состав биоценоза входит обычно множество малочисленных и даже редких форм. Наиболее часто встречающееся распределение видов по их обилию характеризует кривая Раункиера. Резкий подъем левой части кривой свидетельствует о преобладании в сообществе малочисленных и редких видов, а небольшой подъем правой — о наличии некоторой группы доминантов, «видового ядра» сообщества.

Редкие и малочисленные виды также очень важны для жизни биоценоза. Они создают его видовое богатство, увеличивают разнообразие биоценологических связей и служат резервом для пополнения и замещения доминантов. т. е. придают биоценозу устойчивость и обеспечивают надежность его функционирования в разных условиях. Чем больше резерв подобных «второстепенных» видов в сообществе, тем больше вероятность того, что среди них найдутся такие, которые смогут выполнить роль доминантов при любых изменениях среды.

Между численностью видов-доминантов и общим видовым богатством сообщества существует определенная связь. Со снижением числа видов обычно резко повышается обилие отдельных форм. В таких обедненных сообществах ослабевают биоценологические связи и некоторые наиболее конкурентоспособные виды получают возможность беспрепятственно размножаться.

Чем специфичнее условия среды, тем беднее видовой состав сообщества и выше численность отдельных видов. Достаточно вспомнить вспышки массовой размножения леммингов в тундрах или насекомых-вредителей в агроценозах. Подобную закономерность можно проследить в сообществах самого разного масштаба. В буртах свежего конского навоза, например, почти анаэробные условия, много аммиака и других токсичных газов, высокая температура за счет деятельности микроорганизмов, т. е. создаются резко специфичные, отклоняющиеся от обычной нормы условия жизни для различных животных. В таких буртах видовой состав беспозвоночных вначале крайне беден. Развиваются личинки мух-дрозофил и размножаются немногие виды нематод-сапрофагов (семейство Rhabditidae) и хищных гамазовых клещей (род *Parasitus*). Но зато все эти виды чрезвычайно многочисленны, редких форм почти нет. В подобных случаях кривая, описывающая распределение видов по их численности, имеет сильно сглаженную левую часть. Такие сообщества неустойчивы и отличаются резкими колебаниями обилия отдельных видов.

Постепенно, по мере разложения навоза и смягчения условий среды, видовое разнообразие беспозвоночных нарастает, при этом заметно снижается относительная и абсолютная численность массовых форм.

В наиболее богатых биоценозах практически все виды малочисленны. В тропических лесах редко можно встретить рядом

несколько деревьев одной породы. В таких сообществах не происходит вспышек массового размножения отдельных видов, биоценозы отличаются высокой стабильностью. Кривая, отражающая видовую структуру такого типа, имеет особенно крутую левую часть.

Таким образом, даже самый общий анализ видовой структуры может дать достаточно много для целостной характеристики сообщества. Разнообразие биоценоза тесно связано с его устойчивостью: чем выше видовое разнообразие, тем стабильнее биоценоз. Деятельность человека сильно сокращает разнообразие в природных сообществах. Это вызывает необходимость предвидеть ее последствия и принимать меры для поддержания устойчивости природных систем.

Для оценки роли отдельного вида в видовой структуре биоценоза используют разные показатели, основанные на количественном учете. *Обилие вида* — это число особей данного вида на единицу площади или объема занимаемого пространства, например число мелких ракообразных в 1 дм³ воды в водоеме или число птиц, гнездящихся на 1 км² степного участка, и т. п. Иногда для расчета обилия вида вместо числа особей используют значение их общей массы. *Частота встречаемости* характеризует равномерность или неравномерность распределения вида в биоценозе. Она рассчитывается как процентное отношение числа проб или учетных площадок, где встречается вид, к общему числу таких проб или площадок. Численность и встречаемость вида не связаны прямой зависимостью. Вид может быть многочисленным, но с низкой встречаемостью или малочисленным, но встречающимся довольно часто. *Степень доминирования* — показатель, отражающий отношение числа особей данного вида к общему числу всех особей рассматриваемой группировки. Так, например, если из 200 птиц, зарегистрированных на данной территории, 80 составляют зяблики, степень доминирования этого вида среди птичьего населения равна 40%.

Естественно, что во всех биоценозах численно преобладают самые мелкие формы — бактерии и другие микроорганизмы. Поэтому при сравнении разноразмерных видов показатель доминирования по численности не может отразить особенности сообщества. Его рассчитывают не для сообщества в целом, а для отдельных группировок, в пределах которых разницей в размерах отдельных форм можно пренебречь. Такие группировки могут быть выделены по разным признакам: систематическому (птицы, насекомые, злаки, сложноцветные), эколого-морфологическому (деревья, травы) либо непосредственно по размерному (микрофауна, мезофауна и макрофауна почв, микроорганизмы в целом и т. п.).

Сопоставляя общие характеристики разнообразия, количественные отношения наиболее массовых видов в пределах разных размерных групп, обилие редких форм и другие показатели, можно получить удовлетворительное представление о специфике видовой структуры сравниваемых биоценозов.

На основе топических связей в биоценозе формируются *консорции* — группы разнородных организмов, поселяющихся на теле или в теле особи какого-либо определенного вида — центрального члена консорции. В большинстве случаев члены одной консорции связаны также разнообразными трофическими отношениями. Консорции формируются фактически вокруг представителей любого вида, обладающего средообразующим воздействием на других. По свидетельству В. Н. Беклемишева, «сосна с ее микоризными грибами, с эпифитными мхами и лишайниками на стволе и ветвях, со всем множеством населяющих ее членистоногих — это сложнейший консорций, — это — целый мир. Полевка с ее эктопаразитами, с гельминтами, с простейшими бактериями, населяющими ее внутренние органы, опять есть целый консорций».

Отдельные консорции могут быть разной степени сложности. Наибольшим числом консортивных связей отличаются те растения, которым принадлежит основная роль в создании внутренней среды биоценоза. Так как каждый член крупной консорции может быть, в свою очередь, центром более мелкого объединения, можно выделить консорции первого, второго и даже третьего порядка. Таким образом, биоценоз — это система связанных между собой консорций, возникающих на основе теснейших топических и трофических отношений между видами.

Пространственная структура биоценоза

Пространственная структура биоценоза определяется прежде всего сложением его растительной части — фитоценоза, распределением наземной и подземной массы растений.

При совместном обитании растений, разных по высоте, фитоценоз часто приобретает четкое *ярусное сложение*: ассимилирующие надземные органы растений и подземные их части располагаются в несколько слоев, по-разному используя и изменяя среду. Ярусность особенно хорошо заметна в лесах умеренного пояса. Например, в еловых лесах четко выделяются древесный, травяно-кустарничковый и моховый ярусы. 5—6 ярусов можно выделить и в широколиственном лесу: первый, или верхний, ярус образован деревьями первой величины (дуб черешчатый, липа сердцевидная, клен платановидный, вяз гладкий и др.); второй — деревьями второй величины (рябина обыкновенная, дикие яблони и груша, черемуха, ива козья и др.); третий ярус составляет подлесок, образованный кустарниками (лещина обыкновенная, крушина ломкая, жимолость лесная, бересклет европейский и др.); четвертый состоит из высоких трав (борцы, бор развесистый, чистец лесной и др.); пятый ярус сложен из трав более низких (сныть обыкновенная, осока волосистая, пролесник многолетний и др.); в шестом ярусе — наиболее низкие травы, такие, как копытень европейский. Подрост деревьев и кустарников может быть разного возраста и разной величины и не образует особых ярусов.



Рис. 63. Вертикальная структура влажного тропического леса (по П. Ричардсу, 1961).

В лесах всегда есть и межъярусные (внеярусные) растения — это водоросли и лишайники на стволах и ветвях деревьев, высшие споровые и цветковые эпифиты, лианы и др.

Ярусность позволяет растениям более полно использовать световой поток: под пологом высоких растений могут существовать теневыносливые, вплоть до тенелюбивых, перехватывая даже слабый солнечный свет.

Ярусность выражена и в травянистых сообществах (лугах, степях, саваннах), но не всегда достаточно отчетливо. Кроме того, в них обычно выделяют меньше ярусов, чем в лесах. Впрочем, и в лесах иногда насчитываются всего два четко выраженных яруса, например в бору-беломошнике (древесный, образованный сосной, и напочвенный — из лишайников).

Ярусы выделяют по основной массе ассимилирующих органов растений, оказывающих большое влияние на среду. Ярусы растительности могут быть разной протяженности: древесный ярус, например, толщиной в несколько метров, а моховой покров — всего несколько сантиметров. Каждый ярус по-своему участвует в создании фитолимата и приспособлен к определенному комплексу условий. Например, в еловом лесу растения травяно-кустарничкового яруса (кислица обыкновенная, майник двулистный, черника и др.) находятся в условиях ослабленного освещения, выровненных температур (более низких днем и более высоких ночью), слабого ветра, повышенных влажности и содержания CO_2 . Таким образом, древесный и травяно-кустарничковый ярусы находятся в разной экологической обстановке, что сказывается на функционировании растений и на жизни животных, обитающих в пределах этих ярусов.



Рис. 64. Ярусность растительности луговой степи (по В. В. Алехину, А. А. Уранову, 1933).

Подземная ярусность фитоценозов связана с разной глубиной укоренения растений, входящих в их состав, с размещением активной части корневых систем. В лесах нередко можно наблюдать несколько (до шести) подземных ярусов.

Животные также преимущественно приурочены к тому или иному ярусу растительности. Некоторые из них вообще не покидают соответствующего яруса. Например, среди насекомых выделяются следующие группы: обитатели почвы — *геобий*, наземного, поверхностного слоя — *герпетобий*, мохового яруса — *бриобий*, травостоя — *филлобий*, более высоких ярусов — *аэробий*. Среди птиц есть виды, гнездящиеся только на земле (куриные, тетеревиные, коньки, овсянки и др.), другие — в кустарниковом ярусе (певчие дрозды, снегири, славки) или в кронах деревьев (зяблики, корольки, щеглы, крупные хищники и др.).

Расчлененность в горизонтальном направлении — *мозаичность* — свойственна практически всем фитоценозам, поэтому в их пределах выделяют структурные единицы, которые получили разные названия: микрогруппировки, микроценозы, микрофитоценозы, парцеллы и т. п. Эти микрогруппировки различаются видовым составом, количественным соотношением разных видов, сомкнутостью, продуктивностью и другими свойствами.

Мозаичность обусловлена рядом причин: неоднородностью микрорельефа, почв, средообразующим влиянием растений и их биологическими особенностями. Она может возникнуть в результате деятельности животных (образование выбросов почвы и их последующее зарастание, образование муравейников, вытаптывание и стравливание травостоя копытными и др.) или человека (выбо-



Рис. 64. Ярусность растительности луговой степи (по В. В. Алекшину, А. А. Уранову, 1933).

Подземная ярусность фитоценозов связана с разной глубиной укоренения растений, входящих в их состав, с размещением активной части корневых систем. В лесах нередко можно наблюдать несколько (до шести) подземных ярусов.

Животные также преимущественно приурочены к тому или иному ярусу растительности. Некоторые из них вообще не покидают соответствующего яруса. Например, среди насекомых выделяются следующие группы: обитатели почвы — *геобий*, наземного, поверхностного слоя — *герпетобий*, мохового яруса — *бриобий*, травостоя — *филлобий*, более высоких ярусов — *аэробий*. Среди птиц есть виды, гнездящиеся только на земле (куриные, тетеревиные, коньки, овсянки и др.), другие — в кустарниковом ярусе (певчие дрозды, снегири, славки) или в кронах деревьев (зяблики, королюки, щеглы, крупные хищники и др.).

Расчлененность в горизонтальном направлении — *мозаичность* — свойственна практически всем фитоценозам, поэтому в их пределах выделяют структурные единицы, которые получили разные названия: микрогруппировки, микроценозы, микрофитоценозы, парцеллы и т. п. Эти микрогруппировки различаются видовым составом, количественным соотношением разных видов, сомкнутостью, продуктивностью и другими свойствами.

Мозаичность обусловлена рядом причин: неоднородностью микрорельефа, почв, средообразующим влиянием растений и их биологическими особенностями. Она может возникнуть в результате деятельности животных (образование выбросов почвы и их последующее зарастание, образование муравейников, вытаптывание и стравливание травостоя копытными и др.) или человека (выбо-

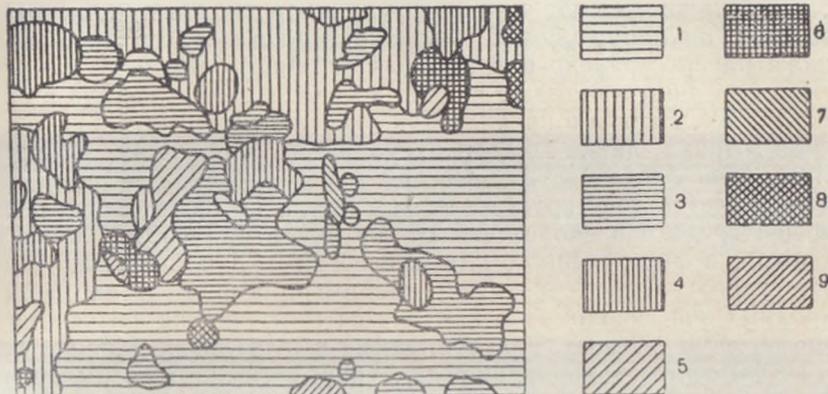


Рис. 65. Мозаичное строение липо-елового леса (по Н. В. Дылису, 1971).
 Участки: 1 — елово-волосисто-осоковый; 2 — елово-мшистый; 3 — густые группы елового подроста; 4 — елово-липовый; 5 — подрост ели осинной; 6 — осиново-снытевый; 7 — крупнопороотниковый в окне; 8 — елово-щитовниковый; 9 — хвощовый в окне.

рочная рубка, кострища и др.), вследствие вывалов древостоя во время ураганов и т. д.

Изменения среды под влиянием жизнедеятельности отдельных видов растений создают так называемую *фитогенную мозаичность*. Она хорошо выражена, например, в смешанных хвойно-широколиственных лесах. Ель сильнее, чем лиственные породы, притеняет поверхность почвы, задерживает кронами больше дождевой влаги и снега, опад ели разлагается медленнее, способствует оподзоливанию почвы. В результате этого в елово-широколиственных лесах под широколиственными породами и осиною хорошо растут неморальные травы, а под елью — типичные бореальные виды.

Вследствие различий средообразующей деятельности разных видов растений парцеллы в елово-широколиственном лесу различаются многими физическими условиями (освещенностью, мощностью снегового покрова, количеством опада и т. д.), поэтому жизнь в них идет по-разному: неодинаково развит травостой, подрост, корневые системы растений, различается численность мелких животных и т. д.

Мозаичность, как и ярусность, динамична: происходит смена одних микрогруппировок другими, разрастание или сокращение их в размерах.

Экологическая структура биоценоза

Разные типы биоценозов характеризуются определенным соотношением экологических групп организмов, которое выражает *экологическую структуру* сообщества. Биоценозы со сходной экологической структурой могут иметь разный видовой состав, так как в них одни и те же экологические ниши могут быть заняты сходными по экологии, но далеко не родственными видами. Такие ви-

ды, выполняющие одни и те же функции в сходных биоценозах, называют *викарирующими*. Явление экологического викариата широко распространено в природе. Например, одну и ту же экологическую нишу занимают куница в европейской и соболь в азиатской тайге, бизоны в прериях Северной Америки, антилопы в саваннах Африки, дикие лошади и куланы в степях Азии. Конкретный вид для биоценоза в известной мере случайное явление, так как сообщества формируются из тех видов, которые есть в окружающей среде. Но экологическая структура биоценозов, складывающихся в определенных климатических и ландшафтных условиях, строго закономерна. Так, например, в биоценозах разных природных зон закономерно изменяется соотношение фитофагов и сапрофагов. В степных, полупустынных и пустынных районах животные-фитофаги преобладают над сапрофагами, в лесных сообществах умеренного пояса, наоборот, сильнее развита сапрофагия. Основной тип питания животных в глубинах океана — хищничество, тогда как в освещенной, поверхностной зоне пелагиали много фильтраторов, потребляющих фитопланктон, либо видов со смешанным характером питания. Трофическая структура таких сообществ различна.

Экологическую структуру сообществ отражает также соотношение таких групп организмов, как гигрофиты, мезофиты и ксерофиты среди растений или гигрофилы, мезофилы и ксерофилы среди животных. Вполне естественно, что в сухих аридных условиях растительность характеризуется преобладанием склерофитов и суккулентов, а в сильно увлажненных биотопах богаче представлены гигро- и даже гидрофиты. Разнообразие и обилие представителей той или иной экологической группы характеризуют биотоп в меньшей степени, чем точные измерения физических и химических параметров среды.

Такой подход к оценке биоценозов, при котором используются общие характеристики его экологической, видовой и пространственной структуры, экологи называют макроскопическим. Это обобщенная крупнопластовая характеристика сообществ, позволяющая ориентироваться в свойствах биоценоза при планировании хозяйственных мероприятий, прогнозировать последствия антропогенных воздействий, оценивать устойчивость системы.

Микроскопический подход — это расшифровка связей каждого отдельного вида в сообществе, подробное изучение самых тонких деталей его экологии. Эта задача до сих пор еще не выполнена в отношении подавляющего большинства видов из-за чрезвычайного многообразия живых форм в природе и трудоемкости изучения их экологических особенностей.

ОТНОШЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ В БИОЦЕНОЗАХ

Основу возникновения и существования биоценозов представляют отношения организмов, их связи, в которые они вступают друг с другом, населяя один и тот же биотоп. Эти связи опреде-

ляют основные условия жизни видов в сообществе, возможности добывания пищи и завоевания нового пространства.

По классификации В. Н. Беклемишева, прямые и косвенные межвидовые отношения по тому значению, которое они могут иметь для занятия видом в биоценозе определенной экологической ниши, подразделяются на четыре типа: трофические, топические, форические, фабрические.

Трофические связи возникают, когда один вид питается другим — либо живыми особями, либо их мертвыми остатками, либо продуктами жизнедеятельности. И стрекозы, ловящие на лету других насекомых, и жуки-навозники, питающиеся пометом крупных копытных, и пчелы, собирающие нектар растений, вступают в прямую трофическую связь с видами, предоставляющими им пищу. В случае конкуренции двух видов из-за объектов питания между ними возникает косвенная трофическая связь, так как деятельность одного отражается на снабжении кормом другого. Любое воздействие одного вида на поедаемость другого или доступность для него пищи следует расценивать как косвенную трофическую связь между ними. Например, гусеницы бабочек-монашенок, объедая хвою сосен, облегчают короедам доступ к ослабленным деревьям.

Топические связи характеризуют любое, физическое или химическое, изменение условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности другого. Эти связи крайне разнообразны. Они заключаются в создании одним видом среды для другого (например, внутренний паразитизм или норный комменсализм), в формировании субстрата, на котором поселяются или, наоборот, избегают селиться представители других видов, во влиянии на движение воды, воздуха, изменение температуры, освещенности окружающего пространства, в насыщении среды продуктами выделения и т. п. Морские желуди, поселяющиеся на коже китов, личинки мух, обитающие в лепешках коровьего навоза, лишайники на стволах деревьев связаны прямой топической связью с теми организмами, которые предоставляют им субстрат или среду обитания. Особенно большая роль в создании или изменении среды для других организмов принадлежит растениям. Растительность из-за особенностей энергообмена является мощным фактором перераспределения тепла у поверхности Земли и создания мезо- и микроклимата. Под пологом леса подлесок, напочвенный покров, а также все животное население находят в условиях более выровненных температур, более высокой влажности воздуха и т. д. Травянистая растительность, хотя и в меньшей степени, также изменяет режим окружающего пространства. В степях около дерновин ковыля перистого и овсяницы Беккера температура поверхности почвы с теневой стороны может быть на 8—12°С ниже, чем на незаросших участках. Здесь концентрируются многие мелкие насекомые. В результате отрицательных или положительных топических взаимоотношений одни виды определяют или исключают возможность существования в биоценозе других видов.

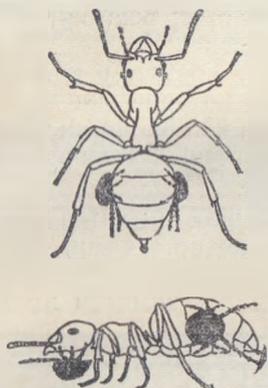


Рис. 66. Форезия клещей на насекомых (по W. Jacobs, M. Renner, 1974).

Топические и трофические связи имеют наибольшее значение в биоценозе, составляют основу его существования. Именно эти типы отношений удерживают друг возле друга организмы разных видов, объединяя их в достаточно стабильные сообщества разных масштабов.

Форические связи. Это участие одного вида в распространении другого. В роли транспортировщиков выступают животные. Перенос животными семян, спор, пыльцы растений называют *зоохорией*, перенос других, более мелких животных — *форезией* (от лат. *форас* — наружу, вон). Перенос осуществляется обычно с помощью специальных и разнообразных приспособлений. Животные могут захватывать семена растений двумя способами: пассивным и активным. Пассивный захват происходит при

случайном соприкосновении тела животного с растением, семена или соплодия которого обладают специальными зацепками, крючками, выростами (череда, лопух). Распространителями их обычно служат млекопитающие, которые на шерсти переносят такие плоды иногда на довольно значительные расстояния. Активный способ захвата — поедание плодов и ягод. Не поддающиеся перевариванию семена животные выделяют вместе с пометом. В переносе грибных спор большую роль играют насекомые. По-видимому, плодовые тела грибов возникли как образования, привлекающие насекомых-расселителей.

Форезия животных распространена преимущественно среди мелких членистоногих, особенно у разнообразных групп клещей. Она представляет собой один из способов пассивного расселения и свойственна видам, для которых перенос из одного биотопа в другой жизненно необходим для сохранения или процветания. Например, многие летающие насекомые — посетители скоплений быстро разлагающихся растительных остатков (трупов животных, помета копытных, куч гниющих растений и т. п.) несут на себе гамазовых, уropодовых или тироглифоидных клещей, переселяющихся таким образом от одного скопления пищевых материалов к другому. Собственные расселительные возможности не позволяют этим видам преодолевать значительные для них расстояния. Жуки-навозники иногда ползают с поднятыми надкрыльями, которые не в состоянии сложить из-за густоусеявших тело клещей. Посредством форезии на насекомых распространяются некоторые виды нематод. Ноги навозных мух часто имеют вид ламповых щеток из-за обилия прикрепившихся к ним нематод-рабдитид. Среди крупных животных форезия почти не встречается.

Фабрические связи. Это такой тип биоценологических отношений, в которые вступает вид, использующий для своих сооружений

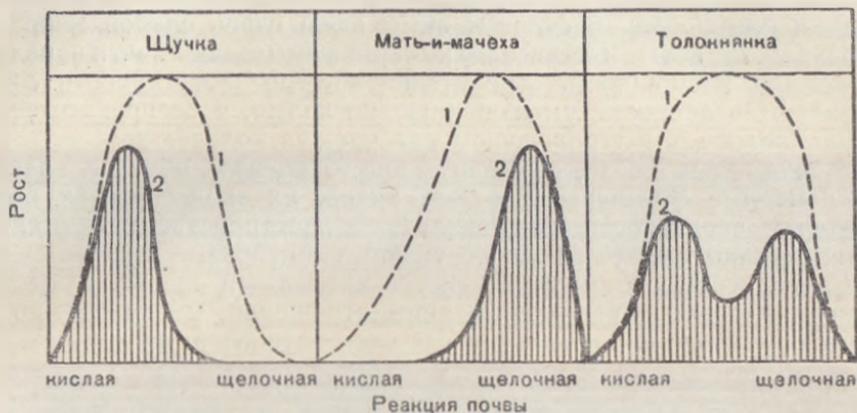


Рис. 67. Схема влияния pH на рост различных растений при выращивании в одновидовых посевах и в условиях конкуренции: 1 — кривые физиологического оптимума; 2 — синэкологического оптимума (по В. Лархеру, 1978).

(фабрикация) продукты выделения, либо мертвые остатки, либо даже живых особей другого вида. Так, птицы употребляют для постройки гнезд ветви деревьев, шерсть млекопитающих, траву, листья, пух и перья других видов птиц и т. п. Личинки ручейников строят домики из кусочков веток, коры или листьев растений, из раковин мелких видов катушек, захватывая даже раковинки с живыми моллюсками. Пчела-мегахила помещает яйца и запасы в стаканчики, сооружаемые из мягких листьев различных кустарников (шиповника, сирени, акации и т. п.).

Из-за сложности межвидовых отношений каждый конкретный вид может преуспевать далеко не везде, где складываются подходящие для него условия физической среды. Различают физиологический и синэкологический оптимумы в распространении вида. *Физиологический оптимум* — это благоприятное для вида сочетание всех абиотических факторов, при котором возможны наиболее быстрые темпы роста и размножения. *Синэкологический оптимум* — это такое биотическое окружение, при котором вид испытывает наименьшее давление со стороны врагов и конкурентов, что позволяет ему успешно размножаться. Синэкологический и физиологический оптимумы далеко не всегда совпадают. Если в подходящем биотопе экологическая ниша занята более сильным конкурентом или чересчур велико влияние хищников и паразитов, вид в нем не приживается. Пример несовпадения физиологического и синэкологического оптимумов — массовое размножение вредителя зерновых культур, гессенского комарика, после особенно суровых зим, которые, казалось бы, должны неблагоприятно сказываться на численности этого насекомого. В нормальные по условиям годы гессенского комарика сильно истребляют несколько видов его естественных врагов — паразитических перепончато-

крылых наездников. В суровые зимы из-за очень слабой морозоустойчивости враги гессенского комарика вымерзают почти нацело, что дает возможность вредителю быстро восстановить собственную численность, уменьшенную морозами, и беспрепятственно размножаться в угрожающем для урожая количестве.

Межвидовые связи, формирующие биоценоз, обуславливают закономерные соотношения в нем видов, их экологических особенностей, численности, распределения в пространстве, иными словами, создают определенную структуру биоценоза.

Среди огромного многообразия взаимосвязей живых существ можно выделить определенные типы отношений, имеющие много общего у организмов самых разных систематических групп.

Отношения хищник — жертва, паразит — хозяин

Отношения типа хищник — жертва, паразит — хозяин — это прямые пищевые связи, которые для одного из партнеров имеют отрицательные, а для другого — положительные последствия. По существу, к этому типу экологических взаимодействий можно отнести все варианты пищевых связей. Хотя пасущуюся на лугу корову и дятла, добывающего личинок из-под коры дерева, обычно не называют хищниками, тот тип взаимоотношений, в которые они вступают с организмами, служащими им пищей, имеет много общего с отношениями хищника и его жертв. Пищевые взаимосвязи — основные в сообществах. Любой гетеротрофный организм может существовать лишь за счет других гетеротрофных или автотрофных организмов.

Хищниками обычно называют животных, питающихся другими животными, которых они ловят и умерщвляют. Для хищников характерно специально охотничье поведение.

Если размеры жертв намного меньше размеров питающихся ими животных, то численность объектов питания высока и сами они легкодоступны — в этом случае деятельность плотоядного вида превращается в поиск и простой сбор добычи. Такое «сбирание» характерно, например, для ряда насекомоядных птиц — куликов-зуйков, ржанок, зябликов, коньков и др. Однако между типичным хищничеством и типичным собирательством у плотоядных существует множество промежуточных способов добывания пищи. Например, ряд насекомоядных птиц характеризуется охотничьим поведением при поимке насекомых (стрижи, ласточки). Сорокопуты, мухоловки подстерегают и затем пагоняют жертву как типичные хищники. С другой стороны, способ питания плотоядных собирателей очень похож на собирание неподвижной пищи растительноядными животными, например семеноядными птицами или грызунами (горлица, сизый голубь, чечевича, лесная мышь, хомяки и др.), для которых также характерны специализированные поисковые формы поведения.

По способу овладения пищевыми объектами собирательство приближается к типичной «пастьбе» фитофагов. Специфика пастьбы заключается в поедании неподвижного корма, находящегося в относительном изобилии, на поиски которого не приходится тратить много усилий. С экологической точки зрения такой способ питания характерен как для стада копытных на лугу, так и для листогрызущих гусениц в кроне дерева.

Таким образом, несмотря на экологическую специфичность разных способов питания, они связаны между собой всевозможными переходами, а иногда встречаются вместе у одного и того же вида. Такие же переходы можно встретить в природе между типичным хищничеством и паразитизмом.

Паразитизм — такая форма связей между видами, при которой организм-потребитель использует живого хозяина не только как источник пищи, но и как место постоянного или временного обитания. По существу, типичный паразитический характер имеют связи насекомых-вредителей с растениями. Паразиты обычно намного мельче своего хозяина.

Во взаимоотношениях хищник — жертва, паразит — хозяин наиболее ярко проявляется эволюционная и экологическая роль пищевых связей организмов. Хищничество, связанное с активным поиском и энергичными способами овладения сопротивляющейся и убегающей добычей, ведет к выработке разнообразных экологических адаптаций как у жертв, так и у их потребителей. При активном способе защиты от врагов естественный отбор способствует развитию у жертв органов чувств, быстроты реакции, скорости бега, инстинктов обманного поведения, что сопровождается совершенствованием нервной системы и ведет к прогрессивной эволюции группы.

При пассивном способе защиты развиваются покровительственная окраска, твердые панцири, шипы, иглы, инстинкты затаивания, использования недоступных хищникам убежищ и т. п. Некоторые из этих способов защиты характерны не только для малоподвижных или сидячих видов, но отчасти и для активно спасающихся от врагов животных.

Защитные адаптации у потенциальных жертв весьма разнообразны, иногда очень сложны и неожиданны. Например, каракатицы, спасаясь от преследующего хищника, опорожняют свой чернильный мешок. По гидродинамическим законам жидкость, выброшенная из мешка быстро плывущим животным, некоторое время не расплывается, приобретая форму обтекаемого тела, по размерам близкого к самой каракатице. Обманутый темным контуром, оказавшимся перед глазами, хищник «хватает» чернильную жидкость, наркотизирующее действие которой на время вообще лишает его возможности ориентироваться в окружающей среде. Своеобразен способ защиты у рыб-иглобрюхов. Их укороченное тело покрыто прилегающими шипами. Большой мешок, отходящий от желудка, позволяет этим рыбам в случае опасности раздуваться в шар, заглатывая воду; при этом их иглы расправляются.

ются и делают животное практически неуязвимым для хищника. Попытка крупной рыбы схватить иглобрюха может кончиться для нее смертью от застрявшего в глотке колючего шара.

В свою очередь, трудность обнаружения и поимки жертв способствует у хищников отбору на лучшее развитие органов чувств (зоркость, тонкий слух, чутье и т. д.), на более быструю реакцию на добычу, выносливость при преследовании и т. п. Таким образом, экологические связи хищников и жертв направляют ход эволюции сопряженных видов.

Хищники обладают обычно широким спектром питания. Добыча жертв требует много сил и энергии. Специализация ставила бы хищников в сильную зависимость от численности определенного вида жертв. Большинство видов, ведущих хищный образ жизни, способно поэтому переключаться с одной добычи на другую, особенно на ту, которая в данный период более доступна и многочисленна. Правда, у многих хищников есть предпочитаемые виды жертв, которых они добывают чаще, чем других. Эта избирательность может быть обусловлена разными причинами. Во-первых, хищник активно выбирает наиболее полноценную в кормовом отношении пищу. Например, нырковые утки и сиговые рыбы в северных водоемах выбирают среди водных беспозвоночных преимущественно личинок комаров-хирономид (мотыль) и их желудки иногда бывают наполнены мотылем, несмотря на наличие в водоеме и другого корма.

Характер пищи может быть обусловлен также пассивной избирательностью: хищник в первую очередь поедает такие корма, к добыче которых он наиболее приспособлен. Так, многие воробьиные питаются всеми насекомыми, обитающими открыто на поверхности почвы, на траве, листьях и т. п., но не поедают почвенных беспозвоночных, для добычи которых нужны специальные приспособления. Наконец, третьей причиной пищевой избирательности хищников может быть активное переключение на наиболее массовую добычу, появление которой стимулирует охотничье поведение. При высокой численности леммингов даже соколы-сапсаны, основной способ охоты которых — добывание птиц в воздухе, начинают охотиться на леммингов, схватывая их с земли. Способность переключения с одного вида добычи на другой — одно из необходимых экологических приспособлений в жизни хищников.

Паразитизм, в отличие от хищничества, характеризуется более узкой специализацией видов. Поскольку хозяин обеспечивает паразиту не только пищу, но и микроклимат, защиту и т. п., то чем лучше приспособленность паразита к особенностям организма хозяина, тем вероятнее его успех в размножении и оставлении потомства.

Тесная связь паразита с хозяином имеет следствием отбор двоякого рода. Среди паразитов получают преимущество те, которые способны более полно и длительно использовать хозяина, не приводя его к слишком ранней гибели и обеспечивая тем самым себе наилучшее существование. Иными словами, паразит

изнуряет, но не губит хозяина. В свою очередь, отбор на сопротивляемость организма хозяина также приводит к тому, что вред от присутствия в нем паразита становится все менее и менее ощутимым. В ходе эволюции первоначально острые отношения хозяина и паразита могут перейти в нейтральные, а порою даже во взаимопользную постоянную связь двух видов. Примером такой смягченной историческим ходом развития системы паразит — хозяин могут служить трипаномы в крови африканских антилоп, которые не приносят ощутимого вреда этим животным. В то же время у человека после передачи ему трипаносом переносчиком — мухой це-це развивается смертельная «сонная болезнь». Показано, что умеренное объедание листьев насекомыми стимулирует ростовые процессы, в результате чего растения более полно развивают фотосинтетический аппарат, таким образом, некоторая степень «вреда» от насекомых-фитофагов даже полезна растительности.

Катастрофический вред от паразитов выражен преимущественно лишь в тех связях, которые еще не стабилизированы длительным ходом естественного отбора. Поэтому случайно завезенные вредители поражают сельскохозяйственные растения или животных часто намного сильнее, чем местные.

Среди многообразных форм паразитических отношений есть и такие, при которых гибель хозяина — обязательное следствие пребывания в нем паразита. Этот тип связей особенно распространен у насекомых, откладывающих свои яйца в яйца или личинки других. Такие насекомые получили название паразитоидов. Гибель хозяина обусловлена малым запасом в нем пищи, которой едва хватает на развитие одной или немногих личинок вида-потребителя.

Паразитизм, таким образом, связан всевозможными переходами с другими типами взаимоотношений.

Основная экологическая роль хищничества, паразитизма и других вариантов пищевых связей в сообществах заключается в том, что, последовательно питаясь друг другом, живые организмы создают условия для круговорота веществ, без которого невозможна жизнь. Вторая не менее важная роль этих отношений — взаимная регуляция численности видов.

В лабораторных условиях при совместном содержании хищника и его жертвы отмечаются периодические изменения численности обоих видов, имеющие довольно закономерный характер. В опытах, проведенных нашим отечественным биологом Г. Ф. Гаузе в 30-х годах с пробирочными культурами простейших, было обнаружено следующее. Усиленное размножение хищной инфузории *Didinium nasutum* закономерно следовало всякий раз за размножением ее жертвы — туфельки *Paramecium caudatum*. Когда хищник достигал высокой численности, он полностью уничтожал парameций, после чего наступала гибель самих *Didinium*, лишенных пищевой базы. Однако когда в пробирки помещали некоторое количество песчинок, под которым часть туфелек могла найти недоступные для хищников убежища, после гибели *Didi-*

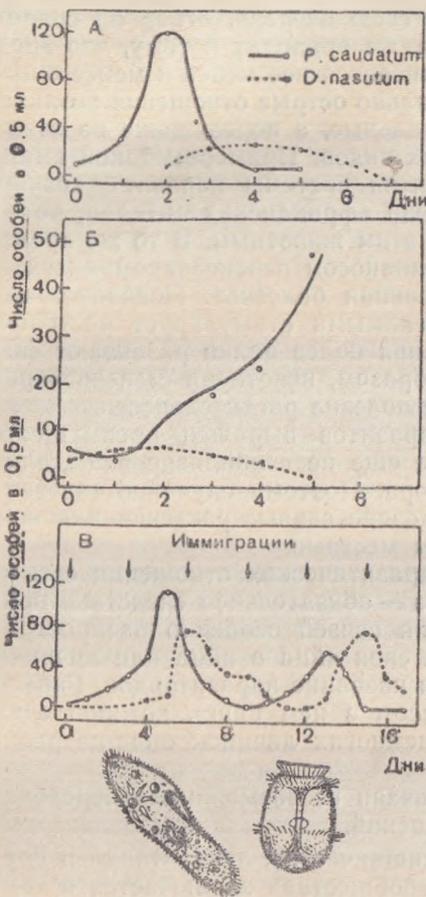


Рис. 68. Изменения численности инфузорий *Paramecium caudatum* (жертва) и *Didinium nasutum* (хищник) при культивировании в общем сосуде (по Г. Ф. Гаузе, 1934):

А — нет убежищ для парамеций; Б — парамеции имеют убежища от хищников; В — с повторным добавлением обоих видов, или иммиграцией.

гибель влияют взаимодействия со множеством других видов, а также абиотические изменения среды. Однако в ряде случаев и в природной обстановке удается заметить регулярные периодические изменения обилия хищников и их жертв. При этом прослеживаются следующие основные закономерности.

Общее число жертв, которых может уничтожить один хищник, сначала растет почти пропорционально росту численности потребляемого вида. Это так называемая функциональная реакция хищников на жертвы. Однако она имеет предел, обусловленный

пением наступало новое массовое размножение парамеций. В другой серии опытов, когда культивировались разные виды парамеций, а в качестве их пищи дрожжевые клетки рода *Saccharomyces*, было получено несколько закономерных циклов колебаний численности дрожжей и туфельек. Механизмы подобных колебаний можно представить следующим образом.

Увеличение численности жертв происходит до тех пор, пока темп выедания их нарастающим количеством хищников не превысит скорости размножения. После этого дальнейшая деятельность хищников только подрывает их кормовую базу, что ведет к снижению их собственной численности. Это позволяет немногим оставшимся в живых жертвам вновь размножиться и, следовательно, вновь улучшить кормовые условия для хищников. Если последние еще присутствуют в системе, новое увеличение количества жертв способствует новому подъему их численности и цикл повторяется снова.

В природных условиях такие закономерные циклические изменения численности двух видов, связанных пищевыми отношениями, выявить труднее так как на их размножение и

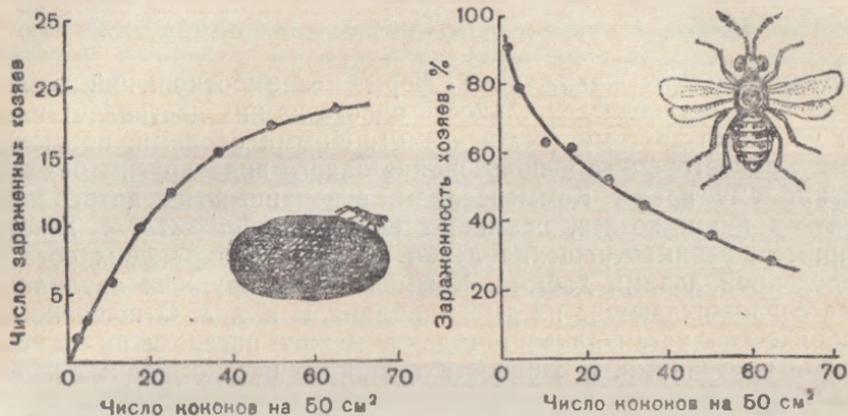


Рис. 69. Функциональная реакция одиночной самки хальциды *Dahlbominus*, заражающей коконы пилильщика *Neodiprion sertifer* (по Дж Варли и др., 1978): *слева* — число коконов, пораженных одной самкой паразита, при разной их плотности; *справа* — зависимость процента пораженных коконов от их плотности при постоянной численности паразитов.

физическими возможностями потребителя. После полного насыщения хищники обычно слабо реагируют на жертву. Дальнейшее новышение истребляемости жертв достигается увеличением численности хищников за счет успешного размножения на хорошей кормовой базе. Это явление получило название численной или количественной реакции хищников на рост численности жертв. Количественная реакция хищников всегда запаздывает по сравнению с ходом размножения жертвы, так как является ответом на изменение кормовой базы. Эти сдвиги усиливают цикличность колебаний.

Периоды возникающих колебаний численности относительно постоянны, тогда как амплитуда их может изменяться в широких пределах в связи с влиянием других факторов среды.

Колебания продолжаются до тех пор, пока в результате различных (чаще случайных) причин численность одного из партнеров не упадет до нуля.

Особенно наглядно такие колебания обнаруживаются в обедненных сообществах, где межвидовые связи не столь разнообразны: в тундрах и полярных пустынях, лесах с господством одной породы деревьев, культурных садах и т. п. Циклические изменения численности выявлены, например, у леммингов и их основных потребителей — песцов, массово размножающихся хвое- и листогрызущих насекомых и их паразитов, вредителей яблонь — паутиных клещиков и питающихся ими хищных клещей и у многих других сопряженных пищевыми связями видов.

Таким образом, истребление жертв и поражаемость хозяев зависят от численности врагов, но и обилие последних также определяется численностью объектов их питания.

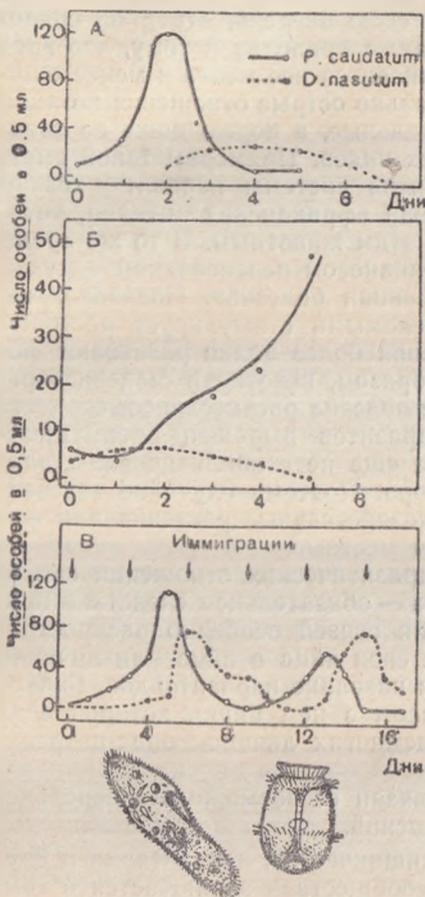


Рис. 68. Изменения численности инфузорий *Paramecium caudatum* (жертва) и *Didinium nasutum* (хищник) при культивировании в общем сосуде (по Г. Ф. Гаузе, 1934):

А — нет убежищ для парамеций; Б — парамеции имеют убежища от хищников; В — с повторным добавлением обоих видов, или иммиграцией.

гибель влияют взаимодействия со множеством других видов, а также абиотические изменения среды. Однако в ряде случаев и в природной обстановке удается заметить регулярные периодические изменения обилия хищников и их жертв. При этом прослеживаются следующие основные закономерности.

Общее число жертв, которых может уничтожить один хищник, сначала растет почти пропорционально росту численности потребляемого вида. Это так называемая функциональная реакция хищников на жертвы. Однако она имеет предел, обусловленный

питие наступало новое массовое размножение парамеций. В другой серии опытов, когда культивировались разные виды парамеций, а в качестве их пищи дрожжевые клетки рода *Saccharomyces*, было получено несколько закономерных циклов колебаний численности дрожжей и туфельек. Механизмы подобных колебаний можно представить следующим образом.

Увеличение численности жертв происходит до тех пор, пока темп выедания их нарастающим количеством хищников не превысит скорости размножения. После этого дальнейшая деятельность хищников только подрывает их кормовую базу, что ведет к снижению их собственной численности. Это позволяет немногим оставшимся в живых жертвам вновь размножиться и, следовательно, вновь улучшить кормовые условия для хищников. Если последние еще присутствуют в системе, новое увеличение количества жертв способствует новому подъему их численности и цикл повторяется снова.

В природных условиях такие закономерные циклические изменения численности двух видов, связанных пищевыми отношениями, выявить труднее так как на их размножение и

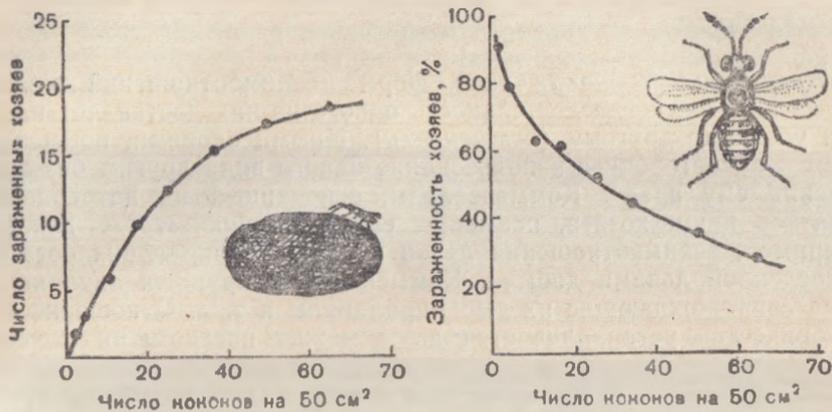


Рис. 69. Функциональная реакция одиночной самки хальциды *Dahlbominus*, заражающей коконы пилильщика *Neodiprion sertifer* (по Дж Варли и др., 1978): слева — число коконов, пораженных одной самкой паразита, при разной их плотности; справа — зависимость процента пораженных коконов от их плотности при постоянной численности паразитов.

физическими возможностями потребителя. После полного насыщения хищники обычно слабо реагируют на жертву. Дальнейшее новышение истребляемости жертв достигается увеличением численности хищников за счет успешного размножения на хорошей кормовой базе. Это явление получило название численной или количественной реакции хищников на рост численности жертв. Количественная реакция хищников всегда запаздывает по сравнению с ходом размножения жертвы, так как является ответом на изменение кормовой базы. Эти сдвиги усиливают цикличность колебаний.

Периоды возникающих колебаний численности относительно постоянны, тогда как амплитуда их может изменяться в широких пределах в связи с влиянием других факторов среды.

Колебания продолжаютя до тех пор, пока в результате различных (чаще случайных) причин численность одного из партнеров не упадет до нуля.

Особенно наглядно такие колебания обнаруживаются в обедненных сообществах, где межвидовые связи не столь разнообразны: в тундрах и полярных пустынях, лесах с господством одной породы деревьев, культурных садах и т. п. Циклические изменения численности выявлены, например, у леммингов и их основных потребителей — песцов, массово размножающихся хвое- и листогрызущих насекомых и их паразитов, вредителей яблонь — паутиных клещиков и питающихся ими хищных клещей и у многих других сопряженных пищевыми связями видов.

Таким образом, истребление жертв и поражаемость хозяев зависят от численности врагов, но и обилие последних также определяется численностью объектов их питания.

Комменсализм — это такая форма взаимоотношений между двумя видами, когда деятельность одного из них доставляет пищу или убежище другому (*комменсалу*). Иными словами, комменсализм — одностороннее использование одного вида другим без принесения ему вреда. Комменсализм, основанный на потреблении остатков пищи хозяев, называют еще *нахлебничеством*. Таковы, например, взаимоотношения львов и гиен, подбирающих остатки недоеденной львами добычи. Комменсалами крупных акул являются сопровождающие их рыбы-прилипалы и т. д. Отношение нахлебничества устанавливается даже между насекомыми и некоторыми растениями. В жидкости кувшинов насекомоядных непентесов обитают личинки комаров-кулицид и даже стрекоз, защищенные от переваривающего действия ферментов растения. Они питаются насекомыми, которые попадают в ловчие кувшины. Потребители экскрементов также комменсалы других видов.

Особенно развито использование убежищ либо в постройках, либо в телах других видов. Рыбки *Ficaster* прячутся в водяных легких голотурий, молодь других рыб — под зонтиками защищенных стрекательными нитями медуз. Комменсализмом является поселение растений-эпифитов на коре деревьев. В гнездах птиц, норах грызунов обитает огромное количество видов членистоногих, использующих микроклимат убежищ и находящих там пищу за счет разлагающихся органических остатков или других видов сожителей. Многие виды специализированы на таком образе жизни и вне нор не встречаются совсем. Постоянные норовые или гнездовые сожители получили название *нидиолов*.

Отношения типа комменсализма очень важны в природе, способствуя более тесному сожительству видов, более полному освоению среды и использованию пищевых ресурсов.

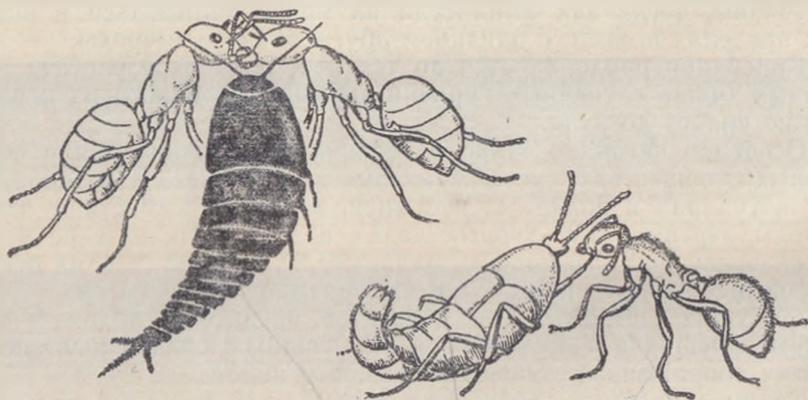


Рис. 70. Сожители гнезд муравьев (по W. Jacobs, M. Renner, 1974):

слева — щетинохвостка *Atelura formicaria* перехватывает часть пищи у муравьев, когда они кормят друг друга; *справа* — жук *Atomeles* просит пищу у муравья.

Нередко, однако, комменсализм переходит в другие типы отношений. Например, в гнездах муравьев среди большого числа их сожителей встречаются виды жуков-стафилинид из родов *Lomechusa* и *Atemeles*. Их яйца, личинки и куколки содержатся вместе с молодью муравьев, которые ухаживают за ними, облизывают и переносят в специальные камеры. Взрослых жуков муравьи также кормят. Однако жуки и их личинки поедают яйца и личинок хозяев, не встречая отпора с их стороны. На боках груди и первых сегментах брюшка у этих жуков имеются особые выросты — трихомы, у основания которых выделяются капельки секрета, чрезвычайно привлекающего муравьев. Секрет содержит эфиры, оказывающие на муравьев одурманивающее, наркотизирующее воздействие, подобное влиянию алкоголя. Муравьи постоянно облизывают ломехуз и атемелесов. В результате у них расстраиваются инстинкты, нарушается координация движений и появляются даже некоторые морфологические изменения. Рабочие муравьи в семьях, где много ломехуз, малоподвижные и вялые. Семьи становятся малочисленными и в результате погибают.

Мутуализм

В природе широко распространены взаимовыгодные отношения видов, для обозначения которых часто применяют термин «*мутуализм*». Мутуалистические связи могут возникать на основе предшествующего паразитизма или комменсализма. Степень развития взаимовыгодного сожительства может быть самой различной — от временных, необязательных контактов до такого состояния, когда присутствие партнера становится обязательным условием жизни каждого из них. Такие неразделимые полезные связи двух видов получили название *симбиоза*.

Классический пример симбиотических отношений — лишайники, представляющие тесное сожительство гриба и водоросли. В состав лишайников входят представители трех классов грибов — аскомицетов, базидиомицетов и фикомицетов. В свободном состоянии лишайниковые грибы, по-видимому, не встречаются в природе. Среди водорослей обнаружены представители 28 родов из отделов сине-зеленых, желто-зеленых, зеленых и бурых. Большинство их встречается и в свободноживущем состоянии. Симбиоз, по всей вероятности, возник из паразитизма гриба на водорослях. Гифы гриба, оплетая клетки и нити водорослей, образуют специальные всасывающие отростки — гаустории, проникающие внутрь протопласта через стенки клеток. Через них гриб получает вещества, ассимилированные водорослями. Воду и минеральные вещества водоросли получают из гиф гриба. Гриб постепенно убивает клетки водорослей, а затем использует их остатки, переходя к сапрофитному питанию. Однако степень паразитизма гриба умеренна. В лишайниках всегда лишь часть водорослевых клеток поражена грибными гифами, остальные продолжают успешно расти и развиваться. Замечено также, что гифы внедряются лишь в клетки, до-

стигшие значительной стадии зрелости. Эти особенности можно рассматривать как адаптацию для обеспечения размножения водорослевых компонентов лишайников. Всего в природе насчитывается более 20 000 видов этих симбиотических организмов, что говорит об успехе такого способа существования.

Типичный симбиоз представляют отношения термитов и их кишечных сожителей — жгутиковых отряда *Hypermastigina*. Эти простейшие вырабатывают фермент β -глюкозидазу, переводящий клетчатку в сахара. Термиты не имеют собственных кишечных ферментов для переваривания целлюлозы и без симбионтов погибают от голода. Появившиеся из яиц молодые термиты облизывают анальные отверстия взрослых, заражая себя жгутиконосцами. Жгутиковые находят в кишечниках термитов благоприятный микроклимат, защиту, пищу и условия для размножения. В свободном живущем состоянии они фактически не встречаются в природе.

Кишечные симбионты, участвующие в переработке грубых растительных кормов, обнаружены у многих животных: жвачных, грызунов, жуков-точильщиков, личинок майских жуков и др. Виды, питающиеся кровью высших животных (клещи, пиявки и др.), как правило, имеют симбионтов, помогающих переваривать ее.

У многоклеточных животных и растений симбиоз с микроорганизмами распространен очень широко. Известно сожительство многих видов деревьев с микоризными грибами, бобовых растений — с клубеньковыми бактериями *Rhizobium*, фиксирующими молекулярный азот воздуха. Симбионты-азотфиксаторы обнаружены на корнях около 200 видов других групп покрытосеменных и голосеменных растений. Симбиоз с микроорганизмами заходит иногда так далеко, что колонии симбиотических бактерий можно рассматривать как специализированные органы многоклеточных. Таковы, например, мицетома каракатиц и некоторых кальмаров — мешки, наполненные светящимися бактериями и входящие в состав органов свечения — фотофоров.

Грань между симбиозом и иными типами отношений иногда весьма условна. Интересно использование своей кишечной микрофлоры зайцеобразными и некоторыми грызунами. У кроликов, зайцев, пищух обнаружено регулярное поедание собственных фекалий. Кролики производят два типа экскрементов: сухие и мягкие, покрытые слизистой оболочкой. Мягкие фекалии они слизывают прямо с ануса и проглатывают не разжевывая. Исследования показали, что такая копрофагия вполне естественна. Кролики, лишённые возможности потреблять мягкий кал, худеют или плохо прибавляют в массе и чаще подвержены различным заболеваниям. Мягкий кал кроликов — это почти неизменное содержимое слепой кишки, обогащенное витаминами (преимущественно B_{12}) и белковыми веществами. Слепая кишка зайцеобразных представляет собой бродильный чан для переработки клетчатки и насыщена симбиотическими микроорганизмами. В 1 г мягкого кала насчитывается до 10 млрд. бактерий. Попадая вместе с фекалиями в желудок кролика, микроорганизмы полностью погибают

под влиянием кислоты и перевариваются в желудке и длинном тонком кишечнике. Таким образом, у исключительно растительных зайцеобразных копрофагия — это способ получения незаменимых аминокислот.

Менее обязательны, но чрезвычайно существенны мутуалистические отношения между сибирской кедровой сосной и гнездящимися в кедровниках птицами — кедровкой, поползнем и кукшей. Эти птицы, питаясь семенами сосны, обладают инстинктами запасаения кормов. Они прячут мелкие порции «орешков» под слой мха и лесного опада. Значительную часть запасов птицы не находят, и семена прорастают. Деятельность этих птиц способствует, таким образом, самовозобновлению кедровников, так как семена не могут прорасти на толстом слое лесной подстилки, преграждающей им доступ к почве.

Взаимовыгодны отношения растений, имеющих сочные плоды, и птиц, питающихся этими плодами и распространяющих семена, которые обычно не поддаются перевариванию. Мутуалистические отношения с муравьями складываются у многих растений: известно около 3000 видов, обладающих приспособлениями для привлечения муравьев. Типичный пример — цекропия, дерево, растущее в бассейне Амазонки. Муравьи родов *Azteca* и *Strumiger* заселяют пустоты в членистом стволе цекропии и питаются специальными округлыми образованиями диаметром около 1 мм — «мюллеровыми тельцами», которые растение продуцирует на вздутиях, расположенных на внешней стороне влагалища листа. Муравьи-сожители бдительно охраняют листья от вредителей, особенно от муравьев-листорезов рода *Atta*.

Чем разнообразнее и прочнее связи, поддерживающие совместное обитание видов, тем устойчивее их сожительство. Сообщества, имеющие длительную историю развития, поэтому прочнее, чем те, которые возникают после резких нарушений природной обстановки или создаются искусственно (поля, сады, огороды, оранжереи, теплицы, аквариумы и т. п.).

Нейтрализм, аменсализм

Нейтрализм — это такая форма биотических отношений, при которой сожительство двух видов на одной территории не влечет для них ни положительных, ни отрицательных последствий. При нейтрализме виды не связаны друг с другом непосредственно, но зависят от состояния сообщества в целом. Например, белки и лоси, обитая в одном лесу, практически не контактируют друг с другом. Однако угнетение леса длительной засухой либо оголение его при массовом размножении вредителей сказывается на каждом из этих видов, хотя и в неодинаковой степени. Отношения типа нейтрализма особенно развиты в насыщенных видами сообществах, включающих разных по экологии сочлепов. При *аменсализме* для одного из двух взаимодействующих видов последствия совместного обитания отрицательны, тогда как другой не получа-

ст от них ни вреда, ни пользы. Такая форма взаимодействия чаще встречается у растений. Например, светолюбивые травянистые виды, растущие под елью, испытывают угнетение в результате сильного затенения ее кроной, тогда как для самого дерева их соседство может быть безразличным.

Взаимосвязи этого типа также ведут к регуляции численности организмов, влияют на распределение и взаимный подбор видов.

Конкуренция

Конкуренция — это взаимоотношения, возникающие между видами со сходными экологическими требованиями. Когда такие виды обитают совместно, каждый из них находится в невыгодном положении, так как присутствие другого уменьшает возможности в овладении пищевыми ресурсами, убежищами и прочими средствами к существованию, которыми располагает местообитание. Конкуренция — единственная форма экологических отношений, отрицательно сказывающаяся на обоих взаимодействующих партнерах.

Формы конкурентного взаимодействия могут быть самыми различными: от прямой физической борьбы до мирного совместного существования. Тем не менее если два вида с одинаковыми экологическими потребностями оказываются в одном сообществе, рано или поздно один конкурент вытесняет другого. Это одно из наиболее общих экологических правил, которое получило название «закона конкурентного исключения» и было сформулировано Г. Ф. Гаузе. Несовместимость конкурирующих видов еще раньше была подчеркнута Ч. Дарвином, который считал конкуренцию одной из важнейших составных частей борьбы за существование, играющей большую роль в эволюции видов.

В опытах Г. Ф. Гаузе с культурами туфельек *Paramecium aurelia* и *P. caudatum* каждый из видов, помещенных отдельно в пробирки с санным настоем, успешно размножался, достигая определенного уровня численности. Если же оба вида со сходным характером питания помещали совместно, то первое время наблюдался рост численности каждого из них, но затем количество *P. caudatum* постепенно сокращалось и они исчезали из настоя, тогда как количество *P. aurelia* оставалось постоянным.

Победителем в конкурентной борьбе оказывается, как правило, тот вид, который в данной экологической обстановке имеет хотя бы небольшие преимущества перед другим, т. е. больше приспособлен к условиям окружающей среды. Так, в опытах Парка с лабораторными культурами мучных хрущаков выявлено, что результат конкуренции может определяться тем, при какой температуре и влажности протекает опыт. В многочисленных стаканчиках с мукой, в которые помещали по несколько экземпляров жуков двух видов (*Tribolium confusum* и *T. castaneum*) и в которых они размножались, через некоторое время оставался только один из видов. При высокой температуре и влажности муки это был

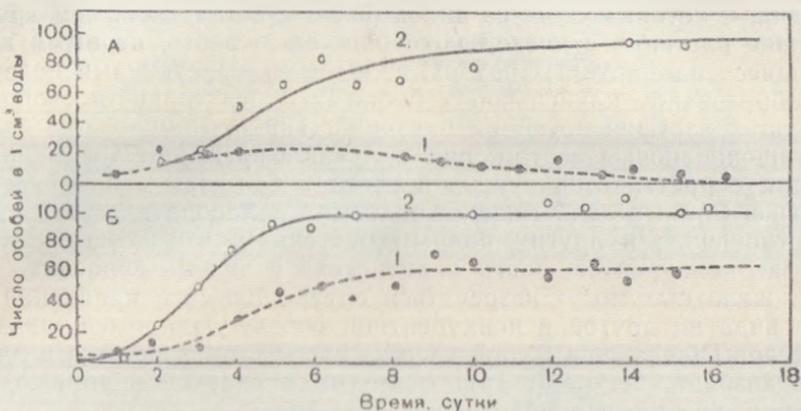


Рис. 71. Рост численности инфузорий *Paramecium caudatum* (1) и *P. aurelia* (2) (по Г. Ф. Гаузе и Ф. Дрё, 1976):
А — в смешанной культуре; Б — в отдельных культурах.

T. castaneum, при более низкой температуре и умеренной влажности — *T. confusum*.

Причины вытеснения одного вида другим могут быть различны. Поскольку экологические спектры даже близких видов никогда не совпадают полностью, при общем сходстве требований к среде виды все же чем-либо отличаются друг от друга. Даже если такие виды мирно уживаются вместе, но интенсивность размножения одного чуть больше, чем другого, то постепенное исчезновение из сообщества второго вида лишь дело времени, так как с каждым поколением все больше и больше ресурсов оказывается захваченным более конкурентоспособным партнером. Часто, однако, конкуренты активно воздействуют друг на друга.

У растений подавление конкурентов происходит в результате перехвата минеральных питательных веществ и почвенной влаги корневой системой и солнечного света — листовым аппаратом, а также в результате выделения токсичных соединений. Например, в смешанных посевах двух видов клевера *Trifolium repens* раньше образует полог листьев, но затем его затеняет *T. fragiferum*, у которого более длинные черешки. При совместном выращивании рясок *Lemma gibba* и *Spirodela polyrrhiza* численность второго вида сначала нарастает, а затем падает, хотя в чистых культурах скорость роста этого вида выше, чем первого. Преимущества *L. gibba* в данном случае в том, что в условиях загущения у него развивается аэренхима, помогающая держаться на поверхности воды. *S. polyrrhiza*, у которой нет аэренхимы, отесняется вниз и затеняется конкурентом.

Химические взаимодействия растений через продукты их обмена веществ получили название *аллелопатии*. Подобные способы влияния друг на друга свойственны и животным. В приведенных выше опытах Гаузе и Парка подавление конкурентов происходило в основном в результате накопления в среде токсичных продуктов

обмена, к которым один из видов более чувствителен, чем другой. Высшие растения с низкой потребностью в азоте, первыми появляющиеся на залежных почвах, корневыми выделениями подавляют образование клубеньков у бобовых и деятельность свободноживущих азотфиксирующих бактерий. Предотвращая тем самым обогащение почвы азотом, они получают преимущества в конкуренции с растениями, нуждающимися в большом его количестве в почве. Рогоз в зарастающих водоемах аллелопатически активен по отношению к другим водным растениям, что позволяет ему, избегая конкурентов, расти практически в чистых зарослях.

У животных могут встречаться случаи прямого нападения одного вида на другой в конкурентной борьбе. Например, личинки яйцеедов *Diachasma tryoni* и *Opius humilis*, оказавшиеся в одном яйце хозяина, вступают друг с другом в схватку и убивают соперника, прежде чем приступить к питанию.

Как и в случае любых других форм биотических связей, конкуренцию часто нелегко отделить от других типов отношений. В этом плане показательны особенности поведения экологически сходных видов муравьев.

Крупные луговые муравьи *Formica pratensis* строят насыпные гнезда и охраняют территорию вокруг них. У более мелких *F. cunicularia* гнезда небольшие, в виде земляных холмиков. Они часто селятся на периферии гнездовой территории луговых муравьев и охотятся на их кормовых участках.

При экспериментальной изоляции гнезд лугового муравья эффективность охоты *F. cunicularia* возрастает в 2—3 раза. Муравьи приносят более крупных насекомых, которые обычно являются добычей *F. pratensis*. Если изолировать гнезда *F. cunicularia*, добыча луговых муравьев не увеличивается, как следовало бы ожидать, а сокращается вдвое. Оказалось, что более подвижные и активные фуражиры *F. cunicularia* служат стимуляторами поисковой активности луговых муравьев, своеобразными разведчиками белковой пищи. Интенсивность движения фуражиров лугового муравья по дорогам в тех секторах, где есть гнезда *F. cunicularia*, в 2 раза выше, чем там, где их нет. Таким образом, перекрывание охотничьей территории и пищевой спектров позволяет рассматривать *F. cunicularia* как конкурента луговых муравьев, но повышение эффективности охоты *F. pratensis* свидетельствует о пользе пребывания *F. cunicularia* на их территории.

Экологическая ниша видов

Положение вида, которое он занимает в общей системе биоценоза, комплекс его биоценологических связей и требований к абиотическим факторам среды называют *экологической нишей* вида.

Концепция экологической ниши оказалась очень плодотворной для понимания законов совместной жизни видов. Над ее развитием работали многие экологи: Дж. Гриннелл, Ч. Элтон, Г. Хатчинсон, Ю. Одум и др.

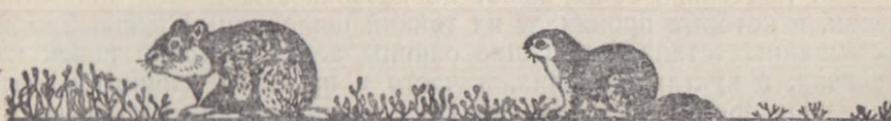


Рис. 72. Разные виды травоядных поедают траву на разной высоте в африканских саваннах (верхние ряды), в степях Евразии (нижние ряды) (по Ф. Р. Фуэнге, 1972, Б. Д. Абатурову, Г. В. Кузнецову, 1973).

Понятие «экологическая ниша» следует отличать от понятия «местообитание». В последнем случае подразумевается та часть пространства, которая заселена видом и которая обладает необходимыми абиотическими условиями для его существования. Экологическая ниша вида зависит не только от абиотических условий среды, но и в не меньшей мере от его биocenотического окруже-

ния. Характер занимаемой экологической ниши определяется как экологическими возможностями вида, так и тем, насколько эти возможности могут быть реализованы в конкретных биоценозах. Это характеристика того образа жизни, который вид может вести в данном сообществе.

Специализация вида по питанию, использованию пространства, времени активности и другим условиям характеризуется как сужение его экологической ниши, обратные процессы — как ее расширение. На расширение или сужение экологической ниши вида в сообществе большое влияние оказывают конкуренты. Правило конкурентного исключения, сформулированное Г. Ф. Гаузе для близких по экологии видов, может быть выражено таким образом, что два вида не уживаются в одной экологической нише. Выход из конкуренции достигается благодаря расхождению требований к среде, изменению образа жизни, что, другими словами, является разграничением экологических ниш видов. В этом случае они приобретают способность сосуществовать в одном биоценозе. У близкородственных видов, живущих вместе, обычно наблюдаются очень тонкие разграничения экологических ниш. Так, пасущиеся в африканских саваннах копытные по-разному используют пастбищный корм: зебры обрывают в основном верхушки трав, антилопы гну кормятся тем, что оставляют им зебры, выбирая при этом определенные виды растений, газели выщипывают самые низкие травы, а антилопы топи довольствуются высокими сухими стеблями, оставшимися после других травоядных. Такое же «разделение труда» в южноевропейских степях осуществляли когда-то дикие лошади, сурки и суслики.

В наших зимних лесах насекомоядные птицы, кормящиеся на деревьях, также избегают конкуренции друг с другом за счет разного характера поиска. Например, поползни и пищухи собирают пищу на стволах. При этом поползни стремительно обследуют дерево, быстро схватывая попадающихся на глаза насекомых или семена, оказавшиеся в крупных трещинах коры, тогда как мелкие пищухи тщательно обшаривают на поверхности ствола малейшие щелки, в которые проникает их тонкий шиловидный клюв. Зимой в смешанных стайках большие синицы ведут широкий поиск на деревьях, в кустах, напнях, а часто и на снегу; синицы-гаички обследуют преимущественно крупные ветви; длиннохвостые синицы ищут корм на концах ветвей; мелкие корольки тщательно обшаривают верхние части крон хвойных.

Муравьи существуют в природных условиях многовидовыми ассоциациями, члены которых различаются по образу жизни. В лесах Подмосковья чаще всего обнаруживается такая ассоциация видов. Доминантный вид (*Formica rufa*, *F. aquilonia* или *Lasius fuliginosus*) занимает несколько ярусов, в почве активен *L. flavus*, в подстилке леса — *Murgica rubra*, напочвенный ярус осваивают *L. niger* и *F. fusca*, деревья — *Camponotus herculeanus*. Специализация к жизни в разных ярусах отражается в жизненной форме видов. Кроме разделения в пространстве, муравьи отлича-

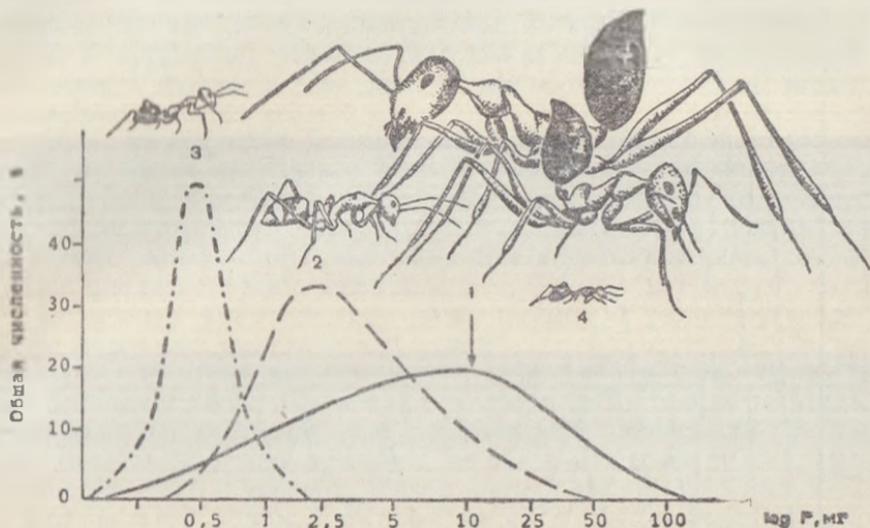


Рис. 73. Сравнительные размеры четырех видов муравьев из группы дневных зоонекрофагов в песчаной пустыне Центральных Каракумов и распределение добычи трех видов по весовым классам (по Г. М. Длусскому, 1981): 1 — средний и крупный рабочие *Cataglyphis setipes*; 2 — *C. pallida*; 3 — *Acantholepis semenovi*; 4 — *Plagiolepis pallescens*.

ются и по характеру добывания пищи, по времени суточной активности.

В пустынях наиболее развит комплекс муравьев, собирающих пищу на поверхности почвы (герпетобионтов). Среди них выделяются представители трех трофических групп: 1) дневные зоонекрофаги — активны в самое жаркое время, питаются трупами насекомых и активными днем мелкими живыми насекомыми; 2) ночные зоофаги — охотятся на малоподвижных насекомых с мягкими покровами, которые появляются на поверхности только ночью и на липяющих членистоногих; 3) карпофаги (дневные и ночные) — поедают семена растений.

Совместно могут обитать по несколько видов из одной трофической группы. Механизмы выхода из конкуренции и разграничения экологических ниш при этом следующие:

Размерная дифференциация. Например, средние веса рабочих особей трех наиболее обычных в песках Кызылкумов дневных зоонекрофагов относятся как 1 : 8 : 120. Примерно такое же соотношение весов у некрпной кошки, рыси и тигра.

Поведенческие различия заключаются в разной стратегии фуражировки. Муравьи, которые создают дороги и используют мобилизацию носильщиков для переноса в гнездо обнаруженной пищи, питаются преимущественно семенами растений, образующих куртины. Муравьи, фуражиры которых работают как одиочные сборщики, собирают в основном семена растений, распределенных дисперсно.

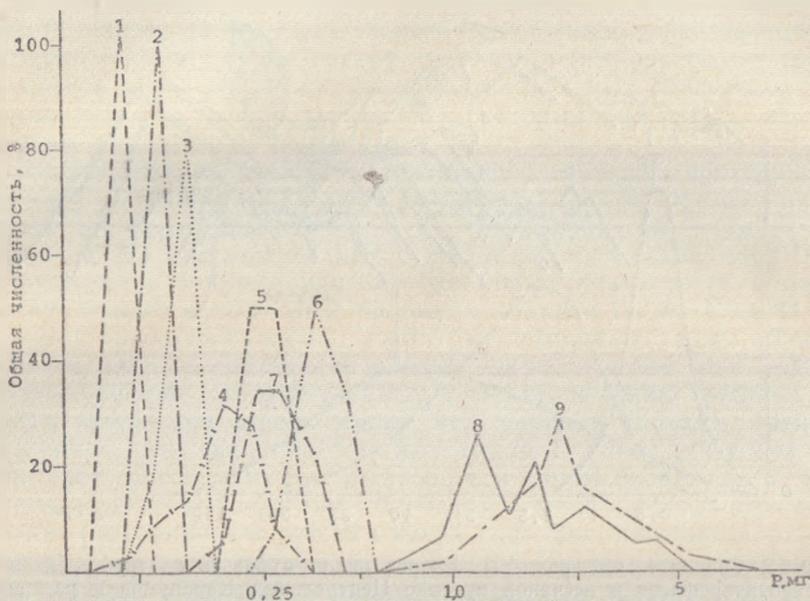


Рис. 74. Частотное распределение по весовым классам фуражиров разных видов муравьев-капрофагов, обитающих совместно в подгорных степях Узбекистана (по Г. М. Длускому, 1981).

Пространственная дифференциация. В пределах одного яруса сбор пищи разными видами может быть приурочен к разным участкам, например на открытых местах или под кустиками полыни, на песчаных или глинистых площадках и т. д.

Различия во времени активности относятся преимущественно ко времени суток, но у некоторых видов отмечены несовпадения активности и по сезонам года (преимущественно весенняя или осенняя активность).

Экологические ниши видов изменчивы в пространстве и во времени. Они могут быть резко разграничены в индивидуальном развитии в зависимости от стадии онтогенеза, как, например, у гусениц и имаго чешуекрылых, личинок и жуков майского хруща, головастиков и взрослых лягушек. В этом случае меняется и среда обитания, и все биоценотическое окружение. У других видов экологические ниши, занимаемые молодыми и взрослыми формами, более близки, но тем не менее между ними всегда имеются различия. Так, взрослые окуни и их мальки, живущие в одном и том же озере, используют для своего существования разные энергетические источники и входят в разные цепи питания. Мальки живут за счет мелкого планктона, взрослые — типичные хищники.

Ослабление межвидовой конкуренции приводит к расширению экологической ниши вида. На океанических островах с бедной фауной ряд птиц по сравнению с их сородичами на материке заселяет более разнообразные местообитания и расширяет спектр

кормов, так как не сталкивается при этом с конкурирующими видами. У островных обитателей отмечается даже повышенная изменчивость формы клюва как показатель расширения характера кормовых связей.

Если межвидовая конкуренция сужает экологическую нишу вида, не давая проявиться всем его потенциалам, то внутривидовая конкуренция, наоборот, способствует расширению экологических ниш. При возросшей численности вида начинается использование дополнительных кормов, освоение новых местообитаний, появление новых биоценологических связей.

Концепция экологической ниши связана с решением ряда непосредственных практических задач.

Самая жесткая конкуренция с непредвиденными последствиями возникает, если мы вводим в сообщества новых животных и растения, не учитывая уже сложившихся отношений. И напротив, если интродуцируемый вид не встречает конкурентов, он приживается легко и успешно. Таков пример акклиматизации ондатры в Европе и в Сибири, где практически не было грызунов со сходным образом жизни.

Все перечисленные типы биоценологических связей, выделяемые по критерию пользы или вреда взаимных контактов для отдельных партнеров, характерны не только для межвидовых, но и для внутривидовых отношений. Однако проявления их внутри вида либо развиты в иной степени, чем между разными видами, либо имеют некоторую специфику. Так, например, отношения типа хищник — жертва, паразит — хозяин у представителей одного и того же вида встречаются в природе сравнительно редко. Каннибализм, т. е. поедание себе подобных, наиболее развит у хищных рыб — щук, окуней, корюшки, трески, наваги и др. В условиях обостренной конкуренции за пищу или воду каннибализм проявляется иногда и у нехищных животных. Например, личинки майского жука, помещенные в сухую почву, могут поедать друг друга. Паразитирование на себе подобных встречается еще реже и характеризует в основном отношения полов. У сидячих боннелий, относящихся к родственной кольцецам группе эхиурид, карликовый самец паразитирует на относительно крупной, самостоятельно питающейся самке. Подобные отношения характерны и для некоторых глубоко водных рыб-удильщиков. Самки несут на себе значительно более мелких самцов, которые прирастают ртом к их телу и питаются как паразиты. Такой внутривидовой паразитизм имеет приспособительное значение: наличие «карманных» самцов снимает необходимость затраты энергии на встречу полов, а при малой величине самца снижает конкуренцию из-за пищи в условиях общего недостатка кормов на больших глубинах.

Мутуалистические и конкурентные отношения представляют собой основную сущность внутривидовых связей. Изучение роли этих взаимоотношений в пределах вида, многообразия и специфики их форм является предметом специального раздела синэкологии — *экологии популяций*.

Современная теория динамики численности популяций рассматривает колебания численности популяции как авторегулируемый процесс. Выделяют две принципиально разные стороны популяционной динамики: модификацию и регуляцию. Для любой популяции организмов в конкретных условиях свойствен определенный средний уровень численности, вокруг которого происходят колебания. Отклонения от этого среднего уровня имеют разный размах, но в норме после каждого отклонения численность популяции начинает изменяться с обратным знаком. *Модификация* — это случайные отклонения численности, возникающие в результате действия самых разнообразных факторов, не связанных с плотностью популяции. *Регуляция* — это возврат популяции после отклонения к исходному состоянию, который совершается под влиянием совсем иных факторов, сила действия которых определяется плотностью популяции.

Модифицирующие факторы, вызывая изменение численности популяций, сами не испытывают влияния этих изменений. Действие их, таким образом, одностороннее. К факторам, модифицирующим численность популяций, относятся все абиотические воздействия на сами организмы, качество и количество их корма, активность врагов и т. п. Благоприятная погодная обстановка может послужить причиной массовой вспышки размножения вида и перенаселения занимаемой им территории, как, например, в случае стадных саранчовых. Отрицательное воздействие модифицирующих факторов, наоборот, снижает численность популяции иногда до полного ее исчезновения.

Регулирующие факторы не просто изменяют численность популяции, а сглаживают ее колебания, приводя после очередного отклонения от оптимума к прежнему уровню. Это происходит потому, что эффект их воздействия тем сильнее, чем выше плотность популяции.

В качестве регулирующих сил выступают межвидовые и внутривидовые отношения организмов. Разные типы этих отношений определяют быстроту ответных реакций на изменения численности популяций. В связи с этим среди факторов популяционной динамики выделяют инерционные и безынерционные регуляторные механизмы.

Инерционные механизмы зависят главным образом от плотности предыдущих поколений, безынерционные — от плотности текущих поколений. Например, функциональная реакция хищников — безынерционный механизм воздействия на популяцию жертв, так как количество пойманных жертв увеличивается сразу вслед за ростом их численности. Количественная же реакция, связанная с увеличением численности самих хищников, всегда запаздывает, так как для миграции или размножения их пужно обычно значительное время. Часто поэтому естественные враги сильно размножаются уже тогда, когда численность их жертв по каким-то причинам пошла на убыль. В динамике численности насекомых,



Рис. 75. Пороги и зоны активности основных механизмов регуляции численности насекомых (по Г. А. Викторову, 1967).

например, наибольшую инерционность имеет деятельность энтомофагов, особенно тех, у кого время генерации больше, чем у жертвы. Менее инерционны болезнетворные микроорганизмы. При высокой плотности популяций насекомых эпизоотии могут «вспыхивать» очень быстро. При этом играет роль и скученность насекомых, и их ослабленность в результате начинающегося недостатка корма.

Внутрипопуляционные регуляторные механизмы тоже отличаются по степени инерционности. Конкуренция, каннибализм, изменение плодовитости, миграции достигают эффекта в одном поколении и мало зависят от плотности предыдущих. Такие же явления, как диапауза, изменение возрастного состава и соотношения полов, усиление полиморфизма, сказываются на численности не текущего, а следующих поколений. Здесь также проявляется эффект запаздывания. К этой же группе относятся механизмы сигнального действия роста плотности популяции, которое влечет за собой изменения физиологического состояния и поведения животных еще до проявления острых конкурентных отношений, такие, как фазовость насекомых, стресс у млекопитающих и др.

Ограничение возможных колебаний численности популяций имеет большое значение не только для их собственного процветания, но и для устойчивого существования сообществ. Успешное сожительство организмов разных видов возможно только при их определенных количественных отношениях. Естественным отбором закреплены поэтому самые разнообразные заслоны на пути катастрофического увеличения численности популяций, регуляторные механизмы имеют множественный характер. Г. А. Викторов

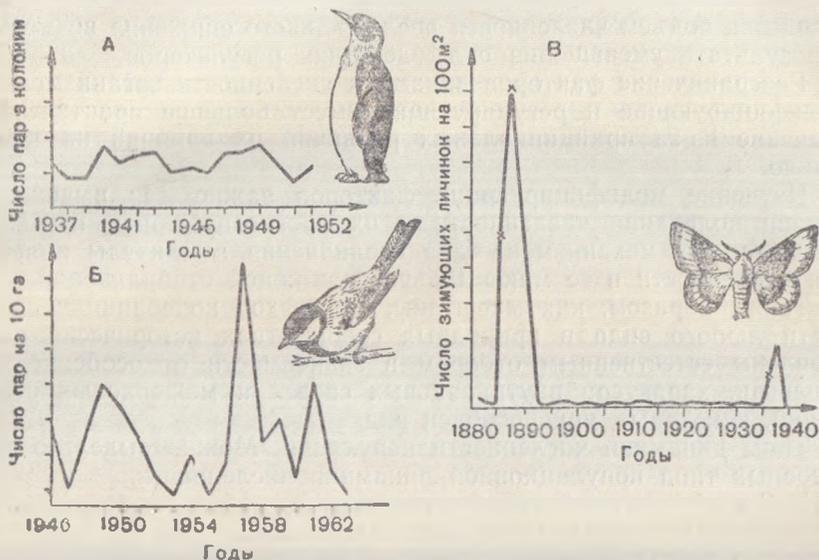


Рис. 76. Основные типы динамики популяций (по М. Уильямсону, 1975).
Колебания численности отдельных популяций:

А — пингвина великолепного; Б — большой синицы; В — зимующих гусениц соснового шелкопряда.

тельностью жизни, высокой плодовитостью, быстрым оборотом генераций. Он свойствен, например, некоторым насекомым (саранчовые, вредители леса — усачи, короеды, ряд чешуекрылых и пилильщиков и др.), среди млекопитающих отмечен у многих видов мышевидных грызунов.

Тип динамики численности — скорее популяционная, но не видовая характеристика. Популяции одних и тех же видов в различных условиях могут характеризоваться разным ходом динамики численности. Это объясняется преимущественно тем, что среди регуляторных механизмов большую роль играют межвидовые взаимосвязи, которые в пределах ареала вида могут быть разной степени напряженности. Так, многие виды, которые в природных условиях сдерживались врагами, проявляют склонность к вспышкам массового размножения в садах и на полях, где ослаблен биологический контроль.

Механизмы динамики численности. Типы популяционной динамики численности наиболее хорошо изучены у лесных насекомых, на примере которых выявляется большое многообразие конкретных связей и особенностей видов, влияющих на плотность их популяций.

В лесных сообществах преобладают виды со стабильным ходом популяционной динамики. Они питаются практически за счет всех частей деревьев (стволы, корни, побеги, листья, почки, плоды, семена), однако при этом не оказывают губительного воздействия на растения. Как правило, такие индифферентные виды отличаются низкой миграционной активностью, ведут оседлый образ

жизни. Комплекс их паразитов включает обычно несколько сильно специализированных видов, эффективно поражающих популяцию хозяина.

Флюктуирующий тип динамики численности свойствен многим ксилофагам (потребителям коры и древесины): усачам, златкам, короедам. Для них характерно совместное заселение кормовых объектов — ослабление деревьев. Это позволяет быстро снизить устойчивость дерева, но в то же время совместное обитание ксилофагов обостряет конкурентные отношения между ними, что действует как безынерционный механизм регуляции численности.

Для короедов, поселяющихся первыми на ослабленных деревьях, при избыточном запасе питательных веществ (растворимых углеводов и крахмала), развитие лимитируется воздействием защитных реакций дерева, таких, например, как смолывыделение у хвойных. Кроме того, еще отсутствуют симбиотические микроорганизмы. Соппротивление еще жизнеспособных деревьев может быть сломлено при концентрированном нападении и избыточно высокой плотности вредителя. Другой предел пригодности дерева для короедов — полное отмирание и разрушение луба. Между двумя указанными состояниями дерева для короедов создается оптимум кормовых условий, отмечается максимальная выживаемость всех фаз развития и наиболее высокие коэффициенты размножения.

Относительную роль различных регуляторных механизмов, определяющих флюктуирующий ход численности лесных насекомых, можно проследить на примере большого листовенного короеда — *Ips subelongatus*. Этот вредитель листовенницы и частично других пород широко распространен по всей таежной зоне.

Жуки нападают на физиологически ослабленные живые листовенницы, у которых отсутствует активное защитное смолывыделение. Внедряясь под кору, самцы продуцируют запаховые вещества — феромоны, привлекающие других особей, чем обеспечивается массовость заселения подходящего дерева и его дальнейшее ослабление. Феромоны играют также роль химических регуляторов внутривидовых отношений — распределения короедов по стволу, своего рода «меткой» территории отдельных гнезд. Жуки, не нашедшие места на данном дереве, переселяются на другие. В дальнейшем внутривидовая конкуренция регулируется самками, которые в зависимости от плотности поселения изменяют длину маточных ходов и количество откладываемых яиц. При возрастающем недостатке площади часть самцов и самок мигрирует на другие объекты. Личинка короеда за период развития потребляет 0,78 см² луба. Если «кормовые площадки» личинок при высокой плотности поселения становятся меньше этого предела, среди них увеличивается смертность. Таким образом, внутривидовая конкуренция регулирует заселенность дерева на всех фазах жизни вредителя: на стадии взрослых жуков она ведет к усилению миграций, на стадии личинок — к гибели части популяции. Показатели размножения остаются высокими на всех этапах флюктуации численности популяции.

Естественных врагов данного вредителя можно разделить на пять групп по особенностям их взаимодействия с короедом. 1. Враги, действующие в период лёта короедов: птицы (синицы, дятлы и др.), ктыри, муравьи. Они уничтожают часть популяции, но одновременно и энтомофагов короеда, т. е. других его естественных врагов. Их регуляторная деятельность поэтому слабо эффективна. 2. Хищные насекомые, уничтожающие короеда на всех фазах развития под корой (ряд пестрянок, чернотелок, карапузиков, хищных мух и клопов). При низкой и средней плотности вредителя хищники сдерживают рост его численности, при высокой же плотности короедов — способствуют повышению выживаемости их вследствие ослабления внутривидовой конкуренции. 3. Паразиты, заражающие только личинок короедов, — бракониды, хальциды. На регуляцию численности воздействуют слабо, так как пораженные личинки погибают лишь в конце жизни и общая смертность их от паразитов составляет несколько процентов. 4. Паразиты, заражающие взрослых жуков, — нематоды, некоторые перепончатокрылые. Их влияние проявляется в снижении плодовитости и сокращении продолжительности жизни жуков, регулирующий эффект в целом невысок. 5. Бактериальные и грибные заболевания. Эпизоотии среди короедов возникают лишь при резком ухудшении условий, когда действуют более мощные механизмы снижения численности.

Таким образом, в межвидовых отношениях короедов более или менее значительную роль в регуляции их численности имеют лишь хищные насекомые при относительно невысокой численности вредителя.

Способность к вспышкам массового размножения свойственна относительно немногим видам лесных насекомых. В сибирской тайге у скрытоживущих видов взрывной тип динамики численности характерен для алтайского листовенничного усача, большого черного хвойного усача, листовенничной почковой галлицы и некоторых других. Среди открытоживущих листогрызущих насекомых способность давать вспышки массового размножения свойственна лишь некоторым видам чешуекрылых и перепончатокрылых (пильщикам, ткачам). Отличительные черты экологии таких видов: высокая выживаемость в сильно изменчивой среде благодаря специальным адаптациям, высокой миграционной активности, высокой и изменчивой плодовитости. У открытоживущих видов часто выявляется эффект группы и фазовая изменчивость.

Один из опаснейших вредителей хвойных пород — сибирский шелкопряд *Dendrolimus sibiricus*, распространенный от Урала до Тихого океана. Этот вид обладает следующими внутривидовыми механизмами регуляции численности.

В очагах сибирского шелкопряда по фазам вспышки существенно изменяется соотношение полов. Доля самок варьирует от 32 до 76%. При нарастании вспышки доминируют самки, при затухании — самцы. В переуплотненных популяциях повышается смертность самок на всех фазах развития, а также отмечается их

более высокая миграционная активность из очагов размножения. В фазе максимума численности на периферии очага доля самок составляет до 73%, а в центре — 44%.

У сибирского шелкопряда, как и у других видов с вспышками массового размножения, плодовитость изменяется в широких пределах. Этот показатель сильно зависит от плотности популяции. При низкой и сверхвысокой численности плодовитость самок снижается почти втрое. Наиболее высокая плодовитость наблюдается в фазе нарастания численности (свыше 300 яиц на самку), а затем закономерно снижается под влиянием конкуренции и недостатка корма в переуплотненных очагах. Изменение соотношения полов и плодовитости можно рассматривать как безынерционные или слабоинерционные механизмы регуляции численности. Их действие проявляется в течение жизни одного поколения.

Миграционная активность сибирского шелкопряда — также эффективный внутривидовой механизм регуляции численности. У этого вида отмечены разные типы массовых перемещений. В период низкой численности пульсирующие миграции перераспределяют вредителя на площади лесных массивов, в результате чего формируются резервации — места сохранения вида. В основном это перестойные пихтовые леса на плакорах или склонах южной экспозиции. В начальной фазе вспышки происходит стягивание вредителя с больших территорий на ограниченный участок леса с наиболее благоприятными условиями (конденсирующие миграции). К концу фазы нарастания численности начинается вылет бабочек из первичных очагов, где к этому времени плотность популяции достигает критических величин. На фазе максимума численности происходят массовые выселения бабочек и их перемещение воздушными потоками на расстояния до 100 км. Среди мигрантов преобладают самки с запасом зрелых яиц. В редких случаях отмечаются активные массовые миграции бабочек. При затухании очагов сибирского шелкопряда развиваются дисперсионные миграции — рассеивание популяции из очагов размножения в окружающие лесные массивы.

Для сибирского шелкопряда известен также эффект группы — положительное влияние оптимальной плотности, которое проявляется в основном у гусениц I—III возрастов и выражается в ускорении их развития более чем в 2 раза. В регуляцию хода численности вредителя вносит вклад также гетероцикличность — наличие особей с одно- и двухлетним циклом в зависимости от плотности популяции.

Повышение плотности очага сильно ускоряет метаболические процессы у членов популяции, что выражается как в ускорении сроков развития, так и в изменении поведения и внешнего вида бабочек и гусениц — появляются особи с темной окраской. В разных фазах цикла массового размножения количество темных бабочек в лесах Средней Сибири изменяется от 10 до 80%.

Среди естественных врагов сибирского шелкопряда отмечено более 60 видов. Однако, несмотря на разнообразие, энтомофаги

не могут постоянно держать под контролем численность вредителя из-за высокой инерционности их количественной реакции. Усложняющий фактор — высокая активность сверхпаразитов. Многие энтомофаги сибирского шелкопряда гораздо менее устойчивы к факторам абиотической среды. Например, один из эффективных паразитов яйцеед-теленос в массе гибнет в холодные зимы. Вот почему вспышки размножения сибирского шелкопряда часто возникают после холодных малоснежных зим.

При низкой численности сибирского шелкопряда в резервациях за счет естественных врагов-энтомофагов гибнет до 95% яиц, 40% гусениц и 70% куколок. Основными регуляторами при этом являются яйцеед-теленос и тахина-мазигера. Общие показатели смертности в популяциях достигают более 99%. Это свидетельствует о высоких возможностях вредителя переходить к вспышке. Быстрый рост численности может быть обеспечен даже небольшим (5—10%) увеличением выживаемости. На фазе нарастания численности поражаемость от энтомофагов падает (яйца — до 50%, гусеницы — до 11%, куколки — до 23). Энтомофаги «не успевают» сдерживать растущую популяцию вредителя. В период кульминации вспышки пресс энтомофагов на популяцию шелкопряда усиливается и достигает наибольшего выражения в период разреживания и депрессии численности, когда естественные враги полностью уничтожают избыток особей.

Таким образом, при массовых вспышках размножения лесные насекомые-вредители выходят из-под межвидового контроля и их возврат к стабильной численности происходит в основном в результате внутрипопуляционных регулирующих механизмов, которые наиболее эффективно действуют лишь при очень высоких уровнях плотности, губительной для лесного насаждения.

Понимание и учет всех этих факторов, определяющих динамику численности лесных вредителей, совершенно необходимы для принятия действенной системы мер борьбы с ними и профилактики вспышек, для определения необходимости, сроков, доз и форм применения средств, сдерживающих массовое размножение. С экологической точки зрения задача заключается в удержании популяции в зоне депрессии численности.

Понимание механизмов, определяющих движение численности популяций, дает в руки ключ управления ими. Однако эта задача не может решаться трафаретно для разных видов. Во всех случаях необходимо детальное знание экологических особенностей конкретного вида и условий его биотического окружения, а также характер взаимодействия модифицирующих факторов среды.

ЭКОСИСТЕМЫ

ПОНЯТИЕ ОБ ЭКОСИСТЕМАХ. УЧЕНИЕ О БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Сообщества организмов связаны с неорганической средой теснейшими материально-энергетическими связями. Растения могут существовать только за счет постоянного поступления в них угле-

кислого газа, воды, кислорода, минеральных солей. Гетеротрофы живут за счет автотрофов, но нуждаются в поступлении таких неорганических соединений, как кислород и вода. В любом конкретном местообитании запасов неорганических соединений, необходимых для поддержания жизнедеятельности населяющих его организмов, хватило бы ненадолго, если бы эти запасы не возобновлялись. Возврат биогенных элементов в среду происходит как в течение жизни организмов (в результате дыхания, экскреции, дефекации), так и после их смерти, в результате разложения трупов и растительных остатков. Таким образом сообщество образует с неорганической средой определенную систему, в которой поток атомов, вызываемый жизнедеятельностью организмов, имеет тенденцию замыкаться в круговорот.

Понятие об экосистемах. Любую совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может осуществляться круговорот веществ, называют *экосистемой*. Термин был предложен в 1935 г. английским экологом А. Тенсли, который подчеркивал, что при таком подходе неорганические и органические факторы выступают как равноправные компоненты и мы не можем отделить организмы от конкретной окружающей их среды. А. Тенсли рассматривал экосистемы как основные единицы природы на поверхности Земли, хотя они и не имеют определенного объема и могут охватывать пространство любой протяженности.

Для поддержания круговорота веществ в системе необходимо наличие запаса неорганических молекул в усвояемой форме и трех функционально различных экологических групп организмов: продуцентов, консументов и редуцентов.

Продуцентами выступают автотрофные организмы, способные строить свои тела за счет неорганических соединений. *Консументы* — это гетеротрофные организмы, потребляющие органическое вещество продуцентов или других консументов и трансформирующие его в новые формы. *Редуценты* живут за счет мертвого органического вещества, переводя его вновь в неорганические соединения. Классификация эта относительная, так как и консументы, и сами продуценты выступают частично в роли редуцентов, в течение жизни выделяя в окружающую среду минеральные продукты обмена веществ.

В принципе круговорот атомов может поддерживаться в системе и без промежуточного звена — консументов, за счет деятельности двух других групп. Однако такие экосистемы встречаются скорее как исключения, например на тех участках, где функционируют сообщества, сформированные только из микроорганизмов. Роль консументов выполняют в природе в основном животные, их деятельность по поддержанию и ускорению циклической миграции атомов в экосистемах сложна и многообразна.

Масштабы экосистемы в природе чрезвычайно различны. Неподобна также степень замкнутости поддерживаемых в них круговоротов вещества, т. е. многократность вовлечения одних и тех же атомов в циклы. В качестве отдельных экосистем можно

рассматривать, например, и подушку лишайников на стволе дерева, и разрушающийся пень с его населением, и небольшой временный водоем, луг, лес, степь, пустыню, весь океан и, наконец, всю поверхность Земли, занятую жизнью.

В подушке лишайников мы найдем все необходимые компоненты экосистемы. Продуценты — симбиотические водоросли, осуществляющие фотосинтез. В качестве консументов выступают некоторые мелкие членистоногие, питающиеся живыми тканями лишайника, а также грибные гифы, по существу паразитирующие на клетках водорослей. И гифы грибов, и большинство микроскопических животных, обитающих в лишайниковых подушках (клещи, коллемболы, нематоды, коловратки, простейшие), выступают и в роли редуцентов. Грибные гифы живут не только за счет живых, но и за счет погибших клеток водорослей, а мелкие животные-сапрофаги перерабатывают отмершие слоевища, в разрушении которых им помогают многочисленные микроорганизмы. Степень замкнутости круговорота в такой системе очень невелика: значительная часть продуктов распада выносится за пределы лишайника — вымывается дождевыми водами, оседает вниз со ствола. Кроме того, часть животных мигрирует в другие местообитания. Тем не менее часть атомов успевает пройти несколько циклов, включаясь в тела живых организмов и освобождаясь из них, прежде чем покинет данную экосистему.

В некоторых типах экосистем вынос вещества за их пределы настолько велик, что их стабильность поддерживается в основном за счет притока такого же количества вещества извне, тогда как внутренний круговорот малоэффективен. Таковы проточные водоемы, реки, ручьи, участки на крутых склонах гор. Другие экосистемы имеют значительно более полный круговорот веществ и относительно автономны (леса, луга, степи на плакорных участках, озера и т. п.). Однако ни одна, даже самая крупная, экосистема Земли не имеет полностью замкнутого круговорота. Материки интенсивно обмениваются веществом с океанами, причем большую роль в этих процессах играет атмосфера, и вся наша планета часть материи получает из космического пространства, а часть отдает в космос.

В соответствии с иерархией сообществ жизнь на Земле проявляется и в иерархичности соответствующих экосистем. Экосистемная организация жизни является одним из необходимых условий ее существования. Запасы биогенных элементов, из которых строят тела живые организмы, на Земле в целом и на каждом конкретном участке на ее поверхности небезграничны. Лишь система круговоротов могла придать этим запасам свойство бесконечности, необходимое для продолжения жизни. Поддерживать и осуществлять круговорот могут только функционально различные группы организмов. Таким образом, функционально-экологическое разнообразие живых существ и организация потока извлекаемых из окружающей среды веществ в циклы — древнейшее свойство жизни.

Учение о биогеоценозах. Параллельно с развитием концепции экосистем успешно развивается учение о биогеоценозах, автором которого был академик В. Н. Сукачев (1942). «Экосистема» и «биогеоценоз» — близкие по сути понятия, но если первое из них приложимо для обозначения систем, обеспечивающих круговорот любого ранга, то «биогеоценоз» — понятие территориальное, относимое к таким участкам суши, которые заняты определенными единицами растительного покрова — фитоценозами. Наука о биогеоценозах — *биогеоценология* — выросла из геоботаники и направлена на изучение функционирования экосистем в конкретных условиях ландшафта в зависимости от свойств почвы, рельефа, характера окружения биогеоценоза и составляющих его первичных компонентов — горной породы, животных, растений, микроорганизмов.

Биогеоценология рассматривает поверхность Земли как сеть соседствующих биогеоценозов, связанных между собой через миграцию веществ, но тем не менее, хотя и в разной степени, автономных и специфичных по своим круговоротам. Конкретные свойства участка, занятого биогеоценозом, придают ему своеобразие, выделяя из других, исходных по типу.

Обе концепции — экосистем и биогеоценозов — дополняют и обогащают друг друга, позволяя рассматривать функциональные связи сообществ и окружающей их неорганической среды в разных аспектах и с разных точек зрения.

ПОТОК ЭНЕРГИИ

Поддержание жизнедеятельности организмов и круговорот вещества в экосистемах возможны только за счет постоянного притока энергии. В конечном итоге вся жизнь на Земле существует за счет энергии солнечного излучения, которая переводится фотосинтезирующими организмами в химические связи органических соединений. Гетеротрофы получают энергию с пищей. Все живые существа являются объектами питания других, т. е. связаны между собой энергетическими отношениями. Пищевые связи в сообществах — это механизмы передачи энергии от одного организма к другому. В каждом сообществе трофические связи переплетены в сложную сеть. Организмы любого вида являются потенциальной пищей многих других видов. Врагами тлей, например, служат личинки и жуки божьих коровок, личинки мух-сирфид, пауки, пасекомоядные птицы и многие другие. За счет дубов в широколиственных лесах могут жить несколько сотен форм различных членистоногих, фитонематод, паразитических грибков и т. п. Хищники обычно легко переключаются с одного вида жертв на другой, а многие, кроме животной пищи, способны потреблять в некотором количестве и растительную. Таким образом, трофические сети в биоценозах очень сложные и создается впечатление, что энергия, поступившая в них, может долго мигрировать от одного организма к другому.

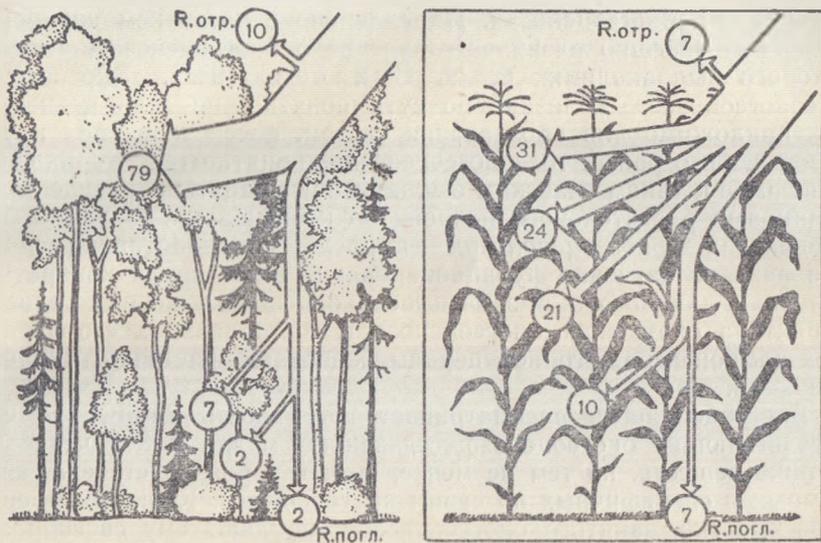


Рис. 77. Распределение радиации (в кружочках — %) в бореальном смешанном лесу и в посевах кукурузы (по В. Лархеру, 1978):

$R_{отр}$ — радиация, отраженная от поверхности насаждения; $R_{погл}$ — радиация, поглощенная почвой.

На самом деле путь каждой конкретной порции энергии, накопленной зелеными растениями, короток. Она может передаваться не более чем через 4—6 звеньев ряда, состоящего из последовательно питающихся друг другом организмов. Такие ряды, в которых можно проследить пути расходования изначальной дозы энергии, называют *цепями питания*.

Место каждого звена в цепи питания называют *трофическим уровнем*. Первый трофический уровень — это всегда продуценты, создатели органической массы; растительноядные консументы относятся ко второму трофическому уровню; плотоядные, живущие за счет растительноядных форм, — к третьему; потребляющие других плотоядных — соответственно к четвертому и т. д. Таким образом, различают консументов первого, второго и третьего порядков, занимающих разные уровни в цепях питания. Естественно, что основную роль при этом играет пищевая специализация консументов. Виды с широким спектром питания могут включаться в пищевые цепи на разных трофических уровнях. Так, например, человек, в рацион которого входит как растительная пища, так и мясо травоядных и плотоядных животных, выступает в разных пищевых цепях в качестве консумента первого, второго и третьего порядков. Виды, специализированные на растительной пище, например тли, зайцеобразные, копытные, всегда являются вторым звеном в цепях питания.

Энергетический баланс консументов складывается следующим образом. Поглощенная пища обычно усваивается не полностью.

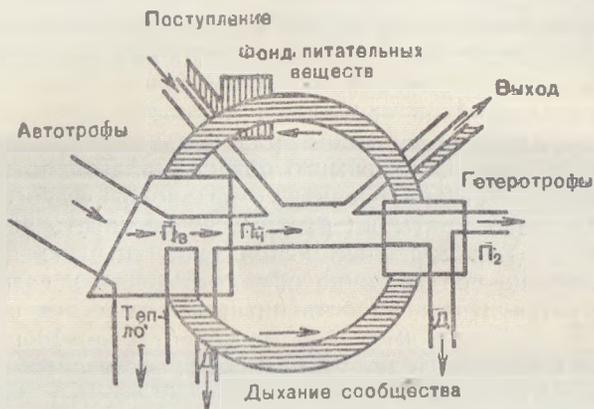


Рис. 78. Схема биогеохимического круговорота на фоне потока энергии (по Ю. Одуму, 1975):

P_n — валовая продукция; P_c — чистая продукция; P_2 — вторичная продукция; D — траты энергии на обмен веществ (траты на дыхание). Заштрихованная часть рисунка — круговорот веществ.

Неусвоенная часть вновь возвращается во внешнюю среду (в виде экскрементов) и в дальнейшем может быть вовлечена в другие цепи питания. Процент усвояемости зависит от состава пищи и набора пищеварительных ферментов организма. У животных усвояемость пищевых материалов варьирует от 12—20% (некоторые сапрофаги) до 75% и более (плотоядные виды). Ассимилированная организмом пища вместе с запасом в ней энергии расходуется двояким образом. Большая часть энергии используется на поддержание рабочих процессов в клетках, а продукты расщепления подлежат удалению из организма в составе экскрементов (мочи, пота, выделений различных желез) и углекислого газа, образующегося при дыхании. Энергетические затраты на поддержание всех метаболических процессов условно называют *тратой на дыхание*, так как общие их масштабы можно оценить, учитывая выделение CO_2 организмом. Меньшая часть усвоенной пищи трансформируется в ткани самого организма, т. е. идет на рост или откладывание запасных питательных веществ, увеличение массы тела.

Эти отношения сокращенно можно выразить формулой:

$$P = П + Д + Н,$$

где P — рацион консумента, т. е. количество пищи, съедаемой им за определенный период времени, $П$ — продукция, т. е. траты на рост, $Д$ — траты на дыхание, т. е. поддержание обмена веществ за тот же период, и $Н$ — энергия неусвоенной пищи, выделенной в виде экскрементов.

Передача энергии в химических реакциях в организме происходит согласно второму закону термодинамики, с потерей части

се в виде тепла. Особенно велики эти потери при работе мышечных клеток животных, КПД которых очень низок. В конечном итоге вся энергия, использованная на метаболизм, переходит в тепловую и рассеивается в окружающем пространстве.

Траты на дыхание во много раз больше энергетических затрат на увеличение массы самого организма. Конкретные соотношения зависят от стадии развития и физиологического состояния особей. У молодых траты на рост могут достигать значительных величин, тогда как взрослые используют энергию пищи почти исключительно на поддержание обмена веществ и созревание половых продуктов. Интенсивность питания снижается с возрастом. Так, ежесуточный рацион карпов массой от 5 до 15 г составляет почти $\frac{1}{4}$ от массы их тела, у более крупных особей — от 150 до 450 г — всего $\frac{1}{10}$, а у рыб массой 500—800 г — $\frac{1}{16}$.

Коэффициент использования потребленной пищи на рост (К) рассчитывают как отношение этих двух величин:

$$K = \frac{П}{Р},$$

где П — траты на рост, Р — количество пищи, съеденной за тот же период.

Двупарноногие многопозжки кивсяки в период роста, который продолжается до трех лет, тратят на рост от 6 до 25% съеденной пищи при усвояемости в среднем 30%. В последующем их масса стабилизируется. Кивсяки живут до 12 лет. В умеренном поясе они активны 4—5 месяцев в году. Особь, масса которой во взрослом состоянии 0,5 г, за свою жизнь потребляет 250—300 г опата (80—90 г абсолютно сухой массы). Так как кивсяки многократно линяют, часть усвоенной энергии идет на восстановление покровов. Таким образом, отношение съеденного в течение жизни корма к массе взрослого животного составляет 500—600:1.

У такого гетеротермного животного, как малый суслик, который активен всего 2—2,5 месяца в году, это соотношение всего около 150:1. Средний рацион суслика 30 г сухой массы растений (или в среднем 100 г сырой) при массе зверька 200 г и продолжительности жизни 4 года. Постоянно активным в течение года рыжим полевым нужно гораздо больше энергии для поддержания жизнедеятельности. Взрослые зверьки массой 20 г съедают в среднем до 4 г сухого корма в день. При продолжительности жизни примерно в 24 месяца затраты кормов на жизнь одной особи составляет примерно 30 кг в сырой массе, что приблизительно в 1500 раз больше массы взрослого животного.

Таким образом, основная часть потребляемой с пищей энергии идет у животных на поддержание их жизнедеятельности и лишь сравнительно небольшая — на построение тела, рост и размножение. Иными словами, большая часть энергии при переходе из одного звена пищевой цепи в другое теряется, так как к следующему потребителю может поступить лишь та энергия, которая заключается в массе поедаемого организма. По грубым подсчетам,

эти потери составляют около 90% при каждом акте передачи энергии через трофическую цепь. Следовательно, если калорийность растительного организма 1000 Дж, при полном поедании его травоядным животным в теле последнего останется из этой порции всего 100, в теле хищника — лишь 10 Дж, а если этот хищник будет съеден другим, то на его долю придется только 1 Дж, т. е. 0,1%.

Таким образом, запас энергии, накопленный зелеными растениями, в цепях питания стремительно иссякает. Поэтому пищевая цепь включает обычно всего 4—5 звеньев. Потерянная в цепях питания энергия может быть восполнена только поступлением новых ее порций. Поэтому в экосистемах не может быть круговорота энергии, аналогичного круговороту веществ. Экосистема функционирует только за счет направленного потока энергии, постоянного поступления ее извне в виде солнечного излучения или готовых запасов органического вещества.

Трофические цепи, которые начинаются с фотосинтезирующих организмов, называют *цепями выедания* (или *пастбищными*, или *цепями потребления*), а цепи, которые начинаются с отмерших остатков растений, трупов и экскрементов животных, — *детритными цепями разложения*. Таким образом, поток энергии, входящий в экосистему, разбивается далее как бы на два основных русла, поступая к консументам через живые ткани растений или запасы мертвого органического вещества, источником которого также является фотосинтез.

В разных типах экосистем мощность потоков энергии через цепи выедания и разложения различна: в водных сообществах большая часть энергии, фиксированной одноклеточными водорослями, поступает к питающимся фитопланктоном животным и далее — к хищникам и значительно меньшая включается в цепи разложения. В большинстве экосистем суши противоположное соотношение: в лесах, например, более 90% ежегодного прироста растительной массы поступает через опад в детритные цепи.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЭКОСИСТЕМ

Первичная и вторичная продукция. Скорость, с которой продуценты экосистемы фиксируют солнечную энергию в химических связях синтезируемого органического вещества, определяет продуктивность сообществ. Органическую массу, создаваемую растениями за единицу времени, называют *первичной продукцией сообщества*. Продукцию выражают количественно в сырой или сухой массе растений либо в энергетических единицах — эквивалентном числе джоулей.

Валовая первичная продукция — количество вещества, создаваемого растениями за единицу времени при данной скорости фотосинтеза. Часть этой продукции идет на поддержание жизнедеятельности самих растений (траты на дыхание). Эта часть может быть достаточно большой. В тропических лесах и зрелых лесах

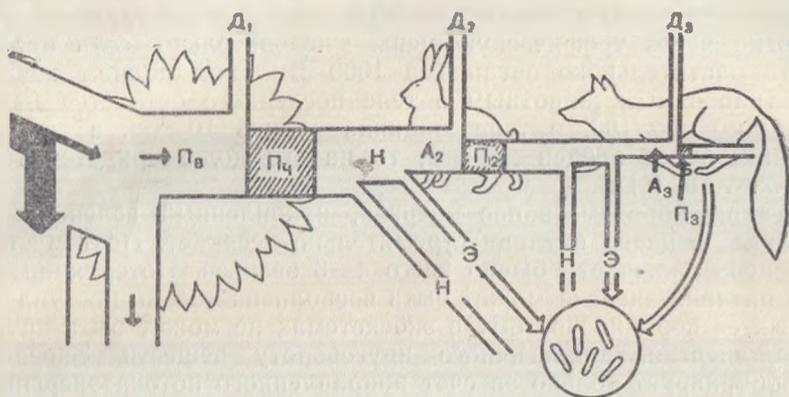


Рис. 79 Поток энергии через три уровня простой кормовой цепи (по П. Дювиньо и М. Тапгу, 1968):

P_v — продукция валовая; $P_{ч}$ — продукция чистая; K — продукция, использованная на корм; A_2, A_3 — корм, ассимилированный консументами; \mathcal{E} — экскременты; H — неиспользованная часть продукции; P_2 — вторичная продукция (травоядные); P_3 — прирост хищников; D_1-D_3 — траты энергии на обмен веществ (траты на дыхание) на разных уровнях пищевой цепи.

умеренного пояса она составляет от 40 до 70% валовой продукции. Планктонные водоросли используют на метаболизм около 40% фиксируемой энергии. Такого же порядка траты на дыхание у большинства сельскохозяйственных культур. Оставшаяся часть созданной органической массы характеризует *чистую первичную продукцию*, которая представляет собой величину прироста растений. Чистая первичная продукция — это энергетический резерв для консументов и редуцентов. Перерабатываясь в цепях питания, она идет на пополнение массы гетеротрофных организмов.

Прирост за единицу времени массы консументов — это *вторичная продукция* сообщества. Вторичную продукцию вычисляют отдельно для каждого трофического уровня, так как прирост массы на каждом из них происходит за счет энергии, поступающей с предыдущего.

Гетеротрофы, включаясь в трофические цепи, живут в конечном итоге за счет чистой первичной продукции сообщества.

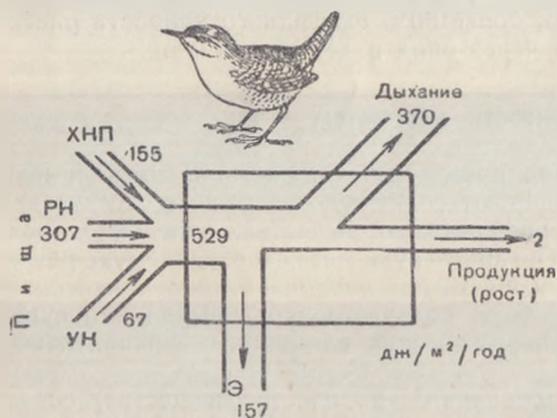


Рис. 80. Годовой бюджет энергии в популяции крапивника (по Ю. Одуму, 1975):

\mathcal{E} — экскременты; $УК$ — улитки, крабы; $ХНП$ — хищные насекомые, пауки; $РН$ — растительные насекомые,

В разных экосистемах они расходуют ее с разной полнотой. Если скорость изъятия первичной продукции в цепях питания отстает от темпов прироста растений, то это ведет к постепенному увеличению общей биомассы продуцентов. Под *биомассой* понимают суммарную массу организмов данной группы или всего сообщества в целом. Часто биомассу выражают в эквивалентных энергетических единицах.

Недостаточная утилизация продуктов опада в цепях разложения имеет следствием накопление в системе мертвого органического вещества, что происходит, например, при заторфовывании болот, зарастании мелководных водоемов, создании больших запасов подстилки в таежных лесах и т. п. Биомасса сообщества с уравновешенным круговоротом веществ остается относительно постоянной, так как практически вся первичная продукция тратится в цепях питания и разложения.

Правило пирамид. Экосистемы очень разнообразны по относительной скорости создания и расходования как чистой первичной продукции, так и чистой вторичной продукции на каждом трофическом уровне. Однако всем без исключения экосистемам свойственны определенные количественные соотношения первичной и вторичной продукции, получившие название *правила пирамиды продукции*: на каждом предыдущем трофическом уровне количество биомассы, создаваемой за единицу времени, больше, чем на последующем. Графически это правило выражают в виде пирамид, суживающихся кверху и образованных поставленными друг на друга прямоугольниками равной высоты, длина которых соответствует масштабам продукции на соответствующих трофических уровнях. Пирамида продукции отражает законы расходования энергии в пищевых цепях.

Скорость создания органического вещества не определяет его суммарные запасы, т. е. общую биомассу всех организмов каждого трофического уровня. Наличная биомасса продуцентов или консументов в конкретных экосистемах зависит от того, как соотносятся между собой темпы накопления органического вещества на определенном трофическом уровне и передачи его на вышестоящий, т. е. насколько сильно выедание образовавшихся запасов. Немаловажную роль при этом играет скорость оборота генераций основных продуцентов и консументов.

В большинстве наземных экосистем действует также *правило пирамиды биомасс*, т. е. суммарная масса растений оказывается больше, чем биомасса всех фитофагов и травоядных, а масса тех, в свою очередь, превышает массу всех хищников. Отношение годового прироста растительности к биомассе в наземных экосистемах сравнительно невелико. В разных фитоценозах, где основные продуценты различаются по длительности жизненного цикла, размерам и темпам роста, это соотношение варьирует от 2 до 76%. Особенно низки темпы относительного прироста биомассы в лесах разных зон, где годовая продукция составляет лишь 2—6% от общей массы растений, накопленной в телах долгожи-

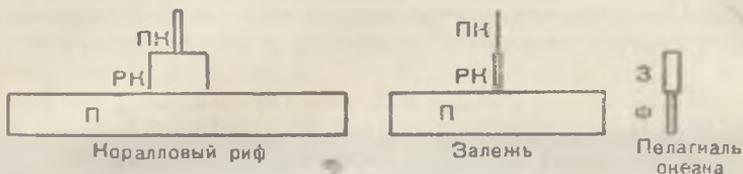


Рис. 81. Пирамиды биомассы некоторых бисценозов (по Ф. Дрё, 1976):

П — продуценты; *РК* — растительноядные консументы; *ПКК* — плотоядные консументы; *Ф* — фитопланктон; *З* — зоопланктон (крайняя справа пирамида биомассы имеет перевернутый вид).

вущих крупных деревьев. Даже в наиболее продуктивных дождевых тропических лесах эта величина не превышает 6,5%. В сообществах с господством травянистых форм скорость воспроизводства биомассы гораздо выше: годовая продукция в степях составляет 41—55%, а в травяных тугаях и эфемерно-кустарниковых полупустынях достигает даже 70—76%.

Отношение первичной продукции к биомассе растений определяет те масштабы выедания растительной массы, которые возможны в сообществе без подрыва его продуктивности. Относительная доля потребляемой животными первичной продукции в травянистых сообществах выше, чем в лесах. Копытные, грызуны, насекомые-фитофаги в степях используют до 70% годового прироста растений, тогда как в лесах в среднем не более 10%. Однако возможные пределы отчуждения растительной массы животными в наземных сообществах не реализуются полностью и значительная часть ежегодной продукции поступает в опад.

В океанах, где основными продуцентами являются одноклеточные водоросли с высокой скоростью оборота поколений, их годовая продукция в десятки и даже сотни раз может превышать запас биомассы. Вся чистая первичная продукция так быстро вовлекается в цепи питания, что накопление биомассы водорослей очень мало, но вследствие высоких темпов размножения небольшой их запас оказывается достаточным для поддержания скорости воссоздания органического вещества.

Для океана правило пирамиды биомасс недействительно, она имеет перевернутый вид. На высших трофических уровнях преобладает тенденция к накоплению биомассы, так как длительность жизни крупных хищников велика, скорость оборота их поколений, наоборот, мала и в их телах задерживается значительная часть вещества, поступающего по цепям питания.

В тех трофических цепях, где передача энергии происходит в основном через связи хищник — жертва, часто выдерживается *правило пирамиды чисел*: общее число особей, участвующих в цепях питания, с каждым звеном уменьшается. Это связано с тем, что хищники, как правило, крупнее объектов своего питания и для поддержания биомассы одного хищника нужно несколько или много жертв. Из этого правила могут быть и исключения — те редкие случаи, когда более мелкие хищники живут за счет груп-

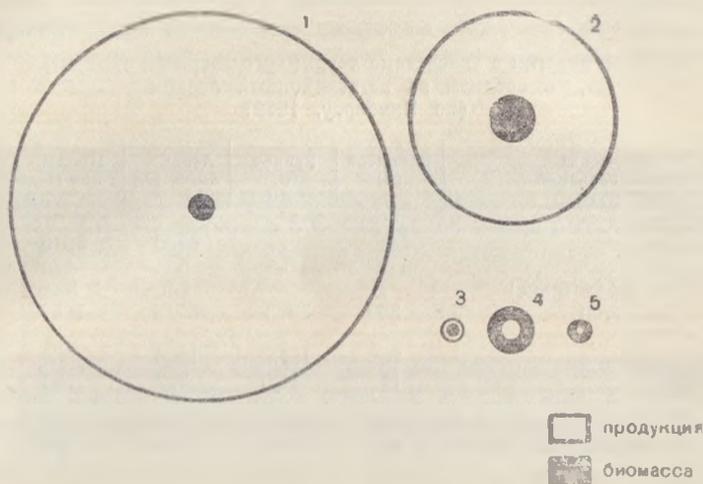


Рис. 82. Схема соотношения продукции и биомассы у бактерий (1), фитопланктона (2), зоопланктона (3), бентоса (4) и рыб (5) в Баренцевом море (по Л. А. Зенкевичу из С. А. Зернова, 1949).

повой охоты на крупных животных. Правило пирамиды чисел было подмечено еще в 1927 г. Ч. Элтоном, который отметил также, что оно неприменимо к цепям питания паразитов, размеры которых с каждым звеном уменьшаются, а число особей возрастает.

Все три правила пирамид — продукции, биомассы и чисел — выражают в конечном итоге энергетические отношения в экосистемах, и если первые два проявляются в сообществах с определенной трофической структурой, то последнее (пирамида продукции) имеет универсальный характер.

Знание законов продуктивности экосистем, возможность количественного учета потока энергии имеют чрезвычайное практическое значение. Первичная продукция агроценозов и эксплуатации человеком природных сообществ — основной источник запасов пищи для человечества. Не менее важна и вторичная продукция, получаемая за счет сельскохозяйственных и промышленных животных, так как животные белки включают целый ряд незаменимых для людей аминокислот, которых нет в растительной пище. Точные расчеты потока энергии и масштабов продуктивности экосистем позволяют регулировать в них круговорот веществ таким образом, чтобы добиваться наибольшего выхода выгодной для человека продукции. Кроме того, необходимо хорошо представлять допустимые пределы изъятия растительной и животной биомассы из природных систем, чтобы не подорвать их продуктивность. Подобные расчеты обычно очень сложны из-за методических трудностей и точнее всего выполнены для более простых водных экосистем. Примером энергетических соотношений в конкретном сообществе могут послужить данные, полученные для эко-

Поток энергии в экосистеме эвтрофного озера (в кДж/м²)
в среднем за вегетационный период
(по Винбергу, 1969)

Экологическая группа организмов	Биомасса (Б)	Рацион (Р)	Ассимиляция (А)	Продукция (П)	П/Б
Фитопланктон	231	—	6300	5040	22
Макрофиты	336	—	504	420	1,2
Перифитон (обрастание)	?	—	630	504	?
Бактериопланктон	30	3713	3713	1857	61
Зоопланктон:					
фильтраторы	25	1575	1260	504	20
хищники	14	403	319	130	9
Бентос:					
нехищный	9	197	92	27	3
крупные моллюски	63	80	63	19	0,3
хищники	3	42	34	11	3,5
Рыбы:					
мирные	80	197	155	31	0,4
хищные	21	25	21	6	0,3

систем одного из озер (табл. 2). Отношение П/Б отражает скорость прироста.

В данном водном сообществе действует правило пирамиды биомасс, так как общая масса продуцентов выше, чем фитофагов, а доля хищных, наоборот, меньше. Наивысшая продуктивность характерна для фито- и бактериопланктона. В исследованном озере отношения их П/Б довольно низки, что говорит об относительно слабом вовлечении первичной продукции в цепи питания. Биомасса бентоса, основу которой составляют крупные моллюски, почти вдвое больше биомассы планктона, тогда как продукция во много раз ниже. В зоопланктоне продукция нехищных видов лишь незначительно выше рациона их потребителей, следовательно, пищевые связи планктона достаточно напряжены. Вся продукция нехищных рыб составляет лишь около 0,5% первичной продукции водоема, и, следовательно, рыбы занимают скромное место в потоке энергии в экосистеме озера. Тем не менее они потребляют значительную часть прироста зоопланктона и бентоса и, следовательно, оказывают существенное влияние на регулирование их продукции.

Описание потока энергии, таким образом, является фундаментом детального биологического анализа для установления зависимости конечных, полезных для человека продуктов от функционирования всей экологической системы в целом.

Распределение биологической продукции. Важнейшим практическим результатом энергетического подхода к изучению экосистем явилось осуществление исследований по Международной биологической программе, проводившихся учеными разных стран мира начиная с 1969 г. в целях изучения потенциальной биологической продуктивности Земли.

Теоретическая возможная скорость создания первичной биологической продукции определяется возможностями фотосинтетического аппарата растений. Максимально достигаемый в природе КПД фотосинтеза 10—12% энергии ФАР, что составляет около половины от теоретически возможного. Такая скорость связывания энергии достигается, например, в зарослях джугары и тростника в Таджикистане в кратковременные, наиболее благоприятные периоды. КПД фотосинтеза в 5% считается очень высоким для фитоценоза. В целом по земному шару усвоение растениями солнечной энергии не превышает 0,1%, так как фотосинтетическая активность растений ограничивается множеством факторов.

Мировое распределение первичной биологической продукции крайне неравномерно. Самый большой абсолютный прирост растительной массы достигает в среднем 25 г в день в очень благоприятных условиях, например в эстуариях рек и в лиманах аридных районов, при высокой обеспеченности растений водой, светом и минеральным питанием. На больших площадях продуктивность автотрофов не превышает 0,1 г/м. Таковы жаркие пустыни, где жизнь лимитируется недостатком воды, полярные пустыни, где не хватает тепла, и обширные внутренние пространства океанов с крайним дефицитом питательных веществ. Общая годовая продукция сухого органического вещества на Земле составляет 150—200 млрд. т. Около трети его образуется в океанах, около двух третей — на суше. Почти вся чистая первичная продукция Земли служит для поддержания жизни всех гетеротрофных организмов. Энергия, недоиспользованная консументами, запасается в их телах, органических осадках водоемов и гумусе почв.

Эффективность связывания растительностью солнечной радиации снижается при недостатке тепла и влаги, при неблагоприятных физических и химических свойствах почвы и т. п. Продуктивность растительности изменяется не только при переходе от одной климатической зоны к другой, но и в пределах каждой зоны. На территории СССР в зонах достаточного увлажнения первичная продуктивность увеличивается с севера на юг, с увеличением притока тепла и продолжительности вегетационного сезона. Годовой прирост растительности изменяется от 20 ц/га на побережье и островах Северного Ледовитого океана до более чем 200 ц/га на Черноморском побережье Кавказа. В среднеазиатских пустынях продуктивность падает до 20 ц/га.

Средний коэффициент использования энергии ФАР для всей территории СССР составляет 0,8%: от 1,8—2,0% на Кавказе до 0,1—0,2% в пустынях Средней Азии. В большинстве восточных районов страны, где менее благоприятны условия увлажнения, этот коэффициент составляет 0,4—0,8%, на европейской территории — 1,0—1,2%. КПД суммарной радиации примерно вдвое ниже.

Для пяти континентов мира средняя продуктивность различается сравнительно мало. Исключением является Южная Америка, на большей части которой условия для развития растительности очень благоприятны (табл. 3).

Таблица 3

Продуктивность естественного растительного покрова (по Н. А. Ефимовой)

Части света	Средняя продуктивность, ц/га	КПД фАР
Европа	85	1,26
Азия	98	0,88
Африка	103	0,59
Северная Америка	82	0,94
Южная Америка	209	1,13
Австралия и Океания	86	0,44

Питание людей обеспечивается в основном сельскохозяйственными культурами, занимающими примерно 10% площади суши (около 1,4 млрд. га). Общий годовой прирост культурных растений составляет около 16% от всей продуктивности суши, большая часть которой приходится на леса.

Примерно половина урожая идет непосредственно на питание людей, остальная часть — на корм домашним животным, используется в промышленности и теряется в отбросах. Всего человек потребляет около 0,2% первичной продукции Земли.

Растительная пища обходится для людей энергетически дешевле, чем животная. Сельскохозяйственные площади при рациональном использовании и распределении продукции могли бы обеспечить растительной пищей примерно вдвое большее население Земли, чем существующее. Однако сельскохозяйственное производство нуждается в большой затрате труда и капиталовложениях. Особенно трудно обеспечить население вторичной продукцией. В рацион человека должно входить не менее 30 г белков в день. Имеющиеся на Земле ресурсы, включая продукцию животноводства и результаты промысла на суше и в океане, могут обеспечить ежегодно лишь около 50% потребностей современного населения Земли.

Существующие ограничения, накладываемые масштабами вторичной продуктивности, усиливаются несовершенством социальных систем распределения. Большая часть населения Земли находится, таким образом, в состоянии хронического белкового голодания, а значительная часть людей страдает также и от общего недоедания.

Таким образом, увеличение биологической продуктивности экосистем и особенно вторичной продукции является одной из основных задач, стоящих перед человечеством.

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ

Любой биоценоз динамичен, в нем постоянно происходит изменение в состоянии и жизнедеятельности его членов и соотношении популяций. Все многообразные изменения, происходящие в любом сообществе, можно отнести к двум основным типам: циклические и поступательные.

Циклические изменения

Циклические изменения сообществ отражают суточную, сезонную и многолетнюю периодичность внешних условий и проявления эндогенных ритмов организмов.

Суточные преобразования в биоценозах обычно выражены тем сильнее, чем значительнее разница температур, влажности и других факторов среды днем и ночью. Так, в песчаных пустынях Средней Азии жизнь летом в полуденные часы замирает. Даже виды с дневной активностью прячутся от жары в пороах, в тени саксаула либо на его ветвях (агамы, ящерики). Ночью пустыня оживает. Ночных и сумеречных животных здесь больше, чем дневных. Многие дневные виды летом переходят к ночному образу жизни (большинство змей, пауки, чернотелки). Активно действуют жуки-копрофаги, вылетают козодон, домовые сычи, кормятся тушканчики, текконы, хищничают фаланги, скорпионы, лисицы, корсаки, змеи. Суточные ритмы прослеживаются в сообществах всех зон, от тропиков до тундр. Даже при непрерывном освещении летом в тундре отмечаются суточные ритмы в распускании цветков у растений, питании птиц, в лёте и распределении насекомых и т. п.

Сезонная изменчивость биоценозов выражается в изменении не только состояния и активности, но и количественного соотношения отдельных видов в зависимости от циклов их размножения, сезонных миграций, отмирания отдельных генераций в течение года и т. п. На определенное время года многие виды практически полностью выключаются из жизни сообщества, переходя в состояние глубокого покоя (оцепенения, спячки, диапаузы), переживая неблагоприятный период на стадии яиц и семян, перекочевывая или улетая в другие биотопы или географические районы.

Сезонной изменчивости подвержена зачастую и ярусная структура биоценоза: отдельные ярусы растений могут полностью исчезать в соответствующие сезоны года, например, травянистый ярус, состоящий из однолетников.

Сезонные ритмы сообществ наиболее отчетливо выражены в климатических зонах и областях с контрастными условиями лета и зимы. В слабой форме они, однако, прослеживаются даже в тропических дождевых лесах, где длительность дня, температура и режим влажности очень мало меняются в течение года.

Многолетняя изменчивость — нормальное явление в жизни любого биоценоза. Она зависит от изменения по годам метеорологических условий (климатических флуктуаций) или других внешних факторов, действующих на сообщество (например, степени разлива рек). Кроме того, многолетняя периодичность может быть связана с особенностями жизненного цикла растений-эпифитов, с повторением массовых размножений животных или патогенных для растений микроорганизмов и т. д.

Примером могут служить изменения, происходящие на лугах лесостепной Барабы. Количество осадков, выпадающих в Барабинской лесостепи, резко колеблется по годам, и, как правило,

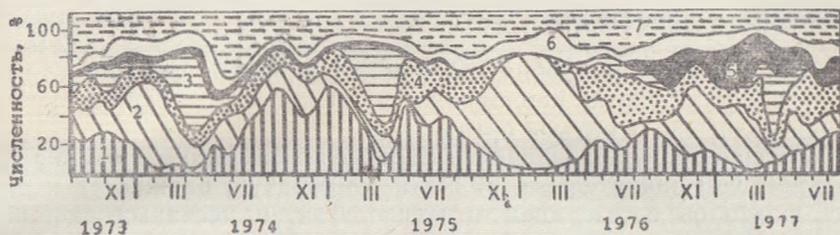


Рис. 83. Периодические изменения комплекса почвенных коллембол стабильного лесного сообщества — ельника зеленомошного (по Н. А. Кузнецовой, А. Б. Бабенко, 1984):

1 — *Isotoma notabilis*; 2 — *Falsomia fimetarioides*; 3 — *Sphaeridia pumilis*; 4 — *Isotomiella minor*; 5 — *Friezea mirabilis*; 6 — *Onychiurus absoloni*; 7 — прочие виды.

ряд засушливых лет чередуются с многолетним периодом обилия осадков. Постепенное понижение уровня почвенно-грунтовых вод в засушливый период 1950—1955 гг. стимулировало проникновение вслед за ними корневых систем глубококореняющихся трав, таких как колосняк мохнатый, кермек Гмелина и др. У этих видов отсутствовала реакция на иссушение почвы, но при дальнейшем повышении уровня грунтовых вод они пострадали в первую очередь из-за отмирания затопленных водой корневых окончаний. Засуха особенно сильно сказалась на мезофильных мелкокореняющихся видах — овсянице красной, полевице тонкой, лапчатке гусиной и других, а также на гидрофитах — ситнике, вейнике и пр. Они или гибли, изреживались, или переходили в состояние покоя. Усиливавшееся в засуху засоление почв послужило причиной массовой гибели от солевого отравления овсяницы красной. Во влажные годы, когда промачивание почвы привело к ее опреснению в верхних слоях, этот вид появился вновь. Высокие температуры и усиление аэрации почвы способствовали развитию бактерий-нитрификаторов и накоплению нитратов. Это стимулировало массовое размножение в разнотравье осота полевого, одуванчика бессарабского и других азотолюбивых видов. Когда энергия нитрификации вслед за увеличением влажности почв снизилась, эти виды, не выдержав конкуренции со злаками, перешли в угнетенное состояние.

Изменения в фитоценозах были усилены при массовом размножении в 1953 г. нестадных саранчовых. Прямокрылые съели до 80—90% массы мягколистных злаков: пырея, костра, типчака и др. У жестколистных колосняка, тростника и других они уничтожали всходы по мере их появления. В этот год бурно разрослось непоедаемое саранчовыми разнотравье, для которого была устранена конкуренция со стороны злаков. Последствия размножения саранчовых сказались и на соотношении злаков в последующие два года. В засушливые годы муравьи *Lasius niger* и *Murgica scabripodis* заселили, кроме возвышенностей, высохшие наземные луга, где начали земляную строительную деятельность, которая повлияла и на условия произрастания растений.

Подобные многолетние изменения в составе ценозов имеют тенденцию повторяться вслед за периодическими локальными изменениями климата, которые связаны с изменением общей циркуляции атмосферы, обусловленной, в свою очередь, усилением и ослаблением солнечной активности. Вследствие многостепенной зависимости изменения в сообществах не прямо отражают ритмику космических процессов.

Примером обратимых преобразований фитоценозов, связанных с особенностями жизненного цикла растений-эдификаторов, могут быть преобразования в буковом лесу. Взрослые буки с плотно сомкнутыми кронами создают такую густую тень, что в лесу практически отсутствуют подлесок и травяной покров, а семена буков пребывают в угнетенном состоянии и погибают. Когда старые деревья достигают предельного возраста и падают, через появившиеся «окна» на почву проникает солнечный свет и трогаются в рост молодые буки. Некоторое время древостой характеризуется разновозрастностью, пока не выпадут все старые и не выйдет в первый ярус подростшие молодые буки, после чего вновь устанавливается практически однородная структура фитоценоза. Весь цикл занимает около двух с половиной столетий.

Поступательные изменения

Поступательные изменения в сообществе приводят в конечном итоге к смене этого сообщества другим, с иным набором господствующих видов. Причиной подобных смен могут быть внешние по отношению к ценозу факторы, длительное время действующие в одном направлении, например возрастающее в результате мелiorации иссушение болотных почв, увеличивающееся загрязнение водоемов, усиленный выпас скота, вытаптывание лесопарков населением городов и т. п. Возникающие при этом смены одного биоценоза другим называют *экзогенетическими*. Если при этом усиливающееся влияние фактора приводит к постепенному упрощению структуры сообществ, обеднению их состава, снижению продуктивности, то подобные смены называют *дигрессионными* или *дигрессиями*.

Так, пастбищные дигрессии на террасовых песках Нижнего Днепра развиваются следующим образом. При умеренном выпасе степь находится на стадии дерновиных злаков. Преобладают типчак, кищец, житняк, ковыль. При дальнейшей усиленной пастбе возникает стадия стержнекорневых двудольных с господством чаще всего молочая, а также двулетников и однолетников. Дерновики злаков разбиваются копытами скота, а затем почти совершенно исчезают. На третьей стадии корневищных растений появляются злаки, характерные для сыпучих и слабозаросших песков: песчаный пырей, вейник, осока песчаная. На следующей стадии возникают голые пески с отдельными зарослями псаммофитов, характерных для предыдущего этапа. Таким образом, ковыльно-типчачовая степь сменяется сыпучими песками. Соответственно меняется и характер животного населения.

Эндогенетические смены возникают в результате процессов, происходящих внутри самого сообщества. Закономерный направленный процесс изменения сообществ в результате взаимодействия живых организмов между собой и окружающей их абиотической средой называют *сукцессией*.

Причины возникновения сукцессии. *Сукцессия* (от лат. сукцессия — преемственность, наследование) — это процесс саморазвития сообществ. В основе сукцессий лежит неполнота биологического круговорота в данном ценозе. Каждый живой организм в результате жизнедеятельности меняет вокруг себя среду, изымая из нее часть веществ и насыщая ее продуктами метаболизма. При более или менее длительном существовании популяций они меняют свое окружение в неблагоприятную сторону и в результате оказываются вытесненными популяциями других видов, для которых вызванные преобразования среды оказываются экологически выгодными. Таким образом в сообществе происходит смена господствующих видов. Длительное существование биоценоза возможно лишь в том случае, если изменения среды, вызванные деятельностью одних организмов, точно компенсируются деятельностью других, с противоположными экологическими требованиями.

В ходе сукцессии на основе конкурентных взаимодействий видов происходит постепенное формирование более устойчивых комбинаций, соответствующих конкретным абиотическим условиям среды. Примером может служить формирование биоценоза песчаной пустыни.

Сыпучие барханные пески Каракумов и других районов Средней Азии сначала полностью лишены растительности и постоянного населения животных. Первым на них поселяется многолетний злак аристида, хорошо приспособленный к жизни в условиях постоянного переноса песка ветром. Корни у этого растения шнуровидные, и каждый заключен в чехол из сцементированных песчинок, что защищает корни от высыхания и механического повреждения, если они окажутся на поверхности. Побеги растут вертикально вверх и образуют дополнительные узлы кущения выше материнского, если песок засыпает растение. За счет аристиды уже могут существовать некоторые насекомые, и поэтому на барханы начинают забегать в поисках пищи ящерицы рода *Eremias*. На слегка скрепленных корнями аристиды песках получает возможность поселиться длиннокорневищная песчаная осока. Она успешно борется с песком, быстро прорастая сквозь его наносы и пронизывая песок ветвящимися корневищами на глубине 1—5 см. Покров разрежен, так как для обеспечения влагой одного растения нужна значительная площадь. На скрепленных злаками и осокй песках поселяются затем кустарники джугун и белый саксаул, а также другие травянистые растения, в основном эфемеры: злаки, крестоцветные, мотыльковые, бурачниковые и т. п. Вслед за растительностью появляются растительноядные млекопитающие: тонкопалый суслик, мохноногий тушканчик, полуденная песчанка. Увеличивается видовое разнообразие насекомых —

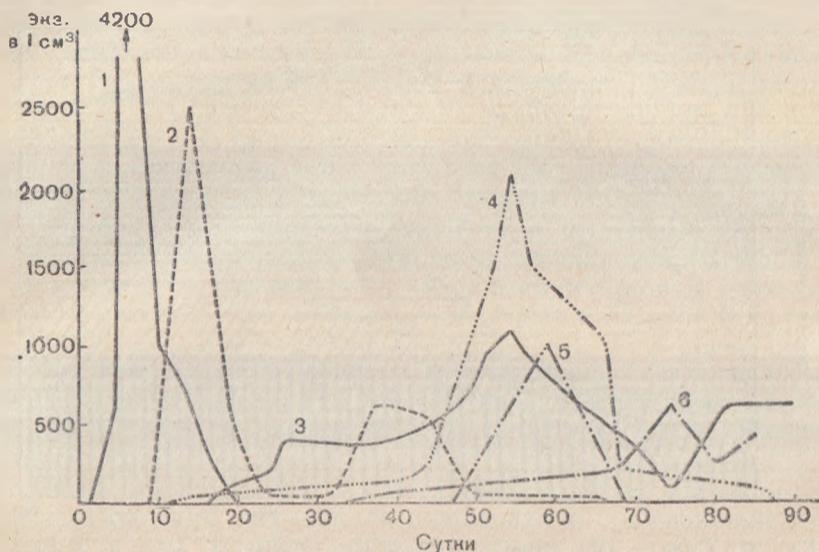


Рис. 84. Смена простейших в сennom настое (по Р. Дажо, 1975):
 1 — жгутиковые; 2 — инфузории; 3 — парамеции; 4 — брюхоносличные инфузории; 5 — амёбы; 6 — сувойки.

кормовой базы ящериц: ушастой и песчаной круглоголовок, сетчатой ящурки, гекконов. Появляются птицы — саксаульная сойка, дрофа-красотка, затем змеи и хищные млекопитающие. Закрепленные пески Средней Азии отличаются большим видовым богатством и разнообразием жизненных форм растений и животных, так как водный режим их достаточно благоприятен: пески обладают способностью сгущать водяные пары в почве во влагу.

Последовательный ряд постепенно и закономерно сменяющих друг друга в сукцессии сообществ называется *сукцессионной серией*.

Сукцессии в природе чрезвычайно разномасштабны. Их можно наблюдать в пробирках с сennым настоем, где сменяют друг друга разные виды микроорганизмов и простейших, в лужах и прудах, в одной и той же порции листового опада в лесу, где происходят закономерные смены сапротитов и сапрофагов, на стволах отмирающих деревьев, в ниях, на кротовинах, выбросах из нор сурков, зарастающих отмелях, выветривающихся скалах, на заброшенных пашнях, насыпях, на болотах, лугах, в лесах и т. д. Иерархичность в организации сообществ проявляется и в иерархичности сукцессионных процессов: более крупные преобразования биоценозов складываются из более мелких. Даже в стабильных экосистемах с хорошо отрегулированным круговоротом веществ постоянно осуществляется множество локальных сукцессионных смен, поддерживающих сложную внутреннюю структуру сообществ.

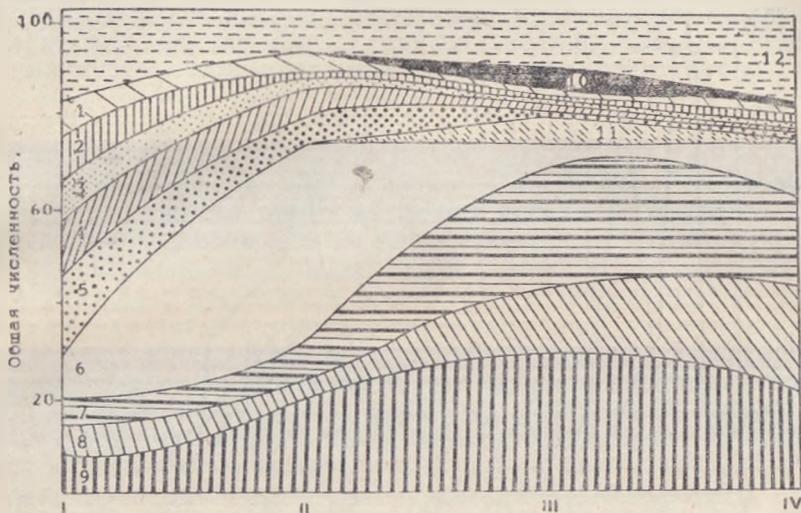


Рис. 85. Смена видов панцирных клещей в березовых пнях на разных стадиях разрушения (по материалам Е. Ю. Зайцевой):

1—IV — последовательные стадии разложения древесины: 1 — Achipteria; 2 — Oribotia; 3 — Scheloribates; 4 — Minnithozetes; 5 — Autogneta; 6 — Carabodes; 7 — Suctobelba; 8 — Quadropia; 9 — Oppia; 10 — Hypochthonius; 11 — Ophidiotrichus; 12 — прочие виды.

Типы сукцессионных смен. Выделяют два основных типа сукцессионных смен: 1) с участием как автотрофного, так и гетеротрофного населения и 2) с участием лишь гетеротрофов. Сукцессии второго типа совершаются только в таких условиях, где создается предварительный запас или постоянное поступление органических соединений, за счет которых существует сообщество: в сильно загрязненных органическими веществами водоемах, в скоплениях разлагающейся растительной массы, в кучках или буртах навоза, компостах, в пещерах с гуано летучих мышей и т. п.

Сукцессии со сменой растительности могут быть первичными и вторичными.

Первичные сукцессии начинаются на лишенных жизни местах — на скалах, обрывах, наносах рек, сыпучих песках и т. п. При заселении таких участков живые организмы необратимо меняют свое местообитание и сменяют друг друга. Основная роль принадлежит накоплению отмерших растительных остатков или продуктов разложения, что зависит как от характера растительности, так и от комплекса разрушителей мертвой растительной массы — животных, грибов и микроорганизмов. Постепенно формируется почвенный профиль, изменяется гидрологический режим участка, его микроклимат. Такие сукцессии в геоботанике называют *экогенетическими*, так как они ведут к преобразованию самого местообитания.

В первичных сукцессиях, протекающих на скалах в лесах Урала, различают четыре этапа.

1. Поселение эндолитических и накипных лишайников, которые сплошь покрывают каменистую поверхность. Накипные лишайники несут своеобразную микрофлору и содержат богатую фауну простейших, коловраток и нематод. Мелкие клещи-сапрофаги и первичнобескрылые насекомые обнаруживаются сначала только в трещинах. Активность всего населения прерывиста, в основном после смачивания скал дождем или туманом.

2. Преобладание листоватых лишайников, постепенно образующих сплошной ковер. Под круговинками лишайников *Parmelia* в результате действия выделяемых ими кислот и механического сокращения слоевищ при высыхании образуются выщербленности, идет отмирание слоевищ и накопление детрита. Под лишайниками в большом количестве обитают мелкие членистоногие: коллемболы, панцирные клещи, сеноеды, личинки комаров-толкунчиков и другие, образуется микрогоризонт, состоящий из их экскрементов.

3. Поселения литофильных мхов *Hedwigia ciliata* и *Pleurozium schreberi*. Под ними погребаются лишайники и подлишайниковые пленочные почвы. Ризоиды мхов прикрепляются не к камню, а к мелкозему, мощность которого достигает уже 3 см. Под мхами колебания температуры и влажности уже в несколько раз меньше, чем под лишайниками. Усиливается деятельность микроорганизмов и увеличивается разнообразие групп животных.

4. Появление гипновых мхов и сосудистых растений. В разложении растительных остатков и формировании почвенного профиля постепенно уменьшается роль мелких членистоногих и растет участие более крупных беспозвоночных-сапрофагов: энхитреид, дождевых червей, личинок насекомых.

Вторичные сукцессии представляют собой восстановительные смены. Они начинаются в том случае, если в уже сложившихся сообществах нарушены установившиеся взаимосвязи организмов, например удалена растительность одного или нескольких ярусов (в результате вырубki, пожара, вспашки и т. д.). Смены, ведущие к восстановлению прежнего состава ценоза, получили в геоботанике название *демутационных*. Примером может служить демутация залежей в Абаканских степях, происходящая в четыре основных этапа: 1) преобладание однолетних сорняков — на 1—2-й год после вспашки; 2) господство «крупного бурьяна», преимущественно разных полыней — на 3—4-й год; 3) вытеснение их корневищными злаками (пыреем и др.) и появление большого количества бобовых — начиная с 5-го года; 4) установление господства степных дерновинных злаков с появлением ковыля — на 11—12-й год после вспашки.

Восстановительные смены совершаются быстрее и легче, чем экогенетические, так как в нарушенном местообитании сохраняются почвенный профиль, семена, зачатки и часть прежнего населения и прежних связей. Демутации не являются повторением какого-либо этапа первичных сукцессий.

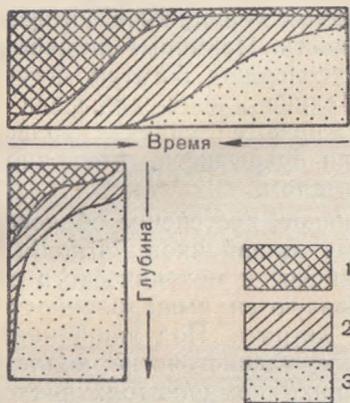


Рис. 86. Аналогии в сменах жизненных форм мелких членистоногих в изолированном опаде (вверху) и верхних слоях почвенного профиля (внизу) (по Н. М. Черновой, 1977):

1 — поверхностные формы микроартропод; 2 — полупочвенные микроартроподы; 3 — почвенные формы.

Частными вариантами сукцессий являются смены, которые по продолжительности точно совпадают с каким-либо сезоном, а на следующий год начинаются сначала. Эти «сезонные» сукцессии выглядят как обычная фенологическая смена форм, но природа их иная. Например, в планктоне северных морей весной массовое размножение водорослей сменяется волной размножения рачков-калянусов, затем в большом количестве появляются гребневки, а после них — некоторые виды рыб. Эти смены происходят как постепенное развертывание в течение короткого северного лета единой гигантской трофической цепи организмов, так как каждая последующая группа питается за счет предыдущей. Если же в силу неблагоприятной ситуации не возникает, например, весной массовое

размножение фитопланктона, то и все последующие группы будут угнетены, несмотря на благоприятные сочетания любых прочих факторов в период обычного появления группы.

Своеобразный вариант смен представляют *поточные*, или *конвейерные, сукцессии*. Они развиваются в подвижной среде: реках, потоках, круговоротах водных масс в океанах. Планктонные сообщества, увлекаемые водой, на разных стадиях развития оказываются в разных географических точках, а в одном и том же регионе постоянны по составу. Такой же конвейерный тип преобразований наблюдается, например, в лесной подстилке. В разных ее подгоризонтах: верхнем рыхлом слое опада, среднем спрессованном «ферментативном» подгоризонте и нижнем, полностью переработанном мулловом слое — существует постоянная значительная разница в многочисленном микронаселении. Но в каждой конкретной порции опада, поступающего сверху, происходит сукцессионная смена микроорганизмов, простейших, нематод и мелких членистоногих, обеспечивающая все более глубокое разложение растительных остатков. Опад вместе со всем населением постепенно занимает все более глубокое положение, захораниваясь под новыми поступлениями, а общая стратификация подстилки выглядит неизменной.

Процесс сукцессии. Процесс сукцессии, по Ф. Клементсу, состоит из нескольких этапов: 1) возникновения незанятого жизнью участка, 2) миграции на него различных организмов или их зачатков, 3) приживания их на данном участке, 4) конкуренции их между собой и вытеснения отдельных видов, 5) преобразования

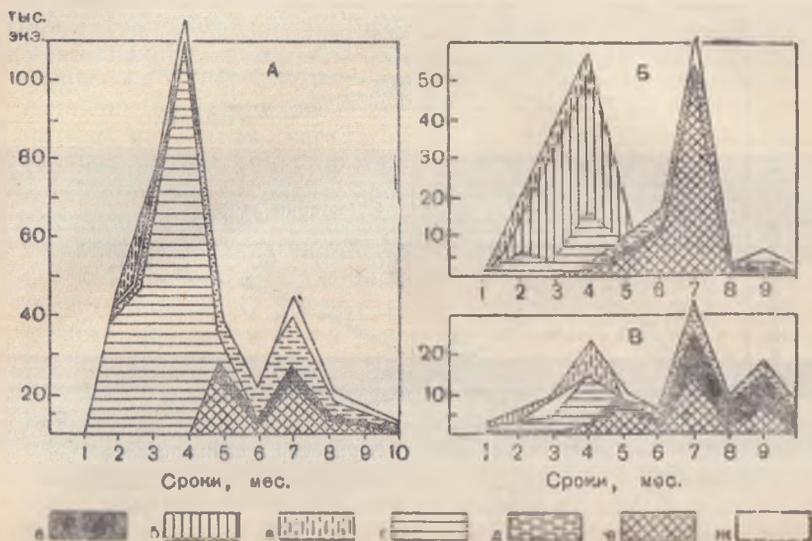


Рис. 87. Изменение численности разных групп микроартропод в ходе сукцессии при разложении растительных остатков клевера (А), картофельной ботвы (Б), ячменя (В), в пересчете на 100 г сухого органического вещества (по Н. М. Черновой, 1877):

а — панцирные клещи; б — клещи-аноетиды; в — гипопусы аноетид; г — тироглифидные клещи; д — их гипопусы; е — коллемболы; ж — прочие группы.

живыми организмами местообитания, постепенной стабилизации условий и отношений.

В настоящее время практически вся доступная жизни поверхность суши занята различными сообществами, и поэтому возникновение свободных от живых существ участков имеет локальный характер. Это или места, освободившиеся в результате отодвигания ледников, отступления уреза воды в водоемах, обвалов, эрозии и т. п., или возникшие в результате деятельности человека, например выноса наверх больших масс глубинных пород при разработке полезных ископаемых.

Занос спор, семян растений, проникновение животных на освободившийся участок имеют большей частью случайный характер и зависят от того, какие виды есть в окружающих биотопах. Из числа видов, попавших в новое местообитание, приживаются лишь те, экологическая валентность которых соответствует данному комплексу абиотических условий. Прижившиеся виды постепенно занимают весь новый биотоп, вступая в конкуренцию друг с другом. В результате происходит перестройка видового состава и количественных соотношений разных форм. Параллельно идет процесс преобразования самого местообитания под влиянием развивающегося сообщества. Процесс завершается формированием более или менее стабильной системы с уравновешенным типом биологического круговорота.

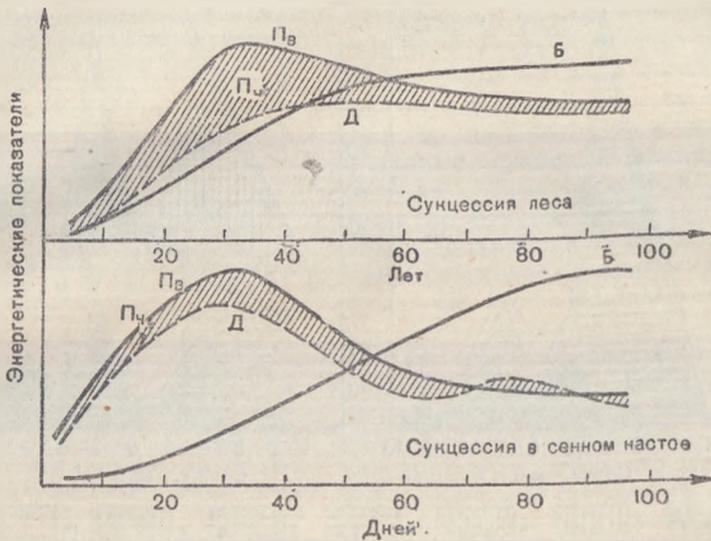


Рис. 88. Изменение энергетических показателей сообществ при развитии соснового леса (вверху) и лабораторной культуры простейших на сеном настое (внизу) (по Ю. Одуму, 1975):

P_v — продукция валовая; D — траты на дыхание; $P_{ч}$ — продукция чистая (заштриховано); B — биомасса.

Сукцессии любого масштаба и ранга характеризуются целым рядом общих закономерностей, многие из которых чрезвычайно важны для практической деятельности человека.

В любой сукцессионной серии темпы происходящих изменений постепенно замедляются. Конечным итогом является формирование относительно устойчивой стадии — *климаксового сообщества*, или *климакса*. Начальные, пионерные группировки видов отличаются наибольшей динамичностью и неустойчивостью. Климаксовые же экосистемы способны к длительному самоподдерживанию в соответствующем диапазоне условий, так как приобретают такие черты организации биоценозов, которые позволяют поддерживать сбалансированный круговорот веществ.

В ходе сукцессии постепенно нарастает видовое многообразие. Это ведет к усложнению связей внутри ценоза, разветвлению цепей питания и усложнению трофической сети, умножению симбиотических отношений, усилению регуляторных возможностей внутри системы. Тем самым уменьшается вероятность слишком сильного размножения отдельных видов и снижается степень доминирования наиболее массовых форм.

Чрезвычайное увеличение численности отдельных видов возможно чаще всего на начальных этапах развития сукцессионных серий, когда еще в недостаточной мере сложилась система взаимного регулирования. В незрелых сообществах, т. е. находящихся в начале сукцессионных рядов, преобладают мелкогабаритные ви-

ды с короткими жизненными циклами и высоким потенциалом размножения, специализированные на быстром захвате освобожденного пространства. Они обычно обладают широкими расселительными возможностями, позволяющими им первыми проникать на незанятые участки, но малоспособны к конкуренции и длительному удержанию за собой пространства.

Постепенно в развивающихся сообществах появляются и закрепляются более крупные формы с длительными и сложными циклами развития. Нарастание экологического разнообразия ведет к более четкому распределению групп организмов по экологическим нишам. В растительном покрове становится сильнее выражена ярусность и мозаичность, создающие основу пространственной структуры наземных экосистем. Усиливается зависимость успешного существования одних видов от биохимических выделений, роста или поведения других: преобладание конкурентных взаимоотношений сменяется преобладанием мутуалистических и трофических зависимостей.

В результате сообщества приобретают известную степень автономности и независимости от окружающих условий, не подчиняя свою жизнь флюктуациям внешней среды, а вырабатывая собственные эндогенные ритмы.

Не меньшие преобразования происходят и в энергетическом балансе системы. С энергетических позиций сукцессия — такое неустойчивое состояние сообщества, которое характеризуется неравенством двух показателей: общей продуктивности и энергетических трат всей системы на поддержание обмена веществ.

В ходе сукцессии общая биомасса сообщества сначала возрастает, но затем темпы этого прироста снижаются и на стадии климакса биомасса системы стабилизируется. Это происходит потому, что на первых этапах сукцессии, когда видовой состав сообществ еще беден и пищевые цепи коротки, не вся часть прироста растительной массы потребляется гетеротрофами. Таким образом, относительно высока чистая продукция сообщества, которая идет на увеличение его биомассы. Накапливаются как общая масса живых организмов, так и запасы мертвого, неразложившегося органического вещества. В зрелых, устойчивых экосистемах практически весь годовой прирост растительности поступает и расходуется в цепях питания гетеротрофами, поэтому чистая продукция биоценоза, его «урожай», приближается к нулю.

Биогенные элементы растения сначала черпают из запасов почвы, но постепенно, по мере истощения этих запасов и накопления в системе мертвого органического вещества, разложение его становится основным источником минерального питания растений и круговороты биогенных веществ из открытых превращаются в закрытые.

Неравенство трат энергии на образование первичной продукции и суммарный метаболизм (дыхание) сообщества проявляется в тех сукцессиях, в которых участвуют только гетеротрофные организмы. В этом частном случае первичная продукция равна

нулю, и если приток мертвого органического вещества, за счет которого существует сообщество, не восполняет запасы в системе, то сообщество вскоре истощает свою энергетическую базу.

С удлинением цепей питания увеличивается эффективность использования поступающей энергии, иначе — КПД всей системы, так как одна и та же порция энергии идет на поддержание большого количества биомассы. Знание этих закономерностей имеет большое значение в практической деятельности человека.

Изымая избыток чистой продукции из биоценозов, находящихся в начале сукцессионных рядов, мы задерживаем сукцессию, но не подрываем основу существования сообщества. Вмешательство же в стабильные, климаксовые системы, с большой полнотой расходующие энергию на «свои» нужды, неминуемо вызывает нарушения сложившегося равновесия. Пока нарушения не превышают самовосстановительной способности ценоза, возникающие демулационные смены могут вернуть его к исходному состоянию. Этим пользуются, например, при рациональном планировании рубок леса. Но если сила и частота воздействия выходят за рамки этих возможностей, то первоначально устойчивое, богатое видами сообщество постепенно деградирует, сменяясь производными с малой способностью к самовозобновлению.

Вырубка леса на локальных участках с оставлением части территории под коренными типами лесной растительности вызывает ускоренные сукцессии, исходные фитоценозы восстанавливаются за относительно короткий срок — немногие десятилетия. Сплошные же рубки на больших площадях, особенно если используется мощная корчевальная техника, полностью разрушают не только лесное сообщество, но и весь почвенный покров, эволюция которого шла тысячелетия. В этом случае сукцессии приводят к иным, упрощенным типам сообществ, и на месте лесов возникают пустоши, болота или другие малопродуктивные экосистемы.

Таким образом, сообщество не может одновременно сочетать два противоположных свойства: быть высокостабильным и давать большой запас чистой продукции, который можно было бы изымать без вреда для самого ценоза.

Сукцессии, протекающие при разложении органического вещества в почве, лежат в основе биологического круговорота. Это естественные регуляторные процессы, восстанавливающие нормальное состояние нарушенных почв. Такие проблемы века, как подрыв естественного плодородия в результате нарушения процессов образования гумуса, загрязнение среды ядохимикатами и органическими отходами, эрозия, «утомление почв», и другие отрицательные явления возникли вследствие ослабления регуляторных возможностей почв.

Стабильность экосистем, надежность протекания биологического круговорота веществ основаны на видовом разнообразии и полноте сукцессий, возникших в результате преобразования сообществ на основе длительной эволюции видов.

Агроэкосистемы (сельскохозяйственные экосистемы), создаваемые человеком для получения высокой чистой продукции автотрофов (урожая), отличаются от природных рядом особенностей: 1. В них резко снижено разнообразие организмов. На полях обычно культивируют один или немногие виды растений, в связи с чем резко обедняется и животное население, и состав микроорганизмов в биоценозе. Выпас животных также сильно упрощает видовую структуру пастбищных сообществ. Культурные пастбища с подсевом трав приближаются по этому показателю к полям сельскохозяйственных растений. Видовое разнообразие разводных человеком животных ничтожно мало по сравнению с природным. 2. Виды, культивируемые человеком, поддерживаются искусственным отбором в состоянии, далеком от первоначального, и не могут выдерживать борьбу за существование с дикими видами без поддержки человека. 3. Агроэкосистемы получают дополнительный поток энергии, кроме солнечной, благодаря деятельности людей, животных и механизмов, обеспечивающих необходимые условия роста культивируемых видов. Чистая первичная продукция (урожай) удаляется из экосистемы и не поступает в цепи питания. Частичное использование ее вредителями представляет нежелательное явление и всячески пресекается деятельностью человека.

В настоящее время пахотными землями и пастбищами занято свыше 30% суши, и деятельность людей по поддержанию этих систем превращается в глобальный экологический фактор.

Несмотря на значительную упрощенность агроэкосистем в них все же сохраняется множество биоценологических связей, в конечном счете влияющих на судьбу урожая. Сопоставление сведений о фауне и флоре пшеничных полей показывает гигантскую сложность даже предельно простого агроценоза, здесь сохраняется более тысячи видов.

История формирования ценологических группировок, связанных с основными сельскохозяйственными культурами, насчитывает немногие сотни лет. Буквально на глазах человека формируются сообщества, приспособленные к жесткому прессу агротехнических режимов, с широким размахом колебательных циклов в жизни популяций, с четко отобранным кругом доминантов. Наглядно проявляются эволюционные сдвиги в экологических характеристиках и адаптивных показателях разных видов.

Условия, которым в идеале должны соответствовать поля сельскохозяйственных культур, — быть высокопродуктивными и вместе с тем стабильными — с экологической точки зрения несовместимы. В природных экосистемах первичная продукция растений потребляется в многочисленных цепях питания и вновь возвращается в виде минеральных солей и углекислого газа в систему биологического круговорота. Ограждая урожай от его природных потребителей, отчуждая его и заменяя естественный опад органическими и минеральными удобрениями, мы обрываем множество

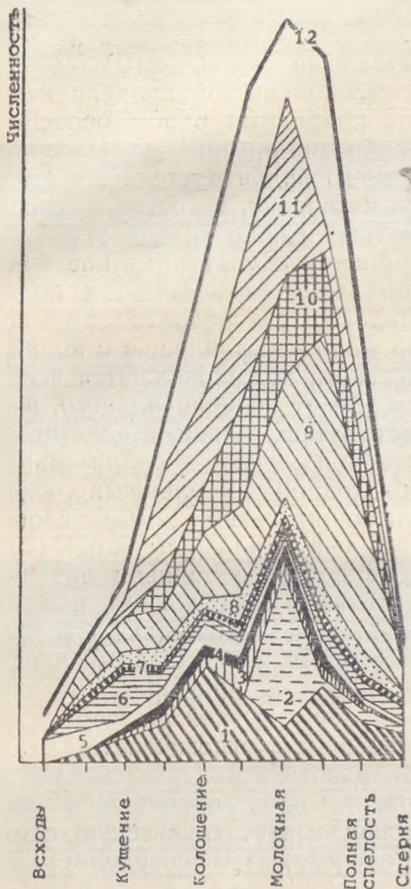


Рис. 89. Динамика численности насекомых в стеблестое овса (по Н. И. Куликову, 1985).

1 — цикады; 2 — личинки цикад; 3 — хлебный клопик; 4 — клопы-лигусы; 5 — хлебная полосатая блошка; 6 — жуки блестянки; 7 — божья коровка; 8 — паразитические перелючаторы; 9 — шведская муха; 10 — злаковые трипсы; 11 — злаковые тли; 12 — общая численность.

садов, пастбищных лугов, огородов, теплиц и других агроценозов представляют собой системы, специально поддерживаемые человеком на начальных стадиях сукцессионных преобразований. В агроценозах используется именно свойство пионерных сообществ производить высокую чистую продукцию. Но такие сообщества и в природе неустойчивы, не способны к самовозобновлению и саморегулированию, подвержены угрозе гибели от массового размножения вредителей или болезней. Они требуют неустанной деятельности по их поддержанию со стороны человека.

цепей питания и дисбалансируемое сообщество. По существу все усилия по созданию высокой чистой продукции отдельных культур в пользу человека есть борьба «против природы», которая требует большой затраты труда и материальных средств.

Вместе с тем агроценозы выступают гигантской лабораторией, где человек учится, используя отдельные звенья системы, управлять продукционным процессом и круговоротом веществ, регулировать численность популяций. Тщательное изучение таких относительно упрощенных систем, как агроценозы, вносит серьезный вклад в развитие общей биоценологии. В обедненных сообществах более резко вырисовываются те законы, которые лежат в основе объединения живых существ в надорганизменные системы. Богатый арсенал агротехнических средств, имеющийся на вооружении современного сельского хозяйства, позволяет экспериментально и в широких масштабах проверять различные пути воздействия на сообщества, оценивать степень их устойчивости и прочность связей в отдельных звеньях.

Все искусственно создаваемые в сельскохозяйственной практике экосистемы полей,

Сельскохозяйственное освоение территорий часто приводит к разрушению созданных природой механизмов регуляции численности отдельных видов и резким изменениям в уровне их обилия.

В агроценозах чаще всего происходят «экологические взрывы», как назвал Ч. Элтон чрезмерное увеличение численности отдельных видов. Последствия этих «взрывов» могут быть весьма существенными для сельского и лесного хозяйства. Так, распространение патогенного грибка фитофторы из Европы в Ирландию в прошлом столетии погубило весь урожай картофеля, вызвав сильный голод. Во Франции более 1 млн. га виноградников пришлось уничтожить в результате размножения корневой тли — филлоксеры. Колорадский жук — опасный вредитель картофеля за 20 лет прошлого столетия, начиная с 1859 г., распространился в Америке до границ Атлантического океана, а с 1920 г. успешно продвигается от западных берегов Европы на восток, захватив в настоящее время значительную часть европейской территории нашей страны.

Искусственная регуляция численности вредителей — по большей части необходимое условие поддержания агроэкосистем. Это связано прежде всего с необходимостью подавления видов, вышедших из-под контроля естественных регуляторных механизмов. В ряде случаев даже полное сохранение естественной регуляции численности вида не удовлетворяет экономическим требованиям.

Например, стабилизация численности яблонной плодожорки на уровне, при котором погибает большая часть урожая, с позиций естественного отбора не угрожает существованию яблони как вида. С хозяйственной же точки зрения необходимо резкое понижение уровня, на котором должна находиться численность плодожорки в садах. Поэтому в сельскохозяйственной практике применяют мощные средства подавления численности нежелательных видов: ядохимикаты, гербициды

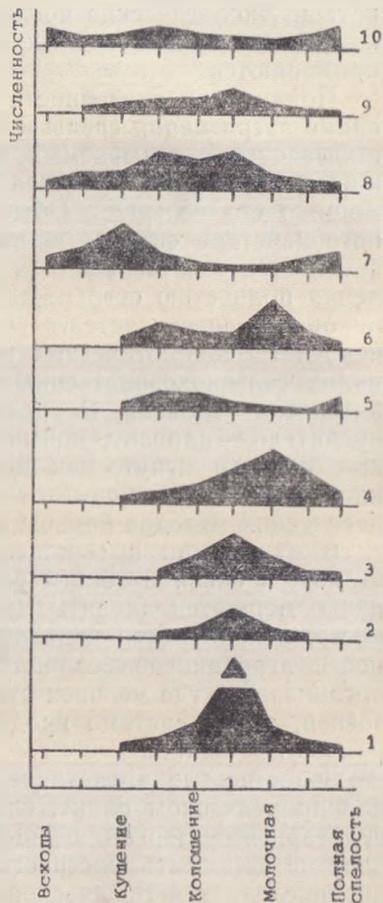


Рис. 90. Фазовая приуроченность насекомых-вредителей на посевах озимой пшеницы (по Н. И. Куликову, 1985) :

1 — злаковые тли; 2 — цикадка шести-точечная; 3 — цикадка полосатая; 4 — клопы-лигусы; 5 — хлебный клопик; 6 — злаковые трипсы; 7 — хлебная полосатая блошка; 8 — ростковая муха; 9 — яровая муха; 10 — шведская муха.

и т. д. Экологические последствия этих действий приводят, однако, к ряду нежелательных эффектов, кроме тех, для которых они применяются.

Подавление численности вредителей химическими средствами, кроме загрязнения среды и включения ядов в цепи питания, часто вызывает так называемый «бумеранг-эффект»: вслед за подавлением численности вредителя вскоре возникает новая, еще более мощная его вспышка. Обычно применение ядохимикатов тотального действия сильнее влияет на естественных врагов вредителя, чем на его собственные популяции. В результате следующие поколения полностью освобождаются из-под пресса паразитов и хищников и осуществляется их массовое размножение. Таким образом, недоучет биоценологических механизмов регуляции численности на полях сельскохозяйственных культур также не в экономических интересах человека. В трехзвенной цепи: культурное растение — вредитель — паразит, повышение чистой продукции растений может быть достигнуто как подавлением второго звена, так и усилением третьего. Именно этот подход используется в разработке биологических методов борьбы с вредителями.

В отношении к сообществам, складывающимся в агроэкосистемах, в связи с общим развитием экологических знаний постепенно меняются акценты. На смену представлениям об обрывочности, осколочности ценологических связей и предельной упрощенности агроценозов возникает понимание их сложной системной организации, где человек существенно влияет лишь на отдельные звенья, а вся система продолжает развиваться по естественным, природным законам.

Современные представления плодотворны и в теоретическом, и в практическом плане. Они стимулируют поиск внутренних регуляторных резервов агроценозов, использование которых позволяет не допускать массового размножения вредителей и негативных последствий химической борьбы с ними. В создании оптимальной структуры культурных фитоценозов также кроются новые возможности увеличения пределов первичной продукции. Изучение основных законов организации и пределов стабильности агроценозов дает теоретической экологии уникальные материалы.

С экологических позиций крайне опасно упрощать природное окружение человека, превращая весь ландшафт в агрохозяйственный. Основная стратегия по созданию высокопродуктивного и устойчивого ландшафта должна заключаться в сохранении и умножении его многообразия. «Если дикая природа отступает,— писал Ч. Элтон,— мы должны научиться передавать часть ее стойкости и богатства ландшафтам тех земель, с которых мы снимаем наши урожаи». Наряду с поддержанием высокопродуктивных полей следует особенно заботиться о сохранении как можно более многообразных заповедных, не подвергающихся усиленному антропогенному воздействию участков разного масштаба, с богатым видовым разнообразием, которые могли бы быть источником видов для восстанавливающихся в сукцессионных рядах со-

обществ. Эксплуатация ценных для человека природных систем не должна превышать их способности к самовосстановлению. Аграрный ландшафт должен быть разнообразным, с лесными полосами вокруг полей, живыми изгородями и перелесками.

Идея плановой реконструкции сельскохозяйственных ландшафтов родилась в нашей стране и связана с именами В. В. Докучаева и А. И. Воейкова. В настоящее время эти идеи приобретают особый экологический смысл, так как входят составной частью в общую стратегию охраны природы, окружающей человека.

БИОСФЕРА

ПОНЯТИЕ О БИОСФЕРЕ

Идея о влиянии жизни на природные процессы на огромных пространствах Земли была впервые научно обоснована на рубеже XIX и XX столетий в трудах В. В. Докучаева, который указал на зависимость типа почвообразования не только от климата, но и от совокупного влияния растительности и животных.

В 20-х годах нашего века в трудах В. И. Вернадского было разработано представление о биосфере как глобальной единой системе Земли, где весь основной ход геохимических и энергетических превращений определяется жизнью. Идея В. И. Вернадского намного опередили состояние современной ему науки и в должной мере были оценены лишь во второй половине века, после возникновения концепции экосистем. Большинство процессов, меняющихся в течение геологического времени лик нашей планеты, рассматривали ранее как чисто физические, химические или физико-химические явления (размыв, растворение, осаждение, гидролиз и т. п.). В. И. Вернадский впервые создал учение о геологической роли живых организмов, показав, что деятельность живых существ является главным фактором преобразования земной коры.

Биосферой В. И. Вернадский назвал ту область нашей планеты, в которой существует или когда-либо существовала жизнь и которая постоянно подвергается или подвергалась воздействию живых организмов.

Участие каждого отдельного организма в геологической истории Земли ничтожно мало. Однако живых существ на Земле бесконечно много, они обладают высоким потенциалом размножения, активно взаимодействуют со средой обитания и в конечном счете представляют в своей совокупности особый, глобальных масштабов фактор, преобразующий верхние оболочки Земли.

Значение организмов обусловлено их большим разнообразием, повсеместным распространением, длительностью существования в истории Земли, избирательным характером биохимической деятельности и исключительно высокой химической активностью по сравнению с другими компонентами природы.

Всю совокупность организмов на планете В. И. Вернадский назвал *живым веществом*, рассматривая в качестве его основных характеристик суммарную массу, химический состав и энергию.

Косное вещество, по В. И. Вернадскому, это совокупность тех веществ в биосфере, в образовании которых живые организмы не участвуют.

Биогенное вещество создается и перерабатывается жизнью, совокупностями живых организмов. Это источник чрезвычайно мощной потенциальной энергии (каменный уголь, битумы, известняки, нефть). После образования биогенного вещества живые организмы в нем малодейтельны.

Особой категорией является *биокосное вещество*. В. И. Вернадский писал, что оно «создается в биосфере одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя системы динамического равновесия тех и других». Организмы в биокосном веществе играют ведущую роль. Биокосное вещество планеты — это почвы, кора выветривания, все природные воды, свойства которых зависят от деятельности на Земле живого вещества.

Биосфера, таким образом, это та область Земли, которая охвачена влиянием живого вещества. С современных позиций биосферу рассматривают как наиболее крупную экосистему планеты, поддерживающую глобальный круговорот веществ.

Современная жизнь распространена в верхней части земной коры (литосфере), в нижних слоях воздушной оболочки Земли (атмосферы) и в водной оболочке Земли (гидросфере).

В глубь Земли живые организмы проникают на небольшое расстояние. В литосфере жизнь ограничивает прежде всего температура горных пород и подземных вод, которая постепенно возрастает с глубиной и на уровне 1,5—15 км уже превышает 100 °С. Самая большая глубина, на которой в породах земной коры были обнаружены бактерии, составляет 4 км. В нефтяных месторождениях на глубине 2—2,5 км бактерии регистрируются в значительном количестве. В океане жизнь распространена до более значительных глубин и встречается даже на дне океанических впадин в 10—11 км от поверхности, так как температура там около 0 °С. Однако, по В. И. Вернадскому, нижнюю границу биосферы следует проводить еще глубже. Постепенно накапливающиеся в океане гигантские толщи осадочных пород, происхождение которых связано с деятельностью живых существ, — это тоже части биосферы. В соответствии с динамическими процессами в земной коре осадочные породы постепенно вовлекаются в глубь ее, метаморфизуясь под действием высоких температуры и давления. Метаморфические породы земной коры, происходящие из осадочных, в конечном итоге также производные жизни.

Верхняя граница жизни в атмосфере определяется нарастанием с высотой ультрафиолетовой радиации. На высоте 25—27 км большую часть ультрафиолетового излучения Солнца поглощает находящийся здесь тонкий слой озона — озоновый экран. Все живое, поднимающееся выше защитного слоя озона, погибает. Атмосфера

же над поверхностью Земли насыщена многообразными живыми организмами, передвигающимися в воздухе активным или пассивным способом. Споры бактерий и грибов обнаруживают до высоты 20—22 км, но основная часть аэропланктона сосредоточена в слое до 1—1,5 км. В горах граница распространения наземной жизни около 6 км над уровнем моря.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНИ В БИОСФЕРЕ

На поверхности Земли в настоящее время полностью лишены живых существ лишь области обширных оледенений и кратеры действующих вулканов. В. И. Вернадский указывал на «всюдность» жизни в биосфере. Об этом свидетельствует история нашей планеты. Жизнь появилась локально в водоемах и затем распространялась все шире и шире, заняв все материки. Постепенно она захватила всю биосферу, и захват этот, по мнению В. И. Вернадского, еще не закончился. Об этих потенциальных возможностях свидетельствуют масштабы приспособляемости живых организмов.

Крайние пределы температур, которые выносят некоторые формы жизни (в латентном состоянии), — от практически абсолютного нуля до +180 °С. Давление, при котором существует жизнь, — от долей атмосферы на большой высоте до тысячи и более атмосфер на больших глубинах. Для ряда бактерий верхние критические точки давления лежат в области $12 \cdot 10^8$ Па (12 тыс. атм). С другой стороны, семена и споры растений, мелкие животные в анабиозе сохраняют жизнеспособность в полном вакууме.

Живые организмы могут существовать в широком диапазоне химических условий среды. Первые живые существа Земли жили в бескислородной атмосфере. Анаэробный обмен свойствен и многим современным организмам, в том числе многоклеточным.

Укусные угрицы (нематоды) обитают в чанах с бродящим укусом. Ряд микроорганизмов живет в концентрированных растворах солей, в том числе медного купороса, фторида натрия, в насыщенном растворе поваренной соли. Серные бактерии выдерживают децимолярные растворы серной кислоты.

Некоторые особо устойчивые формы могут существовать даже при действии ионизирующей радиации. Например, ряд инфузорий выдерживает излучение, по дозе в 3 млн. раз превышающее естественный радиоактивный фон на поверхности Земли, а некоторые бактерии обнаружены даже в котлах ядерных реакторов.

Выносливость жизни в целом к отдельным факторам среды шире диапазонов тех условий, которые существуют в современной биосфере. Жизнь, таким образом, обладает значительным «запасом прочности», устойчивости к воздействию среды и потенциальной способностью к еще большему распространению.

Наряду с этим распределение жизни в биосфере отличается крайней неравномерностью. Она слабо развита в пустынях, тундрах, глубинах океана, высоко в горах, тогда как в других участ-

ках биосферы чрезвычайно обильна и разнообразна. Наиболее высока концентрация живого вещества на границах раздела основных сред — в почве, т. е. пограничном слое между литосферой и атмосферой, в поверхностных слоях океана, на дне водоемов и особенно — на литорали, в лиманах и эстуариях рек, где все три среды — почва, вода и воздух, — близко соседствуют друг с другом. Места наибольшей концентрации организмов в биосфере В. И. Вернадский назвал «пленками жизни».

ЖИВОЕ ВЕЩЕСТВО

Суммарный химический состав живых организмов во многом отличается от состава атмосферы и литосферы. Он ближе к химическому составу гидросферы по абсолютному преобладанию атомов водорода и кислорода, но, в отличие от гидросферы, в организмах относительно велика доля углерода, кальция и азота. Живое вещество в основном состоит из элементов, являющихся водными и воздушными мигрантами, т. е. образующих газообразные и растворимые соединения. Заслуживает внимания то обстоятельство, что 99,9% массы живых организмов приходится на те 14 элементов, которые преобладают и в земной коре, составляя в ней 98,9%, хотя и в других соотношениях. Таким образом, жизнь —

это химическое производное земной коры. В организмах обнаружены почти все элементы таблицы Менделеева, т. е. они характеризуются той же химией, что и неживая природа.

Биохимические процессы, осуществляющиеся в организмах, представляют собой сложные, организованные в циклы цепи реакций. На воспроизведение их в неживой природе потребовались бы огромные энергетические затраты. В живых организмах они протекают при посредстве белковых катализаторов — ферментов, понижающих энергию активации молекул на несколько порядков величины. Так как материалы и энергию для обменных реакций живые существа черпают в окружающей среде, они преобразуют среду уже только тем, что живут.

В. И. Вернадский подчеркивал, что живое вещество — самая активная форма материи во

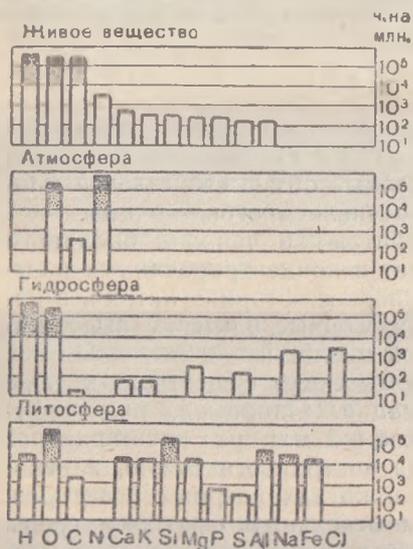


Рис. 91. Участие различных химических элементов в построении живого вещества атмосферы, гидросферы и литосферы (относительные числа атомов) (по В. Лархеру, 1978). Выделены самые распространенные элементы.

Вселенной. Оно производит гигантскую геохимическую работу в биосфере, полностью преобразовав верхние оболочки Земли за время своего существования.

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ РАБОТА ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА

Более 99% энергии, поступающей на поверхность Земли, составляет излучение Солнца. Эта энергия растрачивается в громадном большинстве физических и химических процессов в гидросфере, атмосфере и литосфере: перемешивании воздушных и водных масс, выветривании, испарении, перераспределении веществ, растворении минералов, поглощении и выделении газов и т. п.

На Земле существует один-единственный процесс, при котором энергия солнечного излучения не только тратится и перераспределяется, но и связывается, запасается на очень длительное время. Этот процесс — создание органического вещества в ходе фотосинтеза. Сжигая в топках каменный уголь, мы освобождаем и используем солнечную энергию, запасенную растительностью сотни миллионов лет назад.

Основная планетарная функция живого вещества на Земле заключается, таким образом, в связывании и запасании солнечной энергии, которая затем идет на поддержание множества других геохимических процессов в биосфере.

За время существования жизни на Земле живое вещество превратило в химическую работу огромное количество солнечной энергии. Значительная часть ее в ходе геологической истории накопилась в связанном виде. Для современной биосферы характерны залежи угля и других органических веществ, образовавшихся в палеозое, мезозое и кайнозое.

В биосфере в результате жизнедеятельности микроорганизмов в больших масштабах осуществляются такие химические процессы, как окисление и восстановление элементов с переменной валентностью (азот, сера, железо, марганец и др.). Микроорганизмы-восстановители гетеротрофны, используют в качестве источника энергии органические вещества. К ним относятся денитрифицирующие и сульфатредуцирующие бактерии, восстанавливающие из окисленных форм азот до элементарного состояния и серу до сероводорода. Микроорганизмы-окислители могут быть как автотрофами, так и гетеротрофами. Это бактерии, окисляющие сероводород и серу, нитри- и нитрофицирующие микроорганизмы, железные и марганцевые бактерии, концентрирующие эти металлы в своих клетках.

Геологические результаты деятельности этих организмов проявляются в образовании осадочных месторождений серы, образовании в анаэробных условиях залежей сульфидов металлов, а в аэробных — окисление их и перевод в растворимое состояние, возникновение железных и железомарганцевых руд.

За счет жизнедеятельности огромного числа гетеротрофов, в основном грибов, животных и микроорганизмов, происходит гигантская, в масштабах всей Земли, работа по разложению органических остатков. При деструкции органической массы протекают два параллельных процесса. Разложение органических соединений в конечном счете до углекислого газа, аммиака и воды, а в анаэробных условиях еще и до водорода и углеводов представляет процесс минерализации. Продукты минерализации вновь используются автотрофами. Кроме того, в почве часть освобождающихся веществ ароматической природы под влиянием жизнедеятельности микроорганизмов вновь конденсируется с образованием сложного комплекса соединений — почвенного гумуса (различные гумусовые кислоты и их соли) со значительным запасом энергии. Этот процесс стимулируется деятельностью многих почвенных групп гетеротрофов. Гумус является основой почвенного плодородия. Его разложение протекает в дальнейшем очень медленно, под влиянием определенной, автохтонной микрофлоры почв, чем достигается постоянство в обеспечении растений элементами минерального питания.

Природные воды, обогащенные этими продуктами минерализации, становятся химически высокоактивными и выветривают горные породы.

Процесс разложения органических веществ, при котором освобождается химическая энергия, характерен для всех частей биосферы, где есть живые организмы, тогда как фотосинтез протекает только на поверхности суши и в верхнем слое водоемов. Часть органического вещества, попадающего в условия, неблагоприятные для деятельности деструкторов, захоранивается и консервируется в составе осадочных пород, поэтому синтез органических веществ в масштабе всей биосферы не полностью уравнивается их разложением.

Эта некоторая несбалансированность процессов синтеза и разложения органических веществ в биосфере определила кислородный режим современной воздушной оболочки Земли.

Кислород атмосферы накоплен за счет фотосинтеза. Единственный источник абиогенного поступления свободного кислорода — фотодиссоциация молекул воды в верхних слоях атмосферы — очень незначителен. Количество молекул O_2 , выделяемых зелеными растениями, пропорционально количеству связываемых молекул CO_2 . Выделенный кислород вновь используется на окисление углерода при минерализации органического вещества и дыхания организмов, но так как часть органических веществ захоранивается в осадочных породах, то эквивалентное количество O_2 остается в атмосфере. Значительная часть его идет на окисление минеральных веществ. С увеличением концентрации свободного кислорода в воздухе расход его на окисление минералов возрастает, с уменьшением — снижается. Накопление кислорода в атмосфере началось еще с докембрия, и к началу палеозоя содержание его, по некоторым данным, не превышало 10% от современного. В даль-

нейшем оно подвергалось довольно значительным колебаниям, но в целом с тех пор неуклонно растет, хотя в истории Земли были периоды, когда концентрация O_2 , по-видимому, превышала современную. Весь наличный запас свободного кислорода в атмосфере оценивается в $1,6 \times 10^{15}$ г, зеленые растения могут воссоздать его за 10 тыс. лет.

В верхних слоях тропосферы под влиянием ультрафиолетового излучения из кислорода образуется озон. Существование озонового экрана также результат деятельности живого вещества, которое, по выражению В. И. Вернадского, «как бы само создает себе область жизни».

Углекислый газ поступает в атмосферу за счет дыхания всех организмов. Второй, менее мощный его источник — выделение по трещинам земной коры из осадочных пород за счет химических процессов, совершающихся под действием высоких температур. Он также имеет биогенное происхождение. Часть углекислого газа поступает в атмосферу из абиогенного источника — непосредственно из мантии Земли при вулканических извержениях. Эта часть лишь 0,01% от CO_2 , выделенного живыми организмами. Расходуется углекислый газ в процессах органического синтеза, а также на выветривание горных пород и образование карбонатов. Содержание CO_2 в атмосфере в ранний период развития жизни было более высоким. В течение фанерозоя оно изменялось в достаточно широком диапазоне. В девоне и начале карбона, а также в перми, по новейшим подсчетам, оно превышало современный уровень в 6—10 раз, а начиная с середины мела неуклонно падает.

Азот атмосферы химически инертен, но и он участвует в процессах синтеза и распада органического вещества. Азот усваивают из атмосферы многие прокариотические организмы — азотфиксаторы, после их смерти он переходит в доступные растениям соединения и включается в цепи питания и разложения.

К газам органического происхождения относятся также сероводород, метан и множество других летучих соединений, создаваемых живым веществом. За один день, например, 1 га можжевелового леса может выделить в атмосферу до 30 кг летучих веществ — фитонцидов.

Продуцируя и потребляя газообразные вещества, организмы биосферы поддерживают постоянство состава воздушной оболочки Земли.

Живое вещество перераспределяет атомы в биосфере. Многие организмы обладают способностью накапливать, концентрировать в себе определенные элементы, несмотря на часто ничтожное содержание их в окружающей среде. Например, литотамниевые водоросли накапливают в своих телах до 10% магния, в раковинах брахиопод содержится около 20% фосфора, в серных бактериях — до 10% серы. Многие организмы концентрируют кальций, кремний, натрий, алюминий, иод и т. д. Отмирая и захораниваясь в массе, они образуют скопления этих веществ. Возникают залежи таких соединений, как известняки, бокситы, фосфориты, осадоч-

ная железная руда и др. Многие из них человек использует как полезные ископаемые.

Живое вещество активно участвует также в грандиозных процессах перемещения, миграции атомов в биосфере через систему больших и малых круговоротов.

СТАБИЛЬНОСТЬ БИОСФЕРЫ

Наряду с биологическим круговоротом в биосфере протекает и круговорот воды, источником энергии для которого служит излучение Солнца. В этом круговороте активно участвуют и живые организмы. Особенно велика роль транспирирующих растений, на создание единицы продукции которых требуется в сотни раз больше транспирируемой влаги.

В пределах ландшафтов круговорот воды заключается в испарении ее с поверхности почвы, водоемов и растений, концентрации облаков и выпадении осадков. В пределах всей планеты этот круговорот выражается в водообмене океаны — материка. Вода, испаряемая с поверхности океана, переносится ветрами на материки, выпадает над ними и с речным и подземным стоком вновь возвращается в океан. Круговорот воды — главный агент механической работы в биосфере, тогда как биологический круговорот обусловлен в основном химическими процессами, которые сопровождаются превращением химической энергии. Та работа, которая совершается на Земле водами, — выветривание, растворение и т. п. — производится или при участии живых организмов, или за счет продуктов их жизнедеятельности. Перемещение воды осуществляет в биосфере процессы эрозии, транспорта, перераспределения, осаждения и накопления механических и химических осадков на суше и в океане.

Солнечная энергия вызывает также планетарные перемещения воздушных масс в результате их неравномерного нагревания. Возникают грандиозные процессы атмосферной циркуляции, которые носят ритмический, сезонный характер.

Все эти планетарные процессы на Земле тесно переплетены, образуя общий, глобальный круговорот вещества, перераспределяющий энергию, поступающую от Солнца. Он осуществляется через систему более мелких, локальных круговоротов. К этим циклам подключаются тектонические процессы, обусловленные вулканической деятельностью и движением океанических плит в земной коре. В результате на Земле поддерживается большой геологический круговорот веществ.

Любой малый биологический круговорот характеризуется многократным включением атомов в тела живых организмов и выходом их в непосредственно окружающую среду, откуда они вновь могут быть использованы организмами. Скорости этих включений и время удержания атомов в составе биомассы для каждой конкретной экосистемы различны. Биологический круговорот поэтому

характеризуется следующими показателями: 1) *емкостью биологического круговорота* — количеством химических элементов, находящихся одновременно в составе живого вещества в данной экосистеме; 2) *скоростью биологического круговорота* — количеством живого вещества, образующегося и разлагающегося в единицу времени.

Для различных ландшафтов скорость биологического круговорота можно определить, учитывая ежегодный абсолютный прирост биомассы, ежегодный относительный прирост (в % от биомассы), а также ежегодный абсолютный и относительный опад растительности.

Скорость биологических круговоротов на суше составляет годы и десятки лет, а в водных экосистемах — несколько дней или недель.

Биологический круговорот суши и биологический круговорот гидросферы объединяют круговороты отдельных ландшафтов посредством водного стока и атмосферных перемещений. Особенно большую роль циркуляция атмосферы и воды играет в объединении всех материков и океанов в единый круговорот биосферы.

Большой геологический круговорот вовлекает осадочные породы в глубь земной коры, надолго выключая содержащиеся в них элементы из системы биологического круговорота. В ходе геологической истории метаморфизированные осадочные породы, вновь оказавшись на поверхности Земли, постепенно разрушаются деятельностью живых организмов, воды и воздуха и снова включаются в биосферный круговорот.

Для каждого элемента характерна своя скорость миграции в малых и больших циклах. Весь кислород атмосферы проходит через живое вещество за 2 тыс., а весь углекислый газ — за 300 лет. Локальные круговороты осуществляются значительно быстрее.

Атмосфера, океан и осадочные породы служат одновременно резервуарами биогенных элементов. Скорости всех циклов отдельных элементов в биосфере теснейшим образом сопряжены между собой.

Биосфера выступает как огромная, чрезвычайно сложная экосистема, работающая в стационарном режиме на основе тонкой регуляции всех составляющих ее частей и процессов.

Стабильность биосферы основывается на высоком разнообразии живых организмов, отдельные группы которых выполняют различные функции в поддержании общего потока вещества и распределении энергии, на теснейшем переплетении и взаимосвязи биогенных и абиогенных процессов, на согласованности циклов отдельных элементов и уравнивании емкости отдельных резервуаров. В биосфере действуют сложные системы обратных связей и зависимостей.

Как показывают исследования, по крайней мере последние 600 млн. лет, начиная с кембрия, характер основных круговоротов на Земле существенно не менялся. Осуществлялись фундаментальные геохимические процессы, характерные и для современной

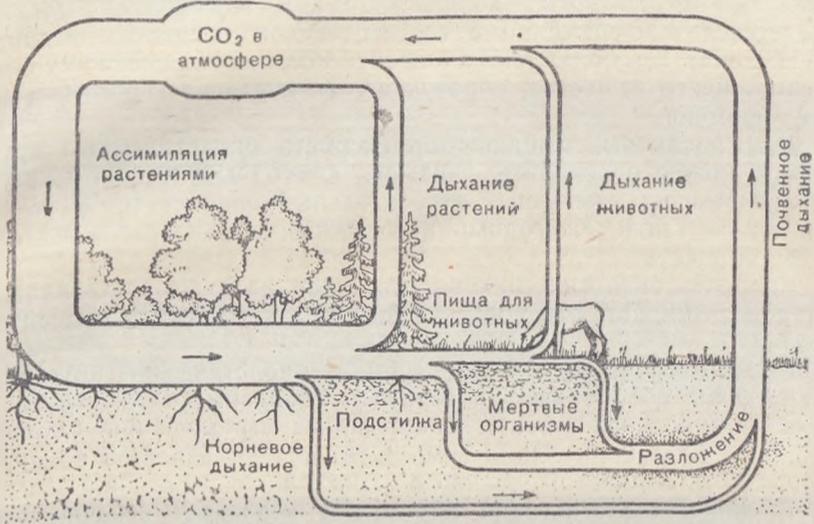


Рис. 92. Круговорот углерода в биосфере (по Б. Болину, 1972).

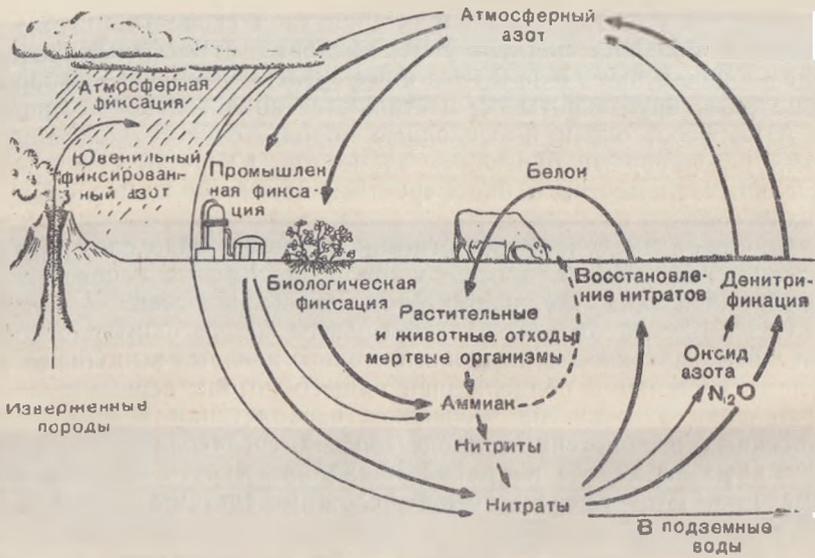


Рис. 93. Круговорот азота в биосфере (по К. Делвичу, 1972).

эпохи: накопление кислорода, связывание инертного азота, осаждение кальция, образование кремнистых сланцев, отложение железных и марганцевых руд и сульфидных минералов, накопление фосфора и т. д. Менялись лишь скорости этих процессов. По видимому, не менялся существенно и общий поток атомов, вовлекаемых в живые организмы. Есть основание считать, что масса живого вещества оставалась приблизительно постоянной начиная с карбона, т. е. биосфера с тех пор поддерживает себя в определенном режиме круговоротов. Стабильное состояние биосферы обусловлено в первую очередь деятельностью самого живого вещества, обеспечивающей определенную скорость фиксации солнечной энергии и биогенной миграции атомов. Таким образом, жизнь на Земле сама стабилизирует условия своего существования, что дает ей возможность развиваться бесконечно долго.

Однако стабильность биосферы имеет определенные пределы и нарушение ее регуляторных возможностей чревато серьезными последствиями.

Выступая как важнейший агент связывания и перераспределения на поверхности Земли космической энергии, живое вещество выполняет тем самым функцию космического значения.

Однако в настоящее время на Земле появилась новая сила, по мощности воздействия на поверхностные оболочки планеты почти не уступающая суммарному действию живых организмов — человечество с его социальными законами развития и мощной техникой, позволяющей влиять на вековой ход биосферных процессов. Современное человечество использует не только огромные энергетические ресурсы биосферы, но и небiosферные источники энергии (например, атомной), ускоряя геохимические преобразования природы. Некоторые процессы, вызванные технической деятельностью человека, направлены противоположно по отношению к естественному ходу их в биосфере (рассеивание металлов руд, углерода и других биогенных элементов, торможение минерализации и гумификации, освобождение законсервированного углерода и его окисление, нарушение крупномасштабных процессов в атмосфере, влияющих на климат, и т. п.).

В. И. Вернадский считал возможным говорить даже об автотрофной роли человечества, понимая под этим возрастающие масштабы искусственного синтеза органических материалов, различных полимеров и других веществ, часто даже не имеющих аналогов в живой природе.

Современная деятельность человека во многом нанесла непредвиденный ущерб окружающей среде, что в конечном итоге угрожает дальнейшему развитию самого человечества. Эти изменения на данном этапе еще не являются непоправимыми. Поэтому одна из основных задач современной экологии — это изучение регуляторных процессов в биосфере, создание научного фундамента ее рационального использования. Основные законы функционирования биосферы уже вырисовываются, но предстоит еще многое сделать объединенными усилиями экологов всех стран мира.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ

Надорганизменные системы, которые изучает экология — популяции, биоценозы, экосистемы — чрезвычайно сложны. В них возникает множество взаимосвязей, сила и постоянство которых непрерывно меняются. Одни и те же внешние воздействия могут привести к различным, иногда прямо противоположным результатам, в зависимости от того, в каком состоянии находилась система в момент воздействия.

Предвидеть ответные реакции системы на действие конкретных факторов можно лишь через сложный анализ существующих в ней количественных взаимоотношений и закономерностей. В экологии поэтому широкое распространение получил метод *математического моделирования* как средство изучения и прогнозирования природных процессов.

Суть метода заключается в том, что с помощью математических символов строится абстрактное упрощенное подобие изучаемой системы. Затем, меняя значение отдельных параметров, исследуют, как поведет себя данная искусственная система, т. е. как изменится конечный результат.

Модели строят на основании сведений, накопленных в полевых наблюдениях и экспериментах. Чтобы построить математическую модель, которая была бы адекватной, т. е. правильно отражала реальные процессы, требуются существенные эмпирические знания. Отобразить все бесконечное множество связей популяции или биоценоза в единой математической схеме нереально. Однако, руководствуясь пониманием, что в надорганизменных системах имеется внутренняя структура и, следовательно, действует принцип «не все связи существенны», можно выделить главные связи и получить более или менее верное приближение к действительности.

В построении математических моделей сложных процессов выделяются следующие этапы.

1. Прежде всего, те реальные явления, которые хотят смоделировать, должны быть тщательно изучены: выявлены главные компоненты и установлены законы, определяющие характер взаимодействия между ними. Если неясно, как связаны между собой реальные объекты, построение адекватной модели невозможно. На этом этапе должны быть сформулированы те вопросы, ответ на которые должна дать модель. Прежде чем строить математическую модель природного явления, надо иметь гипотезу о его течении.

2. Разрабатывается математическая теория, описывающая изучаемые процессы с необходимой детальностью. На ее основе строится модель в виде системы абстрактных взаимодействий. Установленные законы должны быть облечены в точную математическую форму. Конкретные модели могут быть представлены в аналитической форме (системой аналитических уравнений) или в виде логической схемы машинной программы. Модель природного

явления есть строгое математическое выражение сформулированной гипотезы.

3. Проверка модели — расчет на основе модели и сравнение результатов с действительностью. При этом проверяется правильность сформулированной гипотезы. При значительном расхождении сведений модель отвергают или совершенствуют. При согласованности результатов модели используют для прогноза, вводя в них различные исходные параметры.

Следует, однако, отметить, что сама по себе математическая модель не может служить абсолютным доказательством правильности той или иной гипотезы, так как может оказаться, что разные гипотезы приводят к сходным результатам, но она служит одним из путей анализа реальности.

Расчетные методы, в случае правильно построенной модели, помогают увидеть то, что трудно или невозможно проверить в эксперименте, позволяют воспроизводить такие процессы, наблюдение которых в природе потребовало бы много сил и больших промежутков времени. В математических моделях можно «проигрывать» разные варианты — вычленивать разные связи, комбинировать отдельные факторы, упрощать или усложнять структуру систем, менять последовательность и силу воздействий — все это дает возможность лучше понять механизмы, действующие в природных условиях.

Моделируют различные по характеру процессы, происходящие в реальной среде, как, например, отдельные типы экологических взаимодействий хищник — жертва, паразит — хозяин, конкурентные отношения, мутуализм и др. Математическими моделями описываются и проверяются разные варианты динамики численности популяций, продукционные процессы в экосистемах, условия стабилизации сообществ, ход восстановления систем при разных формах нарушений и многие другие явления. Сами методы математического моделирования биологических систем развиваются, совершенствуются и разнообразятся.

Например, одну из простейших математических моделей для системы паразит — хозяин в динамике численности насекомых разработал в 1925 г. А. Лотки, который вывел следующие уравнения:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - p_1 N_1 N_2; \quad \frac{dN_2}{dt} = p_2 N_1 N_2 - d_2 N_2,$$

где N_1 — численность популяции хозяина; N_2 — численность популяции паразита; r_1 — удельная скорость увеличения популяции хозяина; d_2 — удельная скорость гибели популяции паразита; p_1 и p_2 — константы. График процесса паразитической инвазии, построенный по таким уравнениям, обнаруживает, что в результате взаимодействия двух видов должны возникать осцилляции (колебания) с постоянной амплитудой, которая зависит от соотношения между скоростями увеличения численности двух видов.

В то же время математик В. Вольтерра выявил сходные закономерности для системы хищник — жертва, обрабатывая статистические данные рыбного промысла. Один из выведенных им законов — «закон периодического цикла» — гласит, что процесс уничтожения одного вида другим может привести к периодическим колебаниям численности популяций обоих видов, зависящих только от коэффициентов роста популяций хищника и жертвы и от исходной относительной численности.

В период, когда были сделаны эти расчеты, экологи вели поиск причин циклических колебаний численности, которые были обнаружены к тому времени у ряда видов. Делались попытки отыскать внешние факторы (космические, солнечные, атмосферные), ответственные за периодические изменения популяций. Модели А. Лотки и В. Вольтерра позволили выдвинуть идею, что периодический колебательный режим в популяциях может возникнуть в результате межвидовых отношений и без внешнего периодического воздействия. Эта идея оказалась плодотворной для дальнейшего развития теории динамики численности популяций. Однако сама модель являлась не адекватной, т. е. не описывала действительность, так как в природе практически не обнаруживаются подобные непрерывные осцилляции с постоянной амплитудой у пар видов, связанных по типу хищник — жертва или паразит — хозяин.

Уравнения А. Лотки и В. Вольтерра были чрезвычайно упрощенными, так как исходили из целого ряда нереальных допущений: что изменение численности популяции одного вида немедленно вызывает ответную реакцию популяции другого вида, что «аппетиты» хищника беспредельны, поиски жертв случайны, что плодовитость хищников пропорциональна численности всей популяции жертв.

Как показал Г. Ф. Гаузе (1934, 1935 гг.), даже в условиях упрощенного эксперимента с простейшими трудно добиться соблюдения этих допущений. В его опытах с инфузориями удалось получить лишь два цикла хищник — жертва, после чего система пришла к разрушению. В природе колебания численностей имеют более сложный характер. Во взаимодействиях хищника и жертвы широко распространен эффект «запаздывания» из-за разницы в скоростях размножения, играют роль такие показатели, как степень насыщения («функциональная реакция») хищников, время, затрачиваемое ими на поиск и поимку добычи, способность переключаться на другую пищу, защитные приспособления жертв, размещение их в пространстве и территориальное поведение, возрастная и половая структура популяций и многое другое. Кроме того, рост численности популяций может сдерживаться и другими причинами, в том числе внутривидовыми взаимоотношениями.

В 1933 г. А. Никольсон, несколько усложнив математическую модель Лотки и введя в систему дополнительных хозяев и паразитов, показал, что это ослабляет осцилляции. В 1936 г. А. Н. Колмогоров разработал новые подходы и описал также возможности устойчивого стационарного состояния системы взаи-

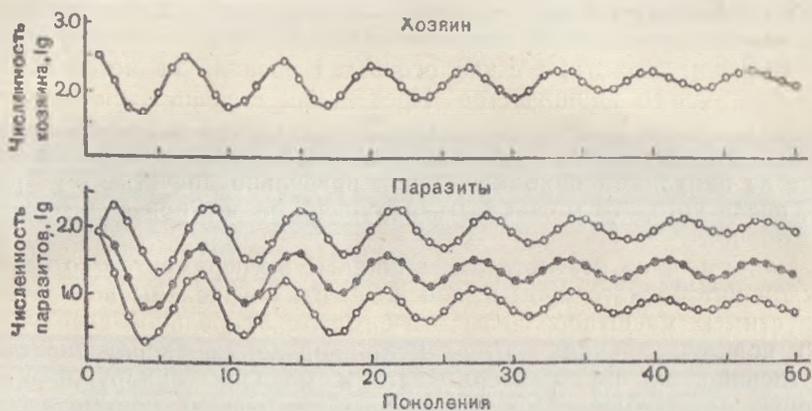


Рис. 94. Расчетная модель, показывающая устойчивое сосуществование хозяина и трех паразитов (Дж. Варли и др., 1978).

модействующих через трофические связи видов. Позднее для систем хищник — жертва, паразит — хозяин было предложено множество других моделей. С введением в модели дополнительных параметров сильно усложняется математический аппарат и техника расчетов. Многие из этих ограничений позволило снять использование электронно-вычислительных машин.

С 60-х годов появляется множество работ, посвященных математическому анализу с помощью ЭВМ взаимоотношений хищник — жертва и паразит — хозяин. Экспериментирование с моделями на вычислительных машинах открыло широкие возможности для поиска стратегий управления биологическими системами. Моделирование на ЭВМ позволяет также совершенствовать систему сбора исходных сведений. Так, если модель содержит нереалистические предположения, то картина на выходе ЭВМ позволяет понять, как надо упорядочить эксперименты и наблюдения для получения необходимой количественной информации.

Модели хищник — жертва

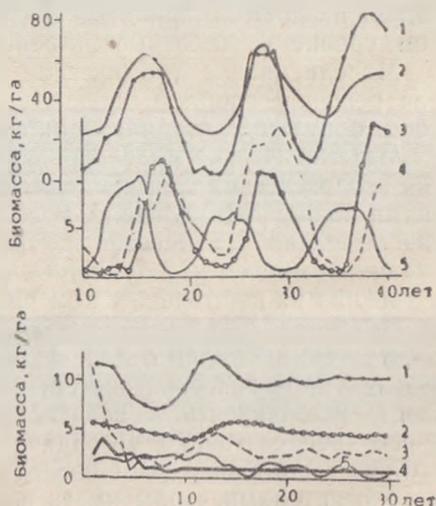


Рис. 95. Колебания массы рыб в озере с высокой (А) и низкой (Б) продукцией бентоса по данным математического моделирования (на основе экологических характеристик отдельных видов рыб и сведений о продукции зоопланктона и бентоса) (по Л. А. Жакову, 1984): 1 — окунь; 2 — лещ; 3 — щука; 4 — плотва; 5 — карась. Дополнительная шкала — биомасса окуня.

вооруженность человеческого общества. Одним из успехов естествознания XX в. явилось осознание неразрывного диалектического единства общества и природы, необходимости перехода от концепции господства человека над природой к концепции взаимодействия с нею.

В. И. Вернадский в первой половине нашего века предвидел развитие биосферы в *ноосферу* — сферу разума. Определяя сегодняшний этап развития биосферы и населяющего ее человеческого общества, можно сказать, что в биосферных явлениях технологические и вообще антропогенные процессы будут играть все возрастающую роль.

Развитие экологии как науки, изучающей взаимоотношения организмов с окружающей средой, привело к пониманию того, что человеческое общество в своих связях с природой также должно подчиняться экологическим законам. Это резко изменило роль экологии, которая приобрела особую ответственность за решение многих проблем, связанных со способами хозяйствования человека на планете. Главные из них — проблемы рационального использования природных ресурсов и обеспечение устойчивости среды жизни.

Задача современного естествознания — разработать такую систему мероприятий, которая обеспечила бы функционирование биосферы в новых условиях и неограниченно долгое существование человечества на нашей планете.

В сложной иерархической организации живой природы заложены огромные резервы саморегуляции, но для вскрытия этих резервов необходимо грамотное вмешательство в процессы, протекающие в биосфере. Стратегию такого вмешательства может определить экология, опирающаяся на достижения естественных и социальных наук.

Глобальный характер экологических проблем приводит к тому, что при их решении сталкиваются интересы различных общественных групп, социальных институтов, отдельных стран, регионов, социально-экономических систем, поэтому они становятся объектом острой идеологической и политической борьбы, столкновения мировоззренческих установок. Дискуссии, которые ведутся вокруг экологических проблем, все больше выходят за чисто научные рамки и привлекают активное внимание мировой общественности.

В связи с этим большое значение имеет прогрессивная политика нашего государства в области охраны природной среды и рационального использования ресурсов, основные современные положения которой зафиксированы в новой редакции Программы КПСС, в материалах XXV, XXVI и XXVII съездов партии и в Конституции СССР, в постановлениях Верховного Совета и Совета Министров СССР.

В основу всех отраслей народного хозяйства должны быть положены фундаментальные экологические принципы. Это обеспечит успешное развитие всех производительных сил и получение

высококачественной продукции в количестве, достаточном для всего населения.

Интенсивное развитие экологии в последнее время существенно продвинуло ее теорию и создало основу для успешного решения многих практических задач. Экология продолжает развивать свои методы и подходы, внедряясь во все формы взаимоотношения с природой и смыкаясь с широким фронтом других наук.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ

Биологические ресурсы Земли — это все живые организмы, их популяции и сообщества, обеспечивающие полноценное существование современного человека и его будущих поколений. Это ресурсы первостепенной значимости, поскольку они определяют прежде всего биологическую основу жизнедеятельности людей.

Отличительная черта биологических ресурсов — их возобновимость, определяемая процессами размножения организмов. Это дает принципиальную биологическую основу для возможности устойчивого существования человечества. Основным принципом при этом является неистощимость, т. е. использование прироста биологической продукции в масштабах, не нарушающих процесс производства.

Биологические ресурсы, за счет которых живет человеческое общество, делятся на 3 категории: 1) жизнеобеспечивающие системы биосферы; 2) биоресурсы, вовлеченные в непосредственно хозяйственную деятельность человека; 3) ресурсы, необходимые для гармоничного духовного и физического развития людей.

Жизнеобеспечивающие системы биосферы определяют нормальное функционирование природных и антропогенных систем и в конечном счете — устойчивость всей биосферы в целом. Это все группы живых организмов растений, животных, грибов, бактерий, — обеспечивающих полноту и скорость биологических круговоротов, газовый состав атмосферы, качество природных вод, естественное почвенное плодородие, самоочистительные способности почв и водоемов, масштабы и темпы первичных и восстановительных сукцессий.

Современный экологический кризис возникает именно из-за глобальных воздействий на живой покров, подрыва естественных регуляторных механизмов природы. Возможности управления этими механизмами в первую очередь связаны с экологической проблемой сохранения и поддержания генетического разнообразия жизни.

В современных условиях постепенно возрастает содержание углекислого газа в атмосфере в результате сжигания ископаемого топлива, работы промышленных предприятий и транспорта. Растет также уровень таких промышленных отходов, которые могут повредить озоновый слой, защищающий Землю от жесткой солнечной радиации. В ряде крупных регионов не сбалансированы процессы продукции и потребления кислорода. На сильно урбани-

зированных территориях кислорода используется больше, чем его продуцирует зеленый покров прилегающих земель. Леса на огромных площадях заменены агроценозами, дающими кислорода в несколько раз меньше. Сложившаяся ситуация требует пересмотра размещения и организации производств, экологического планирования ландшафтов, организации постоянного контроля за состоянием живых систем, обеспечивающих самоочищение и поддержание газового состава воздуха.

Для восстановления и поддержания качества природных вод необходимо стимулировать активность популяций организмов-фильтраторов, управляя ходом их численности. Необходимо также уметь управлять живым миром почвы. Плодородие почв представляет собой результат длительной эволюции, так как почва — биокосное тело и ее свойства решающим образом зависят от деятельности населяющих ее организмов. Нерациональное использование минеральных удобрений, ядохимикатов, загрязнение промышленными отходами, неправильная агротехника приводят к подавлению биологической активности и деградации почв, уменьшению гумусовых запасов, являющихся резервом естественного плодородия. Нарушение деструкционных процессов замедляет интенсивность биологических круговоротов.

В поддержании стабильности природной среды важны не только средообразующие функции живых организмов, но и их регуляторная роль в ограничении численности популяций. В связи с этим биологическими ресурсами являются паразитические и хищные виды, энтомофаги, опылители и другие экологические группы, играющие большую роль в жизни природы. Вот почему к числу важных практических вопросов относятся проблемы защиты растений, охраны опылителей и энтомофагов, изучение возбудителей и переносчиков болезней, всего спектра биотических связей хозяйственно ценных видов.

Биологические ресурсы, непосредственно вовлекаемые в сферу деятельности человека, — источники пищевых продуктов, технологического сырья, лекарственных препаратов. К ним относятся в первую очередь виды, специально культивируемые человеком: объекты сельскохозяйственного производства, рыбоводства, звероводства, специально выращиваемые лесные культуры, виды используемые для промышленных биотехнологий, и др.

Основная цель в использовании этой категории ресурсов — достижение максимальной биологической продуктивности, чему служит применение методов селекции и разработка соответствующих технологий. Возможно значительное расширение круга культивируемых видов, создание на этой основе новых методов хозяйствования и новых биотехнологических разработок. Владение способами регуляции численности популяций делает устаревшими прежние представления о «вредных» и «полезных» видах. Хорошо изученные вредители культурных растений, домашних животных и человека могут с успехом использоваться в других сферах хозяйственной деятельности.

Например, экология и биология комнатной мухи досконально изучалась в целях борьбы с этими насекомыми. В настоящее время на основе полученных знаний в ряде стран, в том числе и в СССР, разработаны технологии специального промышленного разведения личинок мух, которых используют для производства белковой муки и непосредственно в пищу животным на свинофермах, птицефермах, в рыбоводных прудах, пушным животным. Эта технология выгодна экономически. Кроме того, используется способность личинок стерилизовать гниющие материалы благодаря выделению бактерицидных веществ. Переработанные личинками субстраты превращаются в ценные обеззараженные компосты для тепличного хозяйства.

К хозяйственно ценным ресурсам относятся также многие эксплуатируемые природные популяции: виды охотничьего промысла; рыбы и другие вылавливаемые водные обитатели; различные наземные позвоночные и беспозвоночные животные, изымаемые из природы для нужд человека; популяции животных, у которых используются продукты их жизнедеятельности, например мед диких пчел; дикие растения и грибы, собираемые для пищевых, лекарственных и хозяйственных потребностей; природные популяции декоративных растений и др.

Основной целью в использовании этих ресурсов должно быть поддержание оптимальной плотности и управление эксплуатируемыми популяциями в природных экосистемах. В связи с этим необходимо возможно более полно изучать факторы динамики численности эксплуатируемых видов, их биоценотических связей, механизмов популяционного гомеостаза. Приближение к созданию общей теории динамики численности не снимает, а усиливает необходимость детального изучения экологии видов в их конкретной среде.

Экологически грамотное ведение рыбного и охотничье-промыслового хозяйства должно стать главным путем эксплуатации природных ресурсов. Эра изымания живых природных ресурсов из биосферы должна безвозвратно уйти в прошлое. Сейчас получая что-либо от природы, необходимо позаботиться о восстановлении этого ресурса; хозяйствование всегда должно быть основано на использовании лишь «процентов с основного капитала». В этом и состоит основной смысл формулы «перехода от промысла к хозяйству». Основными путями могут стать полувольерное и вольерное разведение промысловых животных и полное приручение их, введение аквакультуры, создание мощных рыбопродукционных комплексов, питомников для выращивания молоди различных видов, селекционно-генетических станций и т. д. Для решения проблемы потребуются обширные комплексные исследования жизненных циклов, этологии, генетики, размножения, трофических отношений, акклиматизационные и реакклиматизационные мероприятия в широких масштабах и т. п.

Человек эксплуатирует не только популяции отдельных видов, но и многие типы природных экосистем в целом, например леса,

луга, пастбища, водоемы. Кроме этого, ряд создаваемых человеком искусственных экосистем: лесополосы, сады, биофильтрационные водоемы и другие — играют большую роль и как поставщики урожая, и как компоненты природной среды.

Основные проблемы в эксплуатации целостных природных экосистем или искусственно созданных сообществ длительного пользования — это обеспечение возможно быстрого их восстановления после периодического нарушения человеком их структуры и сбалансированного круговорота веществ. Существует ряд частных, важных для хозяйства сегодняшнего дня проблем, относящихся в общем виде к проблемам рекультивации и мелиорации биосферы: восстановление пастбищ, эродированного почвенного покрова, плодородия истощенных почв, продуктивных типов леса на месте интенсивных вырубок, рекультивация засоленных почв и т. д.

В основе решения всех этих вопросов лежит детальное изучение естественных сукцессионных процессов. Только глубокое знание законов протекания сукцессий, взаимодействия популяций разных видов в формировании оптимальной структуры и продуктивности сообществ позволит направлять восстановительные процессы в нужную сторону. Целью является управление механизмами восстановления природных экосистем и возможность конструирования антропогенных ценозов с заданными свойствами.

Духовные и эстетические потребности человека в общении с природой реализуются в современном обществе через ее использование для отдыха — рекреацию и туризм, что также ставит задачи разработки научных основ поддержания устойчивости природных экосистем.

Живая природа — это не только материальные ресурсы. Она источник здоровья и творчества людей, служит целям воспитания и образования. Общение с природой поднимает настроение, лечит, снимает напряжение и усталость, природа — необходимое условие нормальной жизни, развития гармонической личности человека.

С усилением урбанизации, увеличением скоплений людей в больших городах рекреационное использование природы становится сильным фактором антропогенного воздействия на нее, особенно вблизи крупных промышленных районов и в курортных зонах. Усиленная рекреация сильно меняет свойства территории.

В настоящее время ведутся обширные исследования механизмов рекреативного воздействия на природные экосистемы разных типов, на популяции разных видов животных и растений, изучаются ответные реакции их на вмешательство человека. Должны быть оценены способности природных систем выдерживать сильное рекреационное давление, разработаны меры по режиму их использования и системы восстановительных мероприятий. Создание и поддержание зон отдыха требует, таким образом, тщательно продуманной экологической основы. Экология должна стать также непременным элементом «зеленого строительства» и ландшафтной архитектуры.

Сельское хозяйство исходно основывается на стихийном использовании многих экологических принципов. С возникновением и развитием ее научных основ эти принципы стали применяться сознательно. Однако вплоть до настоящего времени используется преимущественно такая область экологических знаний, как аутоэкология — экология видов, тогда как популяционные и экосистемные подходы применяются еще очень мало.

В сельскохозяйственном производстве преследовалась преимущественно одна основная цель — получение урожаев, максимальный выход биологической продукции. При современном использовании мощной техники и широкой химизации задача получения высоких урожаев вступает в серьезное противоречие с возможностями поддержания экологического равновесия в окружающей среде. В конечном итоге это бумерангом отзывается на продуктивности сельскохозяйственных угодий. Так, в районах сплошной распашки земель и многократного применения химических обработок ощущается такой резкий недостаток энтомофагов и опылителей, что это создает угрозу существования немногих природных биоценозов и снижает урожай культурных растений. Достижения современной экологической науки позволяют разрабатывать новые методы сельскохозяйственного производства и открывают дополнительные возможности как в растениеводстве и животноводстве, так и в стабилизации ландшафтов.

Основные пути в экологизации сельского хозяйства — использование биоценологических и экосистемных принципов. Организация севооборотов и агроландшафтных комплексов должна быть такой, чтобы она поддерживала целостные биоценологические системы с развитием разных трофических уровней. От практики поддержания на полях только продуцентов — культурных растений, следует переходить к практике всемерного использования естественных регуляторных механизмов в агроценозах. Условия, создаваемые для повышения видового разнообразия, вполне могут снять угрозу массового размножения вредителей. Это не только сохраняет урожай, но и снижает необходимость широкого применения ядохимикатов, которые являются дополнительным сильным фактором дестабилизации ценозов и загрязнения окружающей среды.

Управление продукционным процессом — важнейшая проблема современности. В интенсификации сельскохозяйственного производства с экологической точки зрения возможно несколько принципиально различных и взаимодополняющих путей. Одним из них может стать перестройка структуры фитоценозов. Вместо традиционных монокультур — одновидовых посевов можно с успехом поддерживать на полях поликультуры, используя принцип дифференциации растений по экологическим нишам. Такие поля энергетически более выгодны, с них можно снимать разнообразные и многократные урожаи в течение сезона. Наряду с продуктивностью

увеличивается устойчивость посевов. Это направление только начинает разрабатываться для его практического применения.

К числу передовых экологических способов регуляции обилия сорных растений относится использование не гербицидов, а конкурентных возможностей культурных сортов. Обычно культурные растения мало способны конкурировать с сорными, особенно на начальных этапах развития. Так называемые интенсивные культуры — с быстрым первоначальным ростом — вполне могут опережать сорняки и с этой целью применяться в севооборотах. Устойчивость к сорнякам выше не у максимально выровненных по генетическим качествам, а у гетерогенных сортов хозяйственных видов. Основным принципом биологической борьбы с сорняками должен быть максимальный захват культурными растениями экологических ниш в пространстве и во времени.

Перспективно использование севооборотов с созданием горизонтальной ротации культур. Это создает в пространстве разнообразный агрофитоценоз, который может поддерживать постоянный резерв разнообразных энтомофагов.

В перспективе — использование многолетних плодосмен, организованных по типу протекания сукцессии, — от однолетних до древесных культур. Это позволит меньше вмешиваться в жизнь почвы, беречь ресурсы, максимально используя естественные восстановительные процессы, и особенно актуально при вовлечении в сельскохозяйственное производство нарушенных площадей. Важно развитие методов экологической инженерии при подборе экотипов и жизненных форм растений в конструировании фитоценозов длительного пользования.

Агрофитоценозы вносят вклад в обеспечение процессов на биосферном уровне: создание общих запасов первичной продукции, участие в поддержании уровня кислорода и других газов в атмосфере, потоков биогенных элементов, водообменных процессов и т. д. В наибольшей мере сельскохозяйственные мероприятия влияют на качество почвенного покрова.

Все формы интенсификации сельскохозяйственного производства должны тщательно исследоваться по возможным экологическим последствиям. Сельское хозяйство наряду с повышением продуктивности должно иметь целью влияние на оптимизацию всех биосферных процессов, прежде всего круговорота веществ. В этом плане должна быть решена проблема экологически грамотного и экономически выгодного использования отходов промышленного животноводства и тщательно исследованы возможности утилизации на полях ряда отходов технической промышленности.

ЭКОЛОГИЗАЦИЯ ПРОМЫШЛЕННОСТИ

В основу экологизации промышленного производства должны быть положены главные принципы существования биосферы: цикличность процессов, устранение и полезное преобразование вредных отходов, экономное использование материальных ресурсов.

В области экологизации промышленности уже сейчас может быть решен целый ряд практических задач: прогнозирование последствий изменения среды в результате техногенных преобразований; решение ряда проблем по утилизации отходов, биологической очистке сточных и промышленных вод, рекультивации техногенных отвалов и др. Экология организмов является источником разработки принципов новейших биотехнологий в модернизации промышленного производства. Развитие микробиологической промышленности, генной инженерии возможно лишь на базе глубоких теоретических разработок с участием экологов.

Успешное развитие общества в перспективе зависит от того, насколько совместимыми окажутся биосферные процессы и методы промышленного производства. Важнейшее условие такой совместимости — возвращение в биосферу веществ, извлекаемых для нужд человека из живой и неживой природы в виде, пригодном для включения в биологический круговорот. Будущее промышленности — в интенсификации этих круговоротов, а не в наращивании линейных производств. Незамкнутость циклов производства при его гигантских масштабах — причина сегодняшнего кризиса в отношениях человека с природой и угроза будущему. Одним из актуальных направлений научного поиска стала разработка основ «экологического нормирования» нарушений природной среды и «экологически чистых» технологий. Промышленность обязана «встроиться» в естественные круговороты веществ в биосфере.

Задачи охраны среды требуют глубокого изучения влияния разных типов промышленного производства на окружающие экосистемы. В связи с этим важное значение приобретает экологическая индикация — определение свойств и направлений изменений природных систем по обитающим в данных условиях организмам. Для разработки общей теории экологической индикации и практического ее использования необходимо накопление огромного числа сведений (банка данных) аутоэкологического и синэкологического плана. В настоящее время идет организация службы экологического слежения — *мониторинга* — за состоянием сообществ и экосистем. Захоронение высокотоксичных отходов и радиоактивных материалов делает службу экологического мониторинга необходимым условием обеспечения безопасности жизни людей.

Строительство человеком широкой сети автомобильных и железных дорог, каналов, линий электропередач и других линейных сооружений ставит свои экологические проблемы. Эти коммуникации фрагментируют природные территории, разбивают естественные границы сообществ и популяций, изменяя тем самым устойчивость видов. Для диких животных дороги с интенсивным движением — фактор повышенного беспокойства, изменения миграционных путей и иногда — непреодолимые преграды. Обочины дорог служат каналами проникновения пришлых видов растений и мелких животных, использующих нарушенные участки среды, что ведет к часто нежелательным изменениям флоры и фауны.

Все эти проблемы должны решаться экологическими методами.

К экологическим вопросам относится также разработка мероприятий по защите самих линейных сооружений: противозрозинных, противоветровых мер, задерживание и озеленение насыпей, обеспечение мер безопасности. Например, в степных районах столбы линий электропередач используются хищными птицами как наблюдательные пункты и места отдыха. Это часто служит причиной их гибели в результате электрозамыканий и приводит к авариям с большими экономическими потерями. Разработка конструкций, учитывающих интересы и поведение пернатых хищников, позволила рационально выйти из положения.

Теоретические основы решения проблем, связанных с влиянием линейных сооружений на экологию и эволюцию популяций, находятся в начальной стадии развития.

В целом можно сказать, что без экологического подхода невозможно переделать в соответствии с требованиями развивающегося человечества все отрасли народного хозяйства, имеющие дело с эксплуатацией природных ресурсов.

Экология является научной основой охраны природы во всех ее формах — и естественной, и преобразованной деятельностью человека. На экологических принципах основана разработка заповедного дела и охраны окружающей человека среды.

Экологические проблемы становятся объектом международной политики. Поскольку биосфера не имеет территориальных границ, многие экологические вопросы могут быть решены только совместными усилиями на базе широкого международного сотрудничества, например проблемы кислорода и углекислого газа в атмосфере, использования живых ресурсов Мирового океана, загрязнения вод и атмосферы, экологических последствий крупных строителств в одной стране для других стран (например, строительство крупных плотин и других ирригационных сооружений), запрета применения экологического оружия (дефолиантов, гербицидов и др.), размещения радиоактивных отходов и т. д.

Экологические проблемы лежат и в основе обеспечения существования человека в космосе, в связи с чем возникли *космическая экология* и *экзобиология*.

Решение всех упомянутых выше вопросов немисливо без специально подготовленных кадров, которые необходимы не только для научных учреждений, но и для повседневной работы в самых различных областях.

В последнее время в нашей стране много сделано для развития преподавания экологии в вузах и подготовки кадров экологов. Однако экологическое мышление должно проникнуть во все отрасли народного хозяйства. Жизненно важно, чтобы оно стало неременной частью мышления молодого поколения. Понимание этого должно стать основой экологической подготовки школьного учителя, ибо школе принадлежит важнейшая роль в просветительской работе в области экологии и охраны природы, в воспитании людей будущего.

ЛИТЕРАТУРА

Основная

- Горышина Т. К. Экология растений.— Л., 1979.
Лархер В. Экология растений.— М., 1978.
Наумов Н. П. Экология животных.— М., 1963.
Новиков Г. А. Основы общей экологии и охраны природы.— Л., 1979.
Одум Ю. Экология.— М., 1986.
Работнов Т. А. Фитоценология.— М., 1983.
Риклефс Р. Основы общей экологии.— М., 1979.

Дополнительная

- Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв.— М., 1983.
Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии.— М., 1970.
Будыко М. И. Глобальная экология.— М., 1977.
Вернадский В. И. Биосфера.— М., 1967.
Вернадский В. И. Живое вещество.— М., 1978.
Викторов Г. А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки.— М., 1967.
Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше.— М., 1970.
Дажо Р. Основы экологии.— М., 1975.
Дьюсбери Д. Поведение животных.— М., 1981.
Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Недорезов Л. В. Динамика численности лесных насекомых.— Новосибирск, 1984.
Кеннеди К. Экологическая паразитология.— М., 1978.
Коммонер Б. Замыкающийся круг. Природа, человек, технология.— Л., 1974.
Константинов А. С. Общая гидробиология.— М., 1967.
Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии.— М., 1967.
Меншуткин В. В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных.— Л., 1971.
Никольский Г. В. Экология рыб.— М., 1974.
Новиков Г. А. Очерк истории экологии животных.— Л., 1980.
Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций.— М., 1983.
Пианка Э. Эволюционная экология.— М., 1981.
Рамад Ф. Основы прикладной экологии.— Л., 1981.
Райс Э. Аллелопатия.— М., 1978.
Серебрякова Т. И. Жизненные формы растений//Жизнь растений.— М., 1974.— Т. 1.
Тишлер В. Сельскохозяйственная экология.— М., 1971.
Уатт К. Экология и управление природными ресурсами.— М., 1971.
Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы.— М., 1980.
Уранов А. А. Растение и среда//Жизнь растений.— М., 1974.— Т. 1.
Фарб П. Популярная экология.— М., 1971.
Ценопопуляции растений. Сб./Под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой.— М., 1977.
Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши.— М., 1975.
Чернова Н. М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков.— М., 1977.
Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных.— М., 1977.
Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. Приспособление и среда.— М., 1982.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Абиотические факторы 12
Абиссальная зона 62
Абиссопелагиаль 63
Автотрофы 95
Агрофитоценоз 262
Агроценоз 236
Агроэкосистема 235
Адаптация 12, 20
Адаптивные биологические ритмы 84, 86
Активный путь приспособления 61
Аллелопатия 193
Аменсализм 191
Анабиоз 28
Анемохория 54
Аноксибиоз 65
Антропогенные факторы 12
Атмобионты 105
Аутоэкология 6, 10, 261
Ацидофильные виды 58
Аэробий 176
Аэропланктон 54

Базифильные виды 58
Базовый спектр 119, 120
Батиаль 63
Батидальная зона 62
Батипелагиаль 63
Безынерционные механизмы 200
Бенталь 62
Бентос 63
Биогенное вещество 240
Биогеохимический круговорот 213
Биогеоценоз 8, 208, 211
Биогеоценология 211
Биокосное вещество 240
Биологическая продуктивность 9, 10, 215
Биологические ресурсы 257
Биологические часы 89
Биологический тип 97
Биолюминесценция 70
Биомасса 217, 219, 233
Биосфера 9, 239
Биотическая среда 166
Биотические отношения 17
Биотические факторы 12, 166
Биотический потенциал 148
Биотоп 168
Биоценоз 6, 166, 167, 222
Бриобий 176

Валовая первичная продукция 215
Взаимодействие факторов 16
Викарирующие виды 178
Внешние ритмы 85
Внеярусные растения 175
Внутренние циклы 84
Вожак 143
Возрастная структура популяции у животных 120, 121, 122
— — — у растений 114, 117
Возрастной спектр центпопуляции 116
— — — неполночленный 156, 158
— — — полночленный 156
Возрастные состояния растений в онтогенезе 115
— — — — имматурные 114, 115
— — — — молодые вегетативные 114
— — — — молодые генеративные 114, 116
— — — — отмирающие 116
— — — — проростки 114, 115
— — — — сенильные 115, 116
— — — — средневозрастные генеративные 115, 116
— — — — старые вегетативные 116
— — — — старые генеративные 115, 116
— — — — субсенильные 115, 116
— — — — ювенильные 114, 115

Галофиты 59
Гелиофиты 20, 22
Гелофиты 97
Гемикриптофиты 97
Гемизафические формы 105
Геоботаника 10, 211
Геофиты 97
Геохимическая работа живого вещества 243
Герпетобий 176
Герпетобионты 105, 197
Гетеротермия 29
Гетеротрофы 95, 211, 216
Гигрофилы 50
Гигрофиты 47
Гидатофиты 46
Гидробиология 10
Гидробионт 62, 66, 71
Гидросфера 240
Гидрофиты 47, 97
Гиперпаразитизм 83

- Гипобиоз 72
 Голозойи 95
 Гомеостаз популяции 106, 159
 Гомойогидрические растения 46
 Гомойосмотические виды 67
 Гомойотермия 29, 42
 Гомойотермные животные 29, 52
 Дигрессия 225
 Динамика популяций 148
 — сообществ 225
 — ценопопуляций 156
 — экосистем 220
 Дисперсия популяции 152
 Диффузное распределение 124
 Длиннодневные растения 92
 Дневные зоонекрофаги 197
 Доминанты 171
 Емкость биологического круговорота 247
 Жаровыносливые прокариоты 34
 — эукариоты 34
 Живое вещество 240, 243
 Жизненная форма животных 103
 — — организмов 96
 — — растений 97
 Закон конкретного исключения 192
 — оптимума 13
 — Хопкинса 94
 Запас популяции 123
 Зона оптимума экологического фактора 13
 Зоопланктон 64, 220
 Зоофаги 95
 Зоохрия 180
 Иерархическая система популяций 110
 Иерархическое соподчинение особей 145
 Избегание неблагоприятных воздействий 61
 Инвазия 153
 Индекс разнообразия 171
 Индифферентные виды 58
 Инсцизионные механизмы 200
 Интенсивная корневая система 43
 Каннибализм 199
 Карпофаги 197
 Климакс 232
 Климаксовое сообщество 232
 Климат местности 59
 Колонии 124, 125, 137, 138
 Комменсал 188
 Комменсализм 188
 Конвергенция 96
 Конкуренты 13, 193
 Конкуренция 159, 192, 230
 Консорция 174
 Консументы 209
 Короткодневные растения 92
 Косное вещество 240
 Кочевой образ жизни 133
 Кривая Раункиера 172
 Криофилы 28
 Криптофиты 97
 Критическая длина дня 93
 Круговорот азота 248
 — биологический 234, 246, 258
 — биологический гидросферы 247
 — биологический суши 247
 — большой геологический 247
 — воды 246
 — глобальный 246
 — малый биологический 246
 — углерода 248
 Ксерофилы 50
 Ксерофиты 48
 Ксилофаги 205
 Лидер 142
 Литораль 62
 Литосфера 240
 Льюдоустойчивые растения 34
 Макрофауна 77, 78
 Математическая экология 11
 Математические модели 250
 Математическое моделирование 250, 253
 Мегафауна 79
 Межъярусные растения 175
 Мезотрофные растения 59
 Мезофауна 75, 76
 Мезофилы 50
 Мезофиты 47
 Местообитание 195
 Микроклимат 60
 Микрофауна 75
 Микроценопопуляции 124
 Модели 250
 — стратегические 254
 — тактические 254
 — эколого-экономические 254
 Модификация 200
 Модифицирующие факторы 200, 203
 Мозаичность 176
 — фитогенная 177
 Моловольтинные виды 149
 Мониторинг 263
 Монокарпические виды 150
 Моноцикличность 150
 Морозоустойчивые растения 34
 Мутуализм 189
 Нахлебничество 188
 Нашествия 163
 Нежаростойкие виды 34
 Нейстон 64
 Нейтрализм 191

- Нейтральные виды 58
 Некрофаги 95
 Нектон 65
 Неморозостойкие растения 33
 Нехолодостойкие растения 33
 Нидиколы 188
 Нитрофилы 59
 Ноосфера 256
 Ночные зоофаги 197
- Обилие вида 173
 Обитатели нор 79
 Ограничивающие факторы 17
 Одинокый образ жизни 134
 Олиготрофные растения 59
 Оптимум 13
 Опушечный эффект 170
 Оседлый образ жизни 127
 Отношения паразит — хозяин 182, 253
 Отношения хищник — жертва 182, 253
- Палеоэкология 8, 10
 Паразитизм 183, 184, 185
 Паразиты 13, 80
 Пассивный путь приспособления 61
 Пелагиаль 62
 Пелагос 63
 Петриобионты 105
 Петрофиты 59
 Пирамида биомассы 218
 Пирофиты 34
 Планктон 64, 220
 Пленки жизни 242
 Плотность популяции 106
 Поведение организмов 35
 Поведенческие различия 197
 Погодные изменения 59
 Пограничный эффект 170
 Пойкилогидрические растения 46
 Пойкилосмотические виды 66, 67
 Пойкилотермия 29, 42
 Пойкилотермные организмы 29, 52
 Поливариантность онтогенеза 117
 Поливольтинные виды 149
 Поликарпические виды 150
 Полифазный ритм 86
 Пополнение 123
 Популяции биотопические 110
 - временные 110, 111
 - географические 110
 - карликовые 111
 - клональные 111
 - клонально-панмиктические 111
 - локальные 110, 111
 - местные 110
 - независимые 111
 - нестабильные 110
 - панмиктические 111
 - подзависимые 111
 - постоянные 111
 - суперпопуляции 111
 - экологические 110
- элементарные 110
 Популяционная структура вида 107
 Популяционная экология 7, 8
 Популяционные волны 158
 Популяция 7, 8, 106
 Поступательные изменения в сообществе 225
 Поток энергии 211, 213, 216, 220
 Пределы выносливости организмов 14
 Приливно-отливные ритмы 89
 Прирост популяции 107
 Продуктивность автотрофов 221
 - биологическая 222
 - вторичная 222
 - Земли 220
 - потенциальная биологическая 220
 - растительности 221, 222
 - экосистем 222
- Продукция биологическая 220
 - валовая первичная 213, 215, 216
 - вторичная 213, 215, 216, 222
 - первичная 215, 219, 222, 235
 - чистая первичная 213, 216, 234
- Продуценты 209
 Пространственная дифференциация 198
 Пространственная структура популяций 124
 - — диффузная 131
 - — мозаичная 132
 - — переложная 132
 - — пульсирующая 132
 - — циклическая 132
- Псаммобионты 105
 Псаммофиты 59
- Размерная дифференциация 197
 Ранг особи 143
 Расселение 152
 Растительноядные консументы 212
 Регулирующие факторы 200, 202, 203
 Регуляция 200
 Регуляция численности популяций 200
 Редуценты 209
 Рождаемость 107, 149, 155
 - абсолютная 149
 - удельная 149
- Самоизреживание 159
 Сапрофаги 95
 Сапрофиты 95
 Световой режим 17
 Светолюбивые растения 20
 Семейный образ жизни 136
 Симбиоз 189, 190
 Симбионт 80, 190
 Синэкологический оптимум 181
 Синэкология 6, 10, 199
 Система доминирования 143

Система доминирования подчинения 143, 145
Склерофиты 48
Скорость биологического круговорота 247
Смены восстановительные 229
— демулационные 229
— дигрессионные 225
— конвейерные 230
— лоточные 230
— экзогенетические 225, 229
— эндогенетические 226
Смертность 107, 151
Среда обитания 11
Стабильность биосферы 246
Стада 141, 144
Стаи с лидерами 139, 140
— эквипотенциальные 140
Стенобатные виды 14
Стенобионтные виды 14
Стеногалинные виды 14
Стеноксибионты 65
Стенотермные виды 14
Стенофотные виды 24
Степень доминирования 173
Стилаксерофиты 49
Стресс-реакция 164
— неспецифическая 164
— специфическая 164
Структура биологическая 111
— биоценоза 168
— возрастная 113
— половая 112
— пространственная 124, 174
— экологическая 177
— этологическая 134
Сублиторальная зона 62
Субпопуляции 124
Суккуленты 48
Сукцессионная серия 227, 232
Сукцессия 226, 231, 232
— вторичная 229
— конвейерная 230
— первичная 228
— поточная 230
— экогенетическая 228
Сумма эффективных температур 30
Супралитораль 62
Суточный ритм 86, 223
Сциофиты 20, 21, 22
Тамнобионты 105
Температурные адаптации животных 27
— — растений 27
Температурный порог развития 30
Темп роста популяции 107, 153
Теньвыносливые растения 20
Тенелюбивые растения 20
Термопериодизм 33
Термофилы 28
Термофиты 97

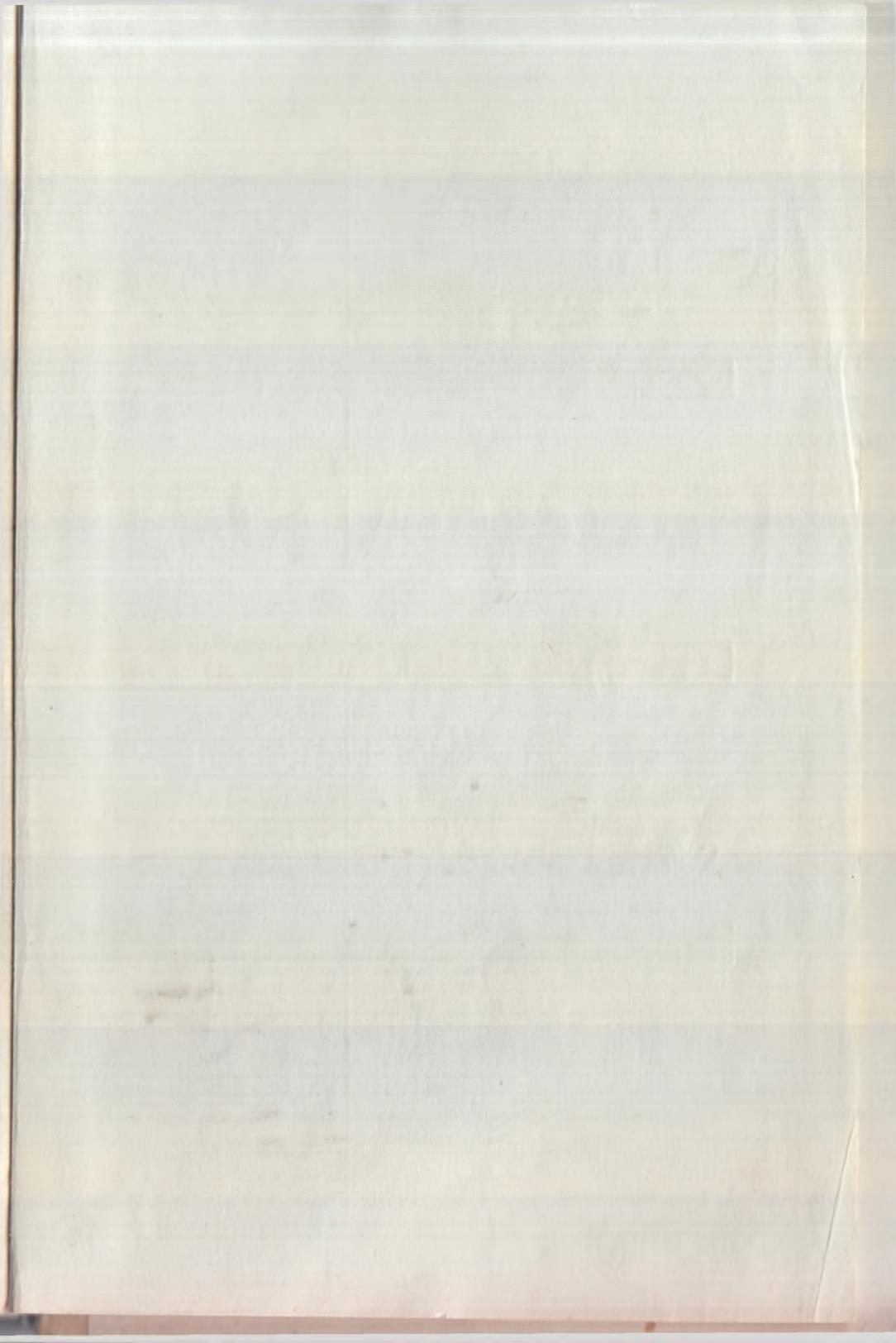
Территориальное поведение животных 128, 130, 163
Типы групповые, перекрывающиеся друг друга 126
— — разобщенные 126
— динамики взрывной 203
— — стабильной 203
— — флюктуирующей 203, 205
— — численности 203
— домовых участков 126
— одиночные перекрывающиеся 126
— — разобщенные 126
Топические связи 179
Трата на дыхание 213, 214, 216
Трофаллакисс 139
Трофические связи 179, 211
Трофические сети 211
Трофические цепи 216
Трофический уровень 219
Ультраабиссаль 62

Фабрические связи 180
Фазовость 162
Факультативные гелиофиты 20
Фанерофиты 97
Фенология 94
Физиологическая радиация 19
Физиологический оптимум 181
Физическая терморегуляция 35
Филлобий 176
Фильтраторы 95
Фильтрация 72
Фитогенное поле 120
Фитопланктон 64
Фитофаги 95
Фитоценоз 10, 100
Флюктуация 119, 158
Форезия 180
Форические связи 180
Форма роста 97
Фотоавтотрофы 19
Фотопериодизм 91
Фотосинтетически активная радиация 19, 21
Фототрофы 19, 95
Фотофилы 24
Фотофобы 24

Хамефиты 97
Хемотрофы 95
Химическая терморегуляция 35
Хищники 13, 182, 184
Хоминг 127
Хортобионты 105

Ценопопуляционные локусы 125
Ценопопуляция 100
— инвазионная 117
— нормальная 117
— нормальная молодая 117
— нормальная неполноценная 117
— нормальная средневозрастная 117

Регуляция численности популяций в биоценозах	200
Экосистемы	208
<u>Понятие об экосистемах. Учение о биогеоценозах</u>	—
Поток энергии	211
Биологическая продуктивность экосистем	215
Динамика экосистем	222
Циклические изменения	223
Поступательные изменения	225
Агроэкосистемы	235
Биосфера	239
<u>Понятие о биосфере</u>	—
Распределение жизни в биосфере	241
Живое вещество	242
Геохимическая работа живого вещества	243
Стабильность биосферы	246
<u>Математическое моделирование в экологии</u>	250
<u>Экология и практическая деятельность человека</u>	255
<u>Экологические основы рационального использования биологических ресурсов</u>	257
<u>Экологизация сельского хозяйства</u>	261
<u>Экологизация промышленности</u>	262
Литература	265
Предметный указатель	266



85 K.