

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
Государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Ивановская государственная текстильная академия»

Л.В. Красухина, С.А. Никольская

БИОТА

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Иваново 2005

УДК 574

Красухина Л.В. Биота: Учебное пособие / Л.В. Красухина, С.А. Никольская. – Иваново: ИГТА, 2005. – 112 с.

В пособии на основе современных системных представлений рассмотрена структура биоты как основного компонента биосферы. Особое внимание уделено количественным, в том числе энергетическим, характеристикам систем в иерархической цепи «организм – популяция – сообщество – экосистема», базирующимся на знании закономерностей, изучаемых студентами технических вузов в рамках учебных программ естественно-научных курсов.

Содержит таблицы и иллюстрации, которые могут быть использованы для методического обеспечения практических и семинарских занятий по экологии.

Предназначено для организации самостоятельной работы студентов технологических и механических специальностей и повышения уровня их экологической культуры.

Рецензенты: кафедра промышленной экологии Ивановского государственного химико-технологического университета (зав. кафедрой д-р хим. наук, проф. В.В. Костров); декан биолого-химического факультета Ивановского государственного университета д-р хим. наук, проф. М.В. Ключев

Научный редактор канд. хим. наук, проф. В.В. Васильев

ISBN 5-88954-163-3

©Ивановская государственная
текстильная академия, 2005

ВВЕДЕНИЕ

Возникновение экологии как части биологической науки относится к середине XIX в. и связывается в первую очередь с именем Э. Геккеля, который назвал экологией науку о взаимоотношениях живых организмов с окружающей средой. Однако истоки экологических знаний прослеживаются с древности. Ещё в трактате Гиппократов «О воздухе, воде и местности» (ок. 390 г. до н.э.) содержатся сведения о влиянии условий окружающей среды на здоровье человека.

В первой половине XX в. достигла расцвета биоэкология. Решающее значение имел переход от экологии отдельного организма – аутоэкологии – к изучению популяций и многовидовых природных сообществ растений и животных – демэкологии и синэкологии.

С середины столетия всё большее значение приобретают исследования в области биосферологии, начатые В.И. Вернадским ещё в 20-х годах. Одновременно общеэкологические подходы распространяются на экологию человека и факторы антропогенных воздействий. Объектом экологических исследований становится система «человек-природа-общество». Из частного раздела биологии экология превращается в обширный и ещё окончательно не сформировавшийся комплекс фундаментальных и прикладных дисциплин, который называется макроэкологией.

В предлагаемом пособии на современном научном уровне рассмотрен один из основных разделов этого комплекса – биота как совокупность взаимоотношений всех живых организмов, а также общие закономерности функционирования живого в составе всей иерархии изучаемых макроэкологией структур.

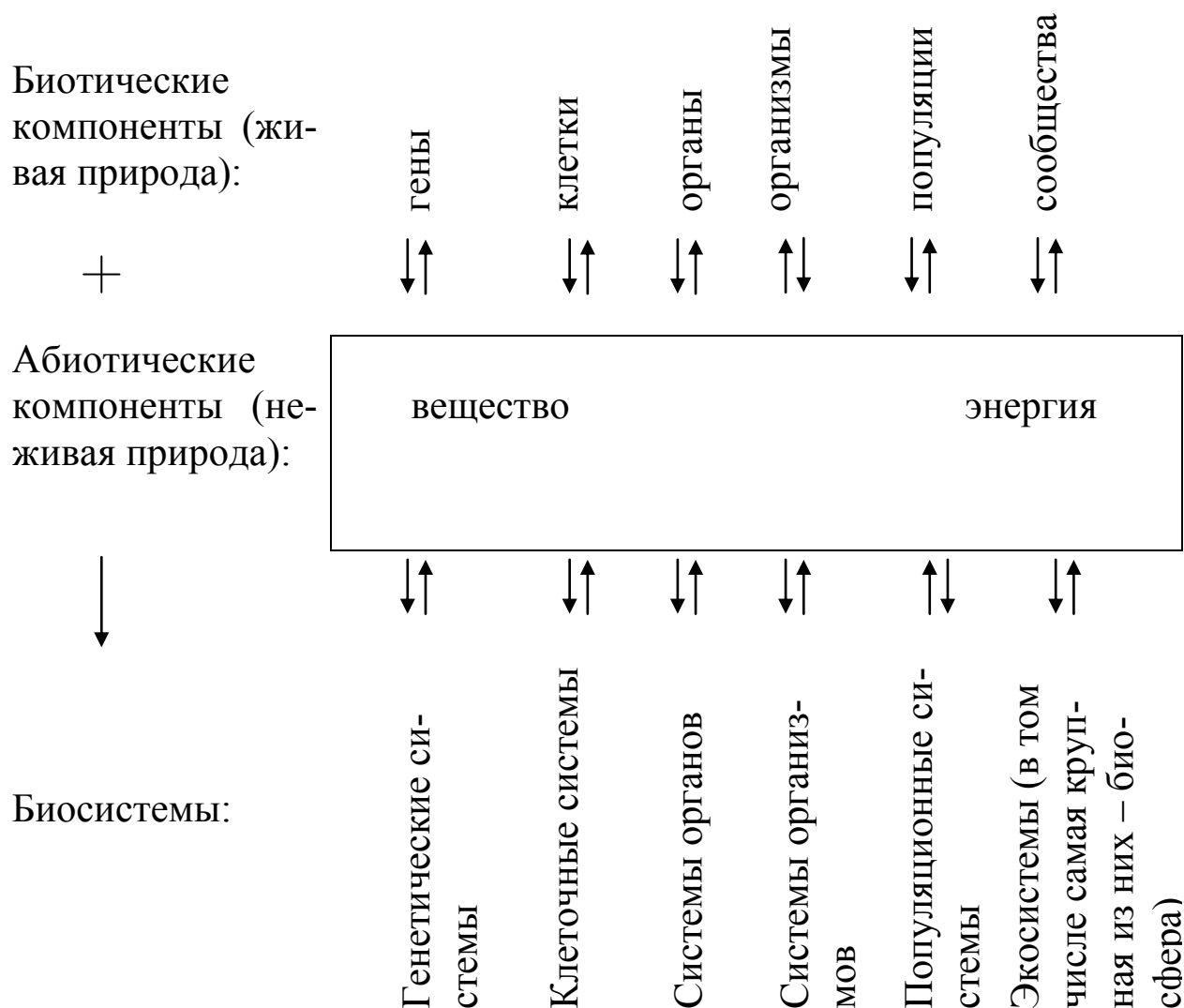
Современный исторический этап развития и реализации экологической науки и практики знаменуется стремлением к согласованию между антропоцентризмом и биоцентризмом. Антропоцентрический (технологический) подход ставит в центр экологических проблем человека с его технологиями и «властью над природой». Антропоцентристы считают, что законы природы не могут и не должны мешать экономическому росту, научно-техническому и социальному прогрессу человечества. Природа в силу своей выносливости будто бы может приспособиться к деяниям человека на планете, перейдя на новый уровень организации и функционирования. В отличие от антропоцентризма биоцентризм (экоцентризм) ставит

в центр экологических проблем выносимость живой природы и зависимость от неё человеческого общества. Он исходит из представления об объективном существовании единой системы, в которой все живые организмы планеты, включая людей с их ресурсами, хозяйством, техникой и культурой, взаимодействуют между собой и окружающей средой. Этот принцип целостности – холизм – очень важен для понимания проблем современной экологии. Чрезвычайно ответственный выбор между антропоцентризмом и биоцентризмом или компромисс между ними во многом определяет стратегию дальнейшего развития человеческого общества.

Важно глубоко осознать, что фронт нынешнего сражения за сохранение полноценной жизни на планете проходит через ум и сердце каждого из нас, ныне живущих. Чтобы сделать адекватный современной критической ситуации выбор линии поведения в профессиональной деятельности, в быту и в воспитании будущих поколений, необходимо научиться рассматривать развитие общества и технический прогресс с точки зрения законов живой природы. Изучение изложенного здесь материала будет полезным для формирования экологической грамотности как основы новой идеологии и новой стратегии выживания человечества. Рекомендуем не пренебрегать вопросами для самоконтроля знаний и задачами, иллюстрирующими некоторые конкретные экологические ситуации.

ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Автор одного из лучших современных учебников по экологии Юджин Одум (русские переводы 1975 и 1986 гг.) предлагает представить весь спектр уровней организации живой материи в виде схемы:



Экология изучает правую часть этого спектра, начиная с организмов и заканчивая биосферой – самой крупной экосистемой планеты. Учение о биосфере было создано выдающимся русским ученым В.И. Вернадским. Согласно ему биосфера представляет собой оболочку Земли, включающую как область распространения живого вещества, так и само это вещество.

Любую пространственную совокупность всех живых организмов принято называть *биотой*.

Понятие о системах

Несмотря на исключительную сложность биотических систем, к ним применимы общие принципы, на основании которых можно изучать любые реальные системы. По Р. Шеннону (1978), «система определяется как совокупность объектов, объединенных некоторой формой регулярного взаимодействия или взаимозависимости для выполнения заданной функции».

Перечислим важнейшие *общие свойства систем*.

1. Никакая система не может быть организована из абсолютно идентичных элементов, лишенных индивидуальности.

2. Свойства системы несводимы к свойствам отдельных составляющих ее элементов. Эту несводимость называют *эмерджентностью* системы.

Наиболее важные свойства системы зависят от характера и числа связей между элементами, что придает системе способность менять свое состояние во времени и иметь достаточно разнообразные реакции на внешние воздействия. Многие цепи причинных связей образуют замкнутые кольца, контуры обратных связей. Причем связи могут различаться не только по силе, но и по знаку действия – положительные и отрицательные.

Элементы или подсистемы, связанные положительной обратной связью (ПОС), при которой усиление одного из элементов приводит к усилению другого, склонны, если их не ограничивают другие связи, взаимно усиливать друг друга, создавая неустойчивость в системе. Например, повышение средней температуры на Земле ведет к таянию полярных и горных льдов, уменьшению альбедо и поглощению большего количества поступающей от Солнца энергии. Это вызывает дальнейшее повышение температуры, ускоренное сокращение площади ледников – отражателей лучистой энергии Солнца и т.д. Если бы на среднюю температуру не влияли другие факторы (уровень содержания углекислого газа в атмосфере, облачность, деятельность растительного покрова, распределение водных и воздушных течений), то Земля могла бы существовать либо только как ледяная, либо как раскаленная безжизненная планета.

Отрицательные обратные связи (ООС) обеспечивают способность систем к стабилизации состояния. Так, численность хищника, отрицательно воздействуя на численность жертвы, стабилизирует ее, а значит, и себя, хотя связь жертва-хищник имеет положитель-

ный знак: увеличение числа жертв позволяет хищнику также увеличить численность. Сочетание положительных и отрицательных обратных связей в ряде случаев создает в системах колебательные режимы.

3. Устойчивость системы, ее способность к самосохранению определяется преобладанием внутренних взаимодействий над внешними. Внешнее воздействие на биологическую систему, превосходящее энергетику ее внутренних взаимодействий, приводит к необратимым изменениям и гибели системы.

4. По характеру взаимодействия с окружающей средой (ОС) различают: а) *изолированные* системы, не обменивающиеся с ОС ни веществом, ни энергией; б) *замкнутые* системы, для которых невозможен обмен веществом, но возможен обмен энергией; в) *открытые* системы (возможен любой обмен веществом и энергией). Любая живая (биотическая) система является открытой *динамической* системой, элементы которой взаимосвязаны переносами (потоками) вещества, энергии и молекулярной информации¹. Именно **поток вещества** и преобразование энергии обуславливают устойчивость (стационарное состояние) динамической системы, которая поддерживается непрерывно выполняемой ею внешней циклической работой («принцип велосипеда»).

Количественные соотношения между веществом (массой), энергией и информацией могут быть выведены из сопоставления уравнений Эйнштейна ($E = mc^2$), Больцмана ($S = \frac{R}{N_A} \cdot \ln W$), формулы $E=TS$ и соотношения Л.А. Блюменфельда ($I=1,443\ln W$), где E – энергия (Дж), c – скорость света в вакууме (м/с), S – энтропия (Дж/К), R – универсальная газовая постоянная (8,314 Дж/моль·К), N_A – число Авогадро ($6,02 \cdot 10^{23}$), W – термодинамическая вероятность, T – абсолютная температура (К), I – количество информации о состоянии макросистемы (бит).

Из совместного рассмотрения этих уравнений при допущении равновероятности и равнозначности всех микросостояний найдено, что $S = 9,57 \cdot 10^{-24}$ бит. Формально энтропия системы представляет

¹ В экологии под информацией понимается энергетически слабое воздействие, которое воспринимается организмом как закодированное сообщение о возможности многократно более мощных влияний на него со стороны других организмов или факторов среды и вызывает его ответную реакцию.

собой количество информации, недостающее для ее полного описания.

Энергетический эквивалент информации (E_I) при оптимальной биологической температуре 310 К равен $2,97 \cdot 10^{-21}$ Дж/бит.

Информационный эквивалент массы $I = 3,03 \cdot 10^{37}$ бит/кг, а масса единицы информации составляет $3,3 \cdot 10^{-38}$ кг $\approx 2 \cdot 10^{-11}$ а.е.м. (нижний предел массы).

Живая система активно воспринимает и преобразует молекулярную информацию с целью самосохранения.

Молекулярная информация – это совокупность сигналов, передаваемых специфическими молекулами за счет слабых невалентных взаимодействий. Эти взаимодействия осуществляются по принципу «ключ в замке», т.е. путем совмещения пространственных конфигураций (комплементарности) сближающихся молекул. На молекулярном узнавании основаны важные молекулярно-биологические процессы: активность ферментов, самовоспроизведение ДНК, синтез белка и др. Каждой живой клеткой управляет как бы молекулярный компьютер, который производит операции над сигнальными молекулами по программам: а) программе копирующего биосинтеза, записанной на ДНК и РНК (генетическая память) и б) программе оперативного сигнального реагирования (сигнальная память), записанной в системах рефлекторных структур. Информация возникает в результате взаимодействия программы с потоком энергии.

Генетический *запас информации* в глобальной биоте можно оценить как произведение известного числа биологических видов $\sim 10^7$ и среднего числа молекулярных ячеек памяти (нуклеотидных пар) в геноме вида $\sim 10^9$. Того же порядка величины ($\sim 10^{16}$) и запас информации в современной цивилизации, оцененный по глобальной численности компьютеров ($\sim 10^8$) и характеристикам их памяти.

Однако *потоки информации* в биоте, определяющие управляющий окружающей средой потенциал, превосходят информационные потоки в цивилизации в 10^{20} раз. Этот фантастический разрыв обусловлен тем, что в биосфере содержится $\sim 10^{28}$ клеток и каждая из них перерабатывает потоки информации того же порядка, что и современные персональные компьютеры. Именно поэтому людям неизбежно придется сохранять биоту Земли, чтобы обеспечить пригодные для жизни климат и состояние окружающей среды.

5. Возникновение и существование как живых, так и неживых систем обусловлены эволюцией. Самоподдерживающиеся динамические системы необратимо эволюционируют в сторону усложнения организации и возникновения подсистем в структуре системы (**закон однонаправленности развития**). Эволюция состоит из последовательного закрепления таких отклонений от стационарного состояния, при которых поток энергии через систему возрастает. Следствием увеличения сложности и разнообразия является все более быстрое протекание ступеней эволюции, равнозначных по качественным сдвигам (**правило ускорения эволюции**).

6. С точки зрения неравновесной термодинамики (И. Пригожин, Нобелевская премия 1977 г.), весь доступный нам мир состоит из *открытых диссипативных* систем, способных не только поддерживать, но и создавать упорядоченность из хаоса.

В ходе плавной, подчиняющейся строгим закономерностям эволюции диссипативные системы при критических значениях управляющих параметров (*в точке бифуркации*) достигают крайне неравновесного состояния и теряют устойчивость. Возникшая кризисная ситуация разрешается за счет быстрого необратимого перехода системы к одному из нескольких возможных новых путей развития, предсказание которого невозможно. Этот акт самоорганизации, по Пригожину, является приспособлением системы к внешним условиям, обеспечивающим ее выживание. Переход происходит в форме гигантской флуктуации, при которой все элементы системы, ранее пребывавшие в хаотическом состоянии, ведут себя коррелированно. Далее следует очередной закономерный этап эволюционного развития вплоть до нового скачка в новой критической точке. Описание системы, претерпевшей бифуркацию, возможно только при совместном применении вероятностных представлений и классического детерминизма.

Аналогичные представления о самоорганизации материи используются и в другом направлении науки – синергетике¹ (Г. Хакен). Синергетика показывает, что везде, где создаются новые структуры, необходим обмен со средой (эволюция, как и жизнь, требует метаболизма). Синергетика подтверждает вывод теории относительности: *энергия творит более высокие уровни организации*.

¹ Синергия – сотрудничество, совместные действия.

Фундаментальные свойства живых систем

Фундаментальным свойством живых систем является наличие *структурной организации*. Большинство организмов имеет клеточное строение. Структурное единство биоты заключается в том, что содержимое любой живой клетки – протоплазма. Это и есть собственно живое вещество. Живое вещество обладает уникальной физико-химической особенностью. Оно состоит из хирально чистых структур (**закон хиральной чистоты Л. Пастера**, 1848 г.). Хиральная чистота означает наличие исключительно объектов, несовместимых со своим зеркальным отражением, т.е. относящихся либо к D-, либо к L-стереохимическому ряду. Белки живого являются соединениями L-ряда, углеводы содержат структуры, относящиеся только к D-ряду. (В неживых системах правых и левых форм всегда поровну.) Хиральная асимметричность, свойственная всему живому, объективно указывает на его физико-химическое единство (**закон физико-химического единства живого вещества В.И. Вернадского**). Для поддержания структурной устойчивости живые системы осуществляют активное восприятие и преобразование информации, т.е. опережающее (охранительное) сигнальное реагирование на внешнее изменение системы. Внешне это проявляется как свойство раздражимости. Его проявление возможно благодаря еще одной фундаментальной особенности живого – энергетической. Она состоит в способности извлекать, превращать и использовать энергию внешней среды с увеличением своих энергетических запасов. Универсальным аккумулятором энергии для всех живых организмов является АТФ – аденозинтрифосфорная кислота, способная под действием ферментов отщеплять фосфатные группы

$$-\text{O}-\overset{\text{OH}}{\underset{\text{O}}{\text{P}}}-\text{OH}$$
 с выделением энергии (42 кДж/моль). Эта химическая

энергия трансформируется молекулами-преобразователями в молекулярную информацию и работу: химическую (осмос, активный транспорт веществ, биосинтез) и механическую (рост, мышечное сокращение, движение). Для восстановления израсходованного при этом запаса энергии, энергоносителей и каркасных структур и сохранения целостности необходим приток вещества и энергии из окружающей среды. Процессы обмена веществ и энергии называют *метаболизмом*.

Постепенное накопление в каждой отдельной живой системе необратимых структурных изменений ограничивает ее существование. В.И. Вернадский объяснял эту необратимость особым состоянием пространства-времени, т.е. геометрической неоднородностью биосферы, и допускал, что в нашей реальности существуют явления перехода геометрически разных состояний пространства из одного в другое.

Для сохранения жизни клетка, организм стремятся к самовоспроизведению и размножению, причем большая стабильность генетической программы ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты) по сравнению с другими структурами биологической системы обуславливает свойство *наследственности*. Но наследственность не абсолютна. Под влиянием *мутаций* – случайных спонтанных или индуцированных изменений в генетическом аппарате – может происходить *наследуемое изменение признаков*. Отбор изменений, наиболее удачных с точки зрения приспособления к окружающей среде, приводит к видообразованию и увеличению биологического разнообразия, т.е. к биологической эволюции. Никакие биологические изменения в строении и функциях, приобретенные в течение жизни растения, животного и человека, их потомкам не передаются.

Главные закономерности биологической эволюции хорошо согласуются с закономерностями неравновесной термодинамики и синергетики (см. с.9).

Отбор мелких изменений организмов, наступающих в результате мутаций и генетического дрейфа, называется *микроэволюцией*. *Макроэволюцией* называют эволюционные процессы надвидового уровня, вызываемые значительными изменениями экологических условий, при которых многочисленные виды оказываются перед выбором: измениться и приспособиться или погибнуть. Возникает вспышка видообразования, эволюционный скачок, приводящий к появлению совершенно новых форм организмов – лидеров эволюции, наиболее способных к нормализации и стабилизации среды. Эволюция представляет собой не непрерывный монотонный процесс, а состоит из чередующихся длительных периодов преобладания микроэволюционных процессов и резких макроэволюционных скачков (**правило прерывистого равновесия**).

Системные законы экологии

Наиболее крупные из используемых современной экологией обобщений, связанных с фундаментальными законами природы, сформулированы американским экологом Б. Коммонером (1974 г.) в виде широко известных аксиом – поговорок:

1. «Все связано со всем». Все живое на Земле подчинено космическим силам, единому потоку солнечной энергии, его ритмам. Важными следствиями всеобщей связи являются:
 - а) **закон больших чисел** – совокупное действие большого числа случайных факторов может приводить к результату, почти не зависящему от случая, т.е. имеющему системный характер;
 - б) **принцип Ле Шателье**¹ (в экологии он называется **принципом Ле Шателье-Брауна**), в соответствии с которым любое частное изменение в системе неизбежно приводит к развитию *цепных реакций*, идущих в сторону нейтрализации произведенного изменения или формирования новых взаимосвязей.
2. «Все должно куда-то деваться». В отличие от человеческого хозяйства живая природа почти безотходна – для биосферы в целом всегда соблюдается закон сохранения, т.е. количественный баланс масс и равенство скоростей синтеза и распада, что означает высокую степень замкнутости круговорота веществ. При этом а) *абсолютно изолированное саморазвитие невозможно* – любая природная или общественная система может развиваться только за счет использования материально-энергетических и информационных возможностей ОС; б) *отходы, возникающие в любом хозяйственном цикле*, и обусловленные ими эффекты *принципиально неустранимы*: они могут быть лишь переведены из одной формы в другую или перемещены в пространстве, а их действие может быть растянуто во времени.
3. «Природа знает лучше». Возможность и право такого «знания» выработаны на протяжении миллиардов лет в бесчисленном чередовании актов отбора, проб и ошибок, в тщательнейшей подгонке каждого вещества к огромному множеству других веществ и форм, ко всему комплексу условий существования. Конкурс на вакансию в биосфере очень жесток: из многих миллионов воз-

¹ При внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, это равновесие смещается в том направлении, при котором эффект внешнего воздействия ослабляется.

можных органических мономеров оставлено всего несколько десятков; отобрана лишь одна стомиллионная часть возможных белков, еще на много порядков жестче был отбор нуклеиновых кислот; сегодня планету населяет лишь одна тысячная часть испытанных эволюцией видов растений и животных.

При всем богатстве биологического разнообразия оно во много раз меньше возможного числа молекулярных сочетаний, т.е. реализована лишь ничтожная часть возможных комбинаций, а следовательно, каждое живое существо уникально.

Главный критерий этого отбора – вписанность в глобальный биотический круговорот, увеличение его эффективности, исключение «мертвых зон» в сети природных взаимосвязей. Человеку, задумывающемуся о смысле жизни, надо помнить об этом.

4. «Ничто не дается даром». Развитие происходит за счет не только ОС, но и собственных качественных ресурсов: любое новое приобретение в эволюции системы обязательно сопровождается утратой какой-то части прежнего достояния и возникновением новых все более сложных проблем. За возрастающее число степеней свободы эволюционирующим живым системам приходится платить возрастающей напряженностью жизни, постоянным риском гибели.

К перечисленным «законам экологии» Коммонера необходимо добавить еще одну краткую формулировку: «На всех не хватит». В природе действует **правило максимального «давления жизни»**: организмы размножаются с интенсивностью, обеспечивающей их максимально возможную численность. Однако «биологического взрыва» не происходит, т.к. масса питательных веществ для всех форм жизни на Земле конечна и ограничена. Отсюда вытекает **закон константности количества живого вещества (В.И. Вернадский)**: количество живого вещества (биоты) биосферы для данного геологического периода постоянно. Значительное увеличение численности и массы каких-либо организмов в глобальном масштабе может происходить только за счет уменьшения численности и массы других организмов. Именно такое влияние на биоразнообразие и ужесточение различных форм внутривидовой конкуренции оказал демографический взрыв XX века.

Концепции происхождения жизни

С момента появления человеческого сознания люди пытались проникнуть в загадку жизни. Каждому из нас приходилось задумываться о сущности бытия и зарождении жизни. Современной наукой все точки над *i* в этих проблемах далеко не расставлены. Существовали и существуют доныне разные *концепции происхождения жизни*:

– *креационизм* – сотворение жизни Богом, как оно описано в I книге Моисея – книге «Бытие»;

– *концепция вечности жизни В.И. Вернадского*, считавшего вслед за голландским ученым XVII в. Х. Гюйгенсом, что жизнь – это космическое явление, т.е. что жизнь существовала всегда и ее возникновение на Земле совпадает со временем возникновения самой планеты ($\approx 4,7$ млрд. лет назад). Свое мнение Вернадский обосновывал скрупулезнейшим анализом всех гео- и биохимических данных о жизни, известных науке первой половины 20 века;

– *панспермизм* – внеземное происхождение жизни: семена жизни заброшены на Землю из Космоса, – так считал знаменитый шведский физикохимик Св. Аррениус, с которым Вернадский состоял в активной переписке;

– *абиогенная теория* самопроизвольного зарождения жизни из неживого вещества является наиболее принятой в материалистической науке. Ее выдвинул в 1922 г. советский биохимик Опарин А.И. Эта теория вполне вписывается в современные представления о самоорганизации материи. Согласно этой теории, одним из важнейших этапов эволюции вещества стало обусловленное случайными сгущениями (флуктуациями) органических молекул образование в океанских водах так называемых *коацерватов* – более или менее устойчивых полужидких (коллоидных) капель, способных *избирательно* поглощать вещества из окружающей среды и избавляться от ненужных им соединений.

По мере совершенствования коацерваты приобрели способность делиться, в результате произошел качественный скачок (достигнута точка бифуркации): сохраняться могли только те капли, которые при делении сохраняли свой химический состав и структуру, т.е. оказались способными к *самовоспроизведению*.

Такова теория. Если говорить о фактах, то древнейшие останки живых организмов найдены в кремнистых пластах Западной Австралии. Их возраст оценили в 3,2 – 3,5 млрд. лет. Причем эти орга-

низмы бесконечно сложны по сравнению с любым самым сложным из органических веществ неживого происхождения. А это значит, что *истоки жизни* уходят в тот «темный» первый миллиард лет существования Земли, который не оставил следов в доступных ныне геологических слоях (самая глубокая скважина – Кольская сверхглубокая – 12,5 км).

Существуют также весьма достоверные, хотя и расчетные, данные о том, что биохимический цикл углерода, связанный с фотосинтезом, стабилизировался более 3,8 млрд. лет назад. Но фотосинтезирующие организмы как более сложные не могли возникнуть раньше гетеротрофных бактерий, питавшихся органическими веществами, синтез которых начался, по-видимому, еще на космической стадии эволюции Земли. Если эти расчеты подтвердятся дальнейшими исследованиями¹, то будет доказана правота В.И. Вернадского, считавшего, что жизнь на Земле существует столько же, сколько сама Земля.

Значение биоты в формировании облика биосферы

Автором понятия «биосфера» был австрийский геолог Эдвард Зюсс (1875 г.). Но современная концепция биосферы, которой ныне придерживаются ученые во всем мире, принадлежит русскому ученому-энциклопедисту В.И. Вернадскому (1926 г.). В его понимании биосфера – это особая геологическая оболочка Земли, резко отличающаяся от других наличием в ней *живого вещества* и энергетикой, включающей космические излучения. Живым веществом Вернадский называет совокупность всех живых организмов биосферы.

Помимо живого различают *косное* (неживое, традиционно изучаемое в курсе химии) и *биокосное* вещества. Биокосными, по Вернадскому, являются закономерные структуры, состоящие одновременно из живого и косного веществ. К ним относятся все почвы, воды морей, рек, озер, их илы. В современной экологии часть косного вещества, создаваемая в биосфере при умирании живого вещества или из его отбросов и выделений: детрит, нефть, торф, угли, биогаз, – принято называть биогенным веществом (не путать с био-

¹ Имеются сообщения о том, что древнейшие породы водоосадочного происхождения (Гренландия, Иссау – 3,8 млрд. лет) содержат остатки микроорганизмов, обладавших аппаратом фотосинтеза.

генными элементами!). Считается, что количества живого, биогенного и биокосного веществ в биосфере соотносятся как 1:2:4000.

Живое вещество составляет всего 0,01% от массы биосферы, но играет совершенно уникальную роль грандиозного катализатора в процессах взаимодействия Земли и Солнца, Земли и Космоса.

Живое вещество пронизывает всю биосферу и ее в значительной степени создает. Оно связывает и аккумулирует тепловую и световую энергию солнечных лучей, преобразуя ее в энергию химических связей, которая в виде растительной и животной массы, а также органического топлива (торф, каменный уголь, нефть) идет затем на поддержание множества других биосферных процессов и в огромных количествах расходуется человечеством. Помимо *энергетической* живое вещество выполняет также *деструктивную* (минерализация мертвого органического вещества и перевод минеральных веществ в форму, усваиваемую корнями растений) и *концентрационную* функции. Последняя обусловлена способностью различных организмов избирательно накапливать некоторые элементы, концентрируя их в сотни тысяч и миллионы раз по сравнению с содержанием в окружающей среде. Разница в концентрации элементов в биоте и среде называется *биофильностью* элементов. Биофильность убывает в ряду: ${}^6\text{C}$, ${}^7\text{N}$, ${}^1\text{H}$, ${}^5\text{B}$, ${}^{15}\text{P}$, ${}^{35}\text{Br}$, ${}^4\text{Be}$, ${}^8\text{O}$, ${}^{17}\text{Cl}$, ${}^{32}\text{S}$, ${}^{30}\text{Zn}$. Очень низкой биофильностью обладает железо.

Все функции и процессы, происходящие в живом организме, можно описать в виде конкретных химических реакций, специфика которых заключается в единстве и взаимосвязи химической и биологической форм движения материи. Деструктивная и концентрационная активность живого в значительной мере обусловлена наличием в живых клетках эффективнейших катализаторов белковой природы – *ферментов*, способных в миллионы и миллиарды раз ускорять реакции по сравнению с их протеканием в абиогенной среде (например, фермент каталаза увеличивает скорость разложения пероксида водорода H_2O_2 более чем на 10 порядков).

Важнейшим экологическим системообразующим фактором является *информационная* функция живого. Как уже говорилось, организмы способны воспринимать, хранить и перерабатывать информацию путем соединения потока энергии с активной молекулярной структурой, играющей роль программы.

Благодаря перечисленным функциям за счет питания, дыхания и размножения живых организмов происходит непрерывная *биоген-*

ная миграция химических элементов, т.е. перемещаются и перерабатываются огромные количества веществ. Таким образом осуществляется *средообразующая* функция живого. 99% вещества в верхних слоях биосферы трансформировано живым. Глины, бокситы, известняки, железняки, соленость вод Мирового океана, химический состав атмосферы – все это результат жизнедеятельности бесчисленных поколений организмов. **Биогеохимические принципы В.И. Вернадского** гласят: биогенная миграция атомов в биосфере всегда стремится к максимальному своему проявлению, и эволюция видов в ходе геологического времени идет в направлении, усиливающем биогенную миграцию.

Если живое вещество распределить по поверхности Земли ровным слоем, его толщина составит всего 1,5-2 см (тонкая пленка жизни). Только благодаря очень быстрому размножению (самовоспроизведению) живое обеспечивает столь энергичный круговорот веществ. Расчеты показывают, что общая масса живых организмов, воспроизведенных в биосфере за миллиарды лет, составляет $2,4 \cdot 10^{20}$ т. Это в 12 раз превышает массу земной коры.

Со средообразующей тесно связана *средорегулирующая* функция биоты, т.е. ее способность с большой точностью долгое время поддерживать на постоянном оптимальном уровне важнейшие параметры окружающей среды (среднегодовую температуру, химический состав атмосферы и др.), несмотря на исключительную сложность и динамичность регулируемой системы.

Итак, лик Земли, какой мы ее знаем, включая и всю атмосферу, сформирован жизнью. С другой стороны, все проявления живого вещества регламентируются размерами, химическим составом и энергией биосферы. Поэтому в ней могут существовать не любые организмы, а только строго определенные ее структурой. Иными словами, живые организмы – закономерная функция биосферы, но и биосфера – результат развития живого вещества как планетного явления.

Этапы органической эволюции

Согласно изложенным выше современным представлениям, первопричиной эволюции любых динамических систем служит проток энергии и отбор наиболее эффективных преобразователей вещества, энергии и информации. Преобразование среды вследствие деятельности организмов оказывает обратное действие на

биоту и уравнивается ее средорегулирующей функцией. Важнейшим двигателем эволюции биосферы является непрерывное, циклически воспроизводящееся противоречие между безграничной способностью организмов к размножению, порождаемой потоком солнечной энергии, и ограниченностью материальных ресурсов Земли.

За 4,7 млрд. лет существования Земли прошли следующие этапы органической эволюции:

I. Химический, на котором при постепенном снижении температуры из содержащихся в первичной атмосфере водорода, азота, паров воды, метана, аммиака, а возможно, и оксида углерода, формальдегида и других относительно простых веществ под действием ультрафиолетового солнечного излучения, радиоактивности и вулканической деятельности постепенно возник абиотический круговорот веществ в атмосфере, в который по мере образования, усложнения и отбора наиболее энерго- и информационно емких структур включились и органические соединения.

II. Биологический, на котором структуризация белков и нуклеиновых кислот с участием биомембран приводит к появлению первичных клеток, способных к делению (около трех млрд. лет назад). Возникает биотический круговорот, достигающий со временем высокой степени замкнутости благодаря проявлению средообразующей функции организмов. Развитие фотосинтеза и обусловленное им накопление кислорода сделало возможной аэробную жизнь. Считается, что это произошло около двух млрд. лет назад при содержании кислорода, составляющем примерно 1% от современного (**первая точка Пастера**), и что дальнейшее накопление кислорода шло взрывообразно и заняло не более 20 тыс. лет. При достижении содержания кислорода в атмосфере 10% от современного (**вторая точка Пастера**) сформировался первичный озоновый экран и жизнь вышла на сушу.

III. Антропогенный, начавшийся около 2 млн. лет назад с возникновения человека и развития человеческого общества, привел ныне к вовлечению в антропогенный канал непропорционально больших потоков вещества и энергии, к нарушению тем самым замкнутости биотического круговорота и возникновению сначала локальных, а настоящее время глобального экологического кризиса. Последний был предопределен со времен неолитической революции, т.е. с перехода от присваивающей к производящей форме хо-

зьяствования и постепенного формирования природопокорительского мировоззрения. Основная опасность надвигающейся тотальной экологической катастрофы состоит в нарастающем отравлении человека и всех высших организмов тяжелыми металлами, радионуклидами и химическими токсинами, т.е. продуктами жизнедеятельности лидеров эволюции, что явилось и причиной катастрофы, случившейся 2 млрд. лет назад.

Абсолютный возраст основных событий в эволюции биосферы приводится в табл. 1.

Таблица 1

Как давно это было?

Основные события	Число лет	Геологическая эпоха
1	2	3
Образование Вселенной (согласно теории Большого Взрыва)	$2 \cdot 10^{10}$	
Происхождение Земли	$4,7 \cdot 10^9$	ранний архей
Первые живые организмы (бактерии)	$3,8 \cdot 10^9$	
Первые многоклеточные организмы	$1 \cdot 10^9$	докембрий
Первые позвоночные животные	$5 \cdot 10^8$	палеозойская
Первые наземные растения	$4 \cdot 10^8$	эра
Первые млекопитающие	$2 \cdot 10^8$	мезозойская
Первые приматы	$7 \cdot 10^7$	эра
Первые гоминоиды (человекообразные существа)	$1,5 \cdot 10^7$	кайнозойская эра миоцен
Первые гоминиды (Человек умелый и Человек прямоходящий)	$3 \cdot 10^6$	плиоцен
Первые представители вида Homo sapiens	$2 \cdot 10^5$	четвертичный период

■ Вопросы для самоконтроля

1. Какая из концепций происхождения жизни наиболее близка Вашему миропониманию? Аргументируйте свой выбор.
2. Почему основоположником глобальной биосферологии во всем мире признан В.И. Вернадский? С какими из его идей и трудов Вы знакомы?
3. Охарактеризуйте типы веществ, составляющих, по Вернадскому, нашу планету. Какова роль живого в формировании современного облика биосферы? Влияют ли параметры биосферы на характер существующих в ней организмов?
4. Благодаря каким свойствам и функциям биосферы можно утверждать, что совокупность живых организмов обладает средообразующей и средорегулирующей способностью и, в частности, играет преобладающую роль в обеспечении качества окружающей среды?
5. Назовите основные этапы эволюции биосферы. Почему многие экологи считают, что с появлением человека началась нисходящая ветвь развития биосферы?
6. Какими главными свойствами должна обладать материальная система, чтобы считаться живой?
7. Верно ли утверждение, что применимость второго начала (закона) термодинамики к живым системам обусловлена принятием экологической модели? Аргументируйте ответ. Рассмотрите решение задачи 2.7 [10, с. 42].
8. Как Вы понимаете необходимость постоянной циклической работы для поддержания устойчивости динамической системы?
9. Совпадают ли экологическое и биологическое понимания информации? Существуют ли количественные соотношения между веществом, энергией, информацией?
10. Каким образом осуществляется информационная функция живого?
11. Охарактеризуйте фундаментальные свойства живых систем.
12. Какие следствия всеобщей связи явлений в природе имеют наибольшее значение для экологии?
13. Объясните различие механизмов отрицательной и положительной обратных связей в замкнутых контурах причинных зависимостей. Приведите примеры экологически значимых ПОС и ООС.

14. Сформулируйте известные Вам законы и принципы естествознания, наиболее значимые для экологии.
15. Что Вы можете сделать для поддержания средорегулирующей функции биоты?
16. Сформулируйте правила 1% и 10%. Во сколько раз человечество ныне превышает экологический предел энергопотребления?
17. Оцените Ваш личный вклад а) в разрушение экосистем; б) в их сохранение; в) в восстановление разрушенных экосистем. Рассмотрите решение задачи 3.4 [10, с.56]. Превышен ли порог изъятия первичной биопродукции в нашей области?
18. Опишите основные особенности круговоротов важнейших биогенных элементов. Оцените влияние на них антропогенной деятельности. Рассмотрите решение задачи 3.3 [10, с.55-56]. Выполняется ли принцип Ле Шателье-Брауна в континентальной биоте?
19. Оцените основные последствия стрессового состояния экосистем для биосферы в целом.
20. Какие критерии устойчивости биосферы Вы можете назвать? Рассмотрите решение задачи 3.6 [10, с.57-58]. Как изменяется замкнутость круговорота кислорода под влиянием деятельности человека?
21. Перечислите основные различия наземных и водных экосистем. Рассмотрите решение задачи 3.8 [10, с.58-59]. Как влияет сокращение площади лесов планеты на процессы влагооборота?

ОРГАНИЗМ. ИСТОЧНИКИ ЭНЕРГИИ ДЛЯ ОРГАНИЗМА

Организм – дискретная самовоспроизводящаяся открытая система, связанная со средой обменом вещества, энергии и информации. Следует различать понятие «организм» и широко используемый в экологии термин «*особь*». *Особь* – это не просто индивидуальный организм, т.е. совокупность органов и их систем, но и их сочетание с некоторыми спутниками, например микроорганизмами, живущими в кишечнике, какими-либо паразитами и т.п., т.е. *особь* – это целое сообщество. *Особь* – это наименьшая, неделимая единица (как бы атом) биологического вида.

Исключительно важное значение для объяснения свойств организмов имеет **закон сохранения термодинамического состоя-**

ния. Его формулировка: энтропия и информация обратно пропорциональны. Именно действие этого закона

1) приводит к разделению отдельных функций организма, т.е. к возникновению органов, выполняющих разные функции;

2) объясняет внутренние побудительные механизмы возникновения приспособительных реакций (адаптаций);

3) обуславливает тенденцию к эволюции.

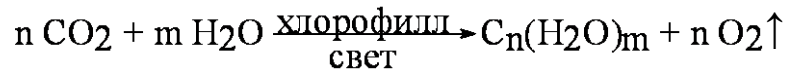
Усваивая вещество и энергию, организм поглощает информацию. Способность к поглощению информации представляет собой средство повышения саморегуляции и степени структурирования (а значит, понижения энтропии), и потому организмы, поглощающие большую информацию, должны обладать преимуществами. Это и подтверждает история развития жизни, в которой естественный отбор постоянно вел к усложнению организации, т.е. накоплению информации. Способность организмов воспринимать, хранить и перерабатывать молекулярную информацию совершила опережающую эволюцию в природе и стала важнейшим экологическим *системообразующим фактором*.

В отличие от «живой», «мертвая» информация, по Л. Бриллюэну, является простым отражением структуры (сравните с высказыванием Ф. Шеллинга: «Природа – это окаменевший интеллект»).

Важнейшей термодинамической характеристикой организмов, как, впрочем, и любых живых систем, является способность создавать и поддерживать высокую степень внутренней упорядоченности, т.е. состояние с низкой энтропией. Низкая энтропия достигается постоянным извлечением из окружающей среды легко используемой энергии (например энергии солнечного света или пищи) и рассеянием значительной части этой энергии с превращением ее в процессе дыхания в энергию, используемую с трудом (обычно в тепловую, т.е. в энергию теплового движения). Говорят: за счет дыхания живое «откачивает из себя неупорядоченность» и увеличивает ее в окружающей среде. Самовозобновление и поддержание постоянства внутренней среды организма – его *гомеостаз* – обеспечивается обменом веществ при ведущей роли белков и нуклеиновых кислот. Живым организмам присуще движение, раздражимость, рост, развитие, размножение и наследственность, а также приспособляемость к условиям существования – *адаптация*.

Эрвин Шредингер, один из основоположников квантовой механики, в своей книге «Что такое жизнь с точки зрения физика?»

писал, что «живые организмы как бы питаются отрицательной энтропией (негэнтропией), извлекая ее из окружающей среды и увеличивая возрастание в ней положительной энтропии». Прекрасной иллюстрацией этих термодинамических рассуждений служит процесс фотосинтеза, который является первой ступенью превращения энергии Солнца в энергию живого вещества. В отличие от обычных химических реакций в неживой природе, сопровождающихся рассеянием энергии ($\Delta G < 0$), реакция фотосинтеза



идет против термодинамического градиента, т.е. сопровождается накоплением (запасанием) энергии в органическом веществе за счет преобразования энергии фотонов в энергию химических связей. Очень показателен простой рисунок (рис.1):

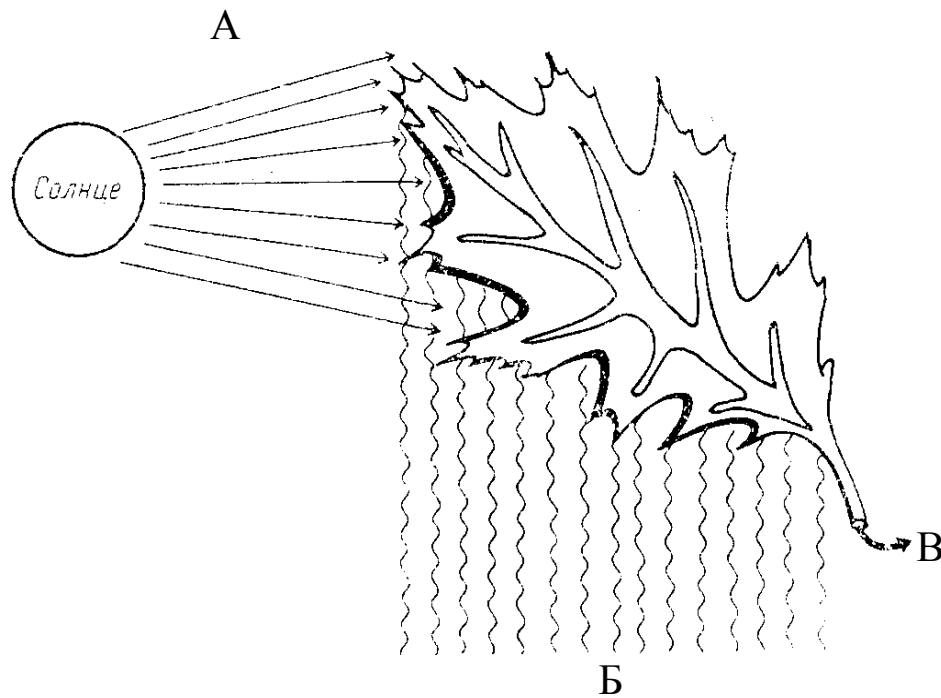


Рис. 1. Зеленый лист¹ – система трансформации энергии:
 А – лучи Солнца – рассеянная форма энергии (100 единиц);
 Б – тепло – очень сильно рассеянная форма энергии (98 единиц);
 В – углеводы – концентрированная форма энергии (2 единицы)

Здесь равенство $A=B+V$ отражает 1 закон термодинамики (закон сохранения энергии), а неравенство $V \ll A$ – второй закон тер-

¹ Светопримная способность земной флоры в 4 раза превышает поверхность планеты. Наиболее интенсивно идет фотосинтез при высокой температуре и высокой концентрации углекислого газа.

модинамики (невозможен полный переход энергии из одной формы в другую).

Математическое выражение первого закона термодинамики ($Q = \Delta H + A$) справедливо лишь для идеальной обратимой системы. В природе полностью обратимых систем не существует. При описании биохимических систем наиболее подходящей формой выражения законов термодинамики (для процессов при постоянной температуре) является уравнение, характеризующее изменение свободной энергии (энергии Гиббса) при переходе системы из одного состояния в другое: $\Delta G = \Delta H - T \Delta S$.

В общем случае изменение свободной энергии характеризует ту энергию, которая при надлежащих условиях становится доступной для совершения работы, в то время как система стремится к равновесию. Чтобы вывести систему из равновесия, необходимо использовать свободную энергию на выполнение работы ($\Delta G = -A$). В тепловых двигателях для выполнения работы используется тепловая энергия, высвобождаемая в процессе окисления топлива. Органические же молекулы – структурные блоки живых организмов – не выдерживают температурных градиентов, которые приводят к потере биоактивности за счет денатурации, деструкции, более глубоких процессов окисления. Значит, в живых системах должны существовать компенсирующие процессы. Поэтому во всех живых организмах часть энергии, высвобождаемая в процессе окисления органических молекул (углеводов, жиров, аминокислот), который осуществляется постоянно и поэтапно, переводится в другие виды энергии (химическую, электрическую и др.). Такое преобразование одного вида энергии в другие виды энергии достигается путем сопряжения процессов окисления с процессами синтеза фосфатов, главным образом АТФ¹ (аденозинтрифосфорной кислоты) из АДФ (аденозиндифосфорной кислоты) и неорганического фосфора.



Здесь R – это радикал, содержащий три гетероцикла, включающих С, Н, О и N. АТФ является также одним из промежуточных продуктов в процессе фотосинтеза. АТФ – это аккумулятор энергии для всех живых организмов. Под действием различных ферментов она может отщеплять фосфатные группы с выделением энергии (42 кДж/моль), которая обеспечивает биосинтез, перенос вещества через мембраны, а также движение.

АТФ выполняет роль универсального топлива клетки. Аккумулированная в АТФ энергия используется для осуществления большинства клеточных процессов, т.е. различных физиологических видов работ (синтез, поддержание градиентов концентраций, создание разности потенциалов зарядов, транспорт молекул и т.д.), и, наконец, в процессах гидролиза и полного окисления вновь синтезированных молекул аккумулированная в них энергия выделяется в виде тепла. Обмен веществ и энергии направлен на постоянное сохранение, обновление и самовоспроизведение живых организмов и их структур. Поэтому главное назначение генерируемой в процессе биоокисления энергии заключается в поддержании организма в состоянии, удаленном от равновесия, с целью осуществления наиболее полного химического превращения исходных веществ пищи в продукты метаболизма.

Потеря некоторого количества энергии в виде тепла, отрицательные значения ΔG на конечных стадиях метаболической цепи превращений, понижение энтропии в клетке за счет повышения энтропии вещества пищи и непрерывающееся снабжение организма пищей и кислородом – совокупность этих факторов препятствует естественному стремлению живых систем к равновесию.

Углеводы, образованные при фотосинтезе, характеризуются высоким запасом внутренней энергии (энергии их химических связей) и служат углеродным скелетом для построения всех органических соединений в клетке. Но содержащаяся в них энергия недоступна для непосредственного использования в химических реакциях, протекающих в живых организмах. Перевод этой потенциальной формы энергии в активную осуществляется в другом биохимическом процессе – дыхании, при котором углеводы, а также жиры и белки, особенно в животных организмах, в реакциях биологического окисления и постепенной перестройки скелета освобождают энергию, и она аккумулируется в активной форме в сопряженных реакциях синтеза АТФ. Именно за счет дыхания живые организмы рассеивают в окружающую среду тепло, углекислый газ и водяной пар, т.е. повышают неупорядоченность в окружающей среде (по Одуму, откачивают из сообщества неупорядоченность).

Это происходит в соответствии с принципом Ле Шателье. Однако в работах Н.Ф. Реймерса, В.Г. Горшкова и др. показано, что если в конце 19 века в ответ на возрастание концентрации углекислого газа в атмосфере еще происходило увеличение биологической

продуктивности и биомассы, то в наши дни действие принципа Ле Шателье-Брауна в рамках биосферы глубоко нарушено: биота выбрасывает углекислый газ, а биомасса ее автоматически снижается. Для возвращения к устойчивому состоянию биосферы (восстановления действия принципа Ле Шателье) необходимо сокращение площадей антропогенно измененных земель.

Фотосинтез и дыхание – это тесно сопряженные в клетках стороны общего энергообмена. Днем идут оба процесса. При этом количество выделяемого при фотосинтезе кислорода в 20-30 раз больше, чем его поглощение при дыхании. Ночью сохраняется только дыхание (кислород, как и другие газы, в том числе и антропогенные, поступает в зеленый лист через устьица¹).

Основными группами фотосинтезирующих организмов на суше являются высшие растения. Фотосинтезирующие растения легко узнать по их зеленому цвету, иногда маскируемому красными или коричневыми пигментами; в гидросфере – это водоросли разных цветов и размеров (от бесклеточных до многоклеточных), цианобактерии (сине-зеленые водоросли), содержащие фитоцианин, обуславливающий их окраску. Общая продуктивность фотосинтеза огромна: ежегодно растительность Земли связывает 170 млрд. т углерода, а также миллиарды тонн фосфора, серы и других элементов, в результате чего ежегодно синтезируется около 400 млрд. т органических веществ. И это несмотря на малую по сравнению с промышленными производствами эффективность (зеленый лист использует не более 2% падающей солнечной энергии – рис.1).

Существует и другой способ получения первичной биопродукции – *хемосинтез*, в котором органическое вещество получается за счет энергии химических связей. К нему способны некоторые (*хемосинтезирующие*) бактерии, в особенности характерные для экосистем подземных вод. Например, весьма богатым потенциа-

¹ Устьице – микроскопическое отверстие в кожице листьев и травянистых стеблей растений вместе с ограничивающими его двумя замыкающими клетками. Периодически открываясь и закрываясь, оно регулирует газообмен и испарение (*транспирацию*). Благодаря транспирации в растении возникает ток воды с растворенными в ней минеральными солями. С одного гектара капусты, например, за вегетативный период выделяется около 8 млн. кг воды. Некоторые газы, в частности и многие антропогенные загрязнители атмосферы, вызывают закрытие устьиц, что приводит к снижению эффективности фотосинтеза.

ной энергией веществом является сероводород. В глубоких океанических впадинах, куда не проникает свет, но где в избытке присутствует H_2S , хемосинтезирующие *серобактерии* осуществляют многостадийный процесс, суммарное уравнение которого выглядит так:



(Образующаяся сера в дальнейшем окисляется до H_2SO_4 .) К хемосинтезирующим относятся также *нитрифицирующие бактерии*, окисляющие аммиак до оксидов азота, NO_2^- , NO_3^- , и *железобактерии*, окисляющие Fe^{2+} до Fe^{3+} . Кстати, организмы, способные жить в отсутствие атмосферного кислорода (в почве, в донных отложениях, в глубоких толщах вод), называются *анаэробами*. К ним относятся некоторые виды бактерий, в том числе перечисленные выше, дрожжей, простейших, червей.

Итак, фотосинтез и хемосинтез – основные способы получения энергии живыми организмами из неживой природы.

Трофические отношения между организмами

В зависимости от способа извлечения энергии из окружающей среды, т.е. от способа питания, все организмы делятся на 2 группы: *автотрофы* и *гетеротрофы*.

Автотрофами (греч. *trope* – питание) называются организмы, способные синтезировать необходимые для их жизни органические вещества из минеральных. По отношению к источникам энергии все автотрофы делятся на фотосинтезирующие (фотоавтотрофы) и хемосинтезирующие (хемоавтотрофы).

Весь остальной живой мир получает необходимую химическую энергию из веществ, созданных автотрофами. Организмы, нуждающиеся в высокоэнергетических органических ресурсах, запасенных автотрофами, называются гетеротрофами. К гетеротрофам относятся человек, все животные, некоторые растения и микроорганизмы (большинство бактерий, грибов и др.). У некоторых групп бактерий, как и у большинства растений-паразитов (повилика, омела) и насекомоядных растений (пузырчатка), совмещаются автотрофные и гетеротрофные функции.

В зависимости от роли в биотическом круговороте все организмы делятся на 4 группы: *продуценты*, *консументы*, *детритофа-*

ги и редуценты. Понятие «продуценты» равнозначно понятию «автотрофы». Дело в том, что автотрофы, составляющие основную массу всех живых существ, полностью отвечают за образование всего нового органического вещества на планете, т.е. являются производителями продукции – продуцентами. В отличие от автотрофов-производителей гетеротрофы выступают как потребители и деструкторы (разрушители) органических веществ. В зависимости от источников питания и участия в деструкции они также подразделяются на несколько категорий: консументов, детритофагов и редуцентов.

● Консументы – потребители органического вещества живых организмов. К их числу относятся:

- 1) растительноядные животные (*фитофаги* или консументы I порядка К1), питающиеся живыми растениями (тля, кузнечик, гусь, овца, олень, слон);
- 2) плотоядные животные (хищники или *зоофаги*), поедающие других животных; среди них различают консументов второго порядка К2 (первичные зоофаги), питающихся фитофагами, и консументов более высокого порядка, нападающих не только на фитофагов, но и на других хищников К3 (хищные насекомые, насекомоядные и хищные птицы, хищные рептилии и звери); существует также немало животных со смешанным питанием, потребляющих и растительную и животную пищу;
- 3) *паразиты*, живущие за счет веществ организма-хозяина – это уже не только животные (черви, насекомые, клещи), но и различные микроорганизмы (вирусы, бактерии, простейшие: одноклеточные, жгутиковые, споровики, инфузории), а также некоторые грибы и растения;
- 4) *симбиотрофы*, питающиеся соками или выделениями организма-хозяина, но выполняющие вместе с этим жизненно важные для него трофические функции; это мицелиальные грибы-микроорганизмы, участвующие в корневом питании многих растений; клубеньковые бактерии бобовых, связывающие молекулярный азот; микробиальное население сложных желудков (рубцов) жвачных животных, улучшающее переваривание и усвоение поедаемой растительной пищи.

●Детритофаги¹ (фаг – пожиратель), или сапрофаги (сапрос – гнилой) – организмы, питающиеся мертвым органическим веществом – остатками растений и животных. Это различные гнилостные бактерии, черви, грибы, личинки насекомых, жуки-копрофаги и другие животные (раки, грифы, муравьи, многоножки, термиты).

К водным детритофагам относятся также грунтоеды (черви, личинки) и сестонофаги (ракообразные планктонные организмы, губки, моллюски). Все они выполняют функции очищения экосистемы. Детритофаги участвуют в образовании почвы, торфа, донных отложений водоемов.

●Редуценты – бактерии и низшие грибы – завершают деструктивную работу консументов и сапрофагов, доводя разложение органики до ее полной минерализации и возвращая в среду последние порции диоксида углерода, воды и минеральных элементов. Строго говоря, к редуцентам следует отнести всех животных, традиционно называемых консументами, т.к. в процессе жизнедеятельности последних происходит минерализация органических веществ. Например, в летнее время в озерах значительная часть минерального фосфора высвобождается в результате экскреции планктонных животных. (*Планктоном* называются плавающие организмы, способные совершать вертикальные и горизонтальные перемещения в соответствии с движением воды. Кроме микроскопических организмов, существует и макропланктон – гребневики, длина которых может достигать 1,5 м, медузы, креветки.)

Все перечисленные в этом разделе группы организмов тесно взаимодействуют между собой, согласуя потоки вещества и энергии и обуславливая самоочищение среды. Особенно ярко это проявляется в водных системах, где существуют организмы-фильтраторы. Известно, например, что исключительная чистота вод Байкала обеспечивается интенсивной работой веслоногого рачка эпишуры, который за год трижды процеживает весь объем воды.

¹ В гидросфере выделения и остатки живых организмов находятся в виде так называемого *детрита* – мелких частиц органического и частично минерализованного вещества, взвешенных в воде или осевших на дно водоема. На суше наибольшая масса остатков живого содержится в виде *дернины* в составе почвы и постепенно гниющей лесной подстилки, иногда тоже называемой детритом.

Пищей для редуцентов служат не только тела погибших растений и животных, но и сбрасываемые ими отмершие части тела (змеиная кожа, волосы, перья, рога). Среди грибов существуют редуценты, которые специализируются на перьях и рогах, а среди членистоногих – животные, специализирующиеся на шелушащейся коже, например домашние микроклещи, представляющие серьезную проблему для больных астмой.

Разные виды организмов трудятся над мертвым органическим веществом поочередно и постепенно действием своих ферментов разрушают его и превращают в неорганическое. Огромна роль редуцентов и детритофагов в поддержании плодородия почвы. Поэтому их называют «коричневым поясом» планеты. Они замыкают биотический круговорот, превращая органические вещества в минеральные, доступные растениям (гумус).

Биоразнообразие

Многочисленность и разнообразие природных биологических форм хорошо известны. В настоящее время на основании морфологических и биохимических различий надежно зарегистрировано более 1,7 миллиона видов организмов. Есть основания полагать, что за счет большого числа неидентифицированных низших форм фактическое общее число видов может быть в 3-5 раз больше. В литературе часто называют диапазон числа видов на планете от 5 до 30 миллионов. А количество отдельных организмов на планете, по некоторым оценкам, составляет от 10^{26} до 10^{28} . Это очень много – больше, чем капель в океане.

Огромен диапазон размеров земных существ: от микроскопической микоплазмы¹ ($m < 10^{-13}$ г) до гигантской секвойи² ($m > 1000$ тонн) дистанция в 22 порядка. Даже в пределах класса млекопитающих землеройка – карликовая белозубка – имеет массу

¹ Микоплазмы – неподвижные мелкие полиморфные организмы, в отличие от истинных бактерий не имеющие клеточной стенки. Сапрофитные типы обитают на слизистой оболочке рта, в пресных водоемах, навозе. Патогенные микоплазмы вызывают болезни человека (например пневмонию), животных и растений.

² Секвойя-дендрон – мамонтово дерево – встречается в виде зарослей только в Калифорнии; искусственно выращивается в Южной и Средней Европе. Продолжительность жизни – от 1,5 до 4 тыс. лет, высота – до 100 м, диаметр – до 10 м.

1-1,5 г, а синий кит 100 – 150 т – в сто миллионов раз тяжелее. Это свидетельствует о разнообразии экологических преимуществ, связанных с размерами тела.

■ Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите уровни биологической организации. Каково соотношение понятий «организм», «особь», «биологический вид»?
2. Приведите примеры действия законов термодинамики в живых системах. Как Вы понимаете выражение: «Живые организмы питаются отрицательной энтропией»? Кому принадлежат эти слова? Рассмотрите решение задачи 2.5 [10,с.41].
3. Назовите основные источники энергии для организмов. Иллюстрируйте проявление первого и второго законов термодинамики на примере фотосинтеза. Каково соотношение между фотосинтезом и дыханием растений?
4. Что Вы знаете о фото- и хемосинтезе? Какие вещества помимо углеводов образуются в этих процессах?
5. Что такое АТФ? метаболизм? транспирация? Какова роль дыхания в энергообмене организма? Какие факторы препятствуют установлению равновесия в живых системах?
6. На основании каких наблюдений ученые считают, что действие принципа Ле Шателье в масштабах биосферы нарушено? Когда и почему произошло это нарушение?
7. Назовите типы живых организмов в зависимости а) от способа извлечения энергии; б) от роли в биотическом круговороте. Что общего и какие различия между паразитами и симбиотрофами? фитофагами и зоофагами? автотрофами и продуцентами? консументами и паразитами? детритофагами и редуцентами? консументами и детритофагами?
8. Какова общая функция организмов всех трофических уровней?
9. Какие типы организмов особо значимы для обеспечения самоочищения среды? для поддержания плодородия почвы? Приведите примеры «сотрудничества» различных организмов.
10. Как Вы понимаете термин «биоразнообразие»? Охарактеризуйте его количественно.
11. Сформулируйте закон сохранения термодинамического состояния. Как он проявляется в процессе биологической эволюции?

12. Какое значение имеют метаболические процессы автотрофов для биоты Земли?

ПОПУЛЯЦИИ

Существует множество более или менее широких определений популяции. Сформулируем наиболее общее из них: популяция – это совокупность особей одного биологического вида, длительное время занимающая определенное пространство (ареал) и воспроизводящая себя в течение большого числа поколений, т.е. имеющая общий генофонд¹ и возможность свободно скрещиваться (обмениваться генетической информацией). Все живые организмы существуют только в форме популяций. Поэтому говорят, что популяция – элементарная эволюционная структура (Н.В. Тимофеев-Ресовский).

Все параметры (характеристики) популяций принято делить на 2 группы: статические и динамические.

Статические показатели популяции

Статические показатели популяции характеризуют состояние популяции в определенный момент времени. К ним относятся: численность, плотность и структура популяции.

Численность, или объем популяции, выражается определенным количеством особей и для разных видов может очень сильно различаться. Например, в активном иле аэротенков очистных сооружений популяции простейших или бактерий состоят из миллиардов особей. Популяции цапель обычно составляют 8 – 12 пар.

Для сравнения численности отдельных популяций или изменения численности данной популяции с течением времени (например в разные годы) пользуются таким показателем, как *плотность* – это численность популяции, отнесенная к единице занимаемого ею пространства, иными словами, – это среднее число особей на единице площади или в единице объема. Например, при характеристике плотности тех же простейших в активном иле определяют их

¹ Генофонд – совокупность генотипов всех особей популяции. Генотип – совокупность всех генов организма.

число в 1 см^3 , а плотность популяций крупных теплокровных животных (лося, например) измеряется количеством особей на 10 тыс. га.

Широко используется в экологии понятие «динамика плотности», т.е. изменение плотности популяций во времени. Оно отражает сложные закономерности взаимоотношений между различными животными, животными и растениями, между организмами и средой.

Для каждого вида существуют оптимальные пределы плотности его популяций. Для многих видов плотность хорошо согласуется с формулой: $N_{\text{п}} = 32m^{-0,98}$, где $N_{\text{п}}$ - число особей/ км^2 ; m - средняя масса тела, кг. Чем меньше масса, тем больше плотность популяции, т.к. крупным животным требуется больше жизненного пространства.

Численность и плотность популяции – не случайные величины. Они предопределены не только режимом экологических факторов в данное время, но и всем предшествующим развитием популяции, многих предыдущих поколений, т.е. генофондом.

Каждая популяция имеет определенную структуру. Различают *возрастную, половую, генетическую и пространственную* структуры популяций.

- Возрастная структура популяции отражает соотношение в составе популяции особей разного возраста, представляющих один или разные приплоды одного или нескольких поколений. Поколение может состоять из особей одного приплода и из особей разных приплодов (например у мелких млекопитающих). Но и приплод может состоять из особей разных поколений: упавший с 1000-летнего дуба желудь прорастет, и через 20 лет пыльца молодого дубка может опылить цветы родительского дерева, которое на 50 поколений старше.

- Половая структура популяций – соотношение в ней особей разного пола. У многих организмов соотношение полов определяется различием хромосомных наборов мужских и женских особей. Такое двухфакторное хромосомное определение пола обеспечивает равную численность полов. Но у некоторых растений и животных наблюдается трехфакторное и более генетическое определение пола, что приводит в ряде случаев к возникновению *партеногенетических* (состоящих только из самок) популяций, например у многих видов насекомых.

- Генетическая структура популяции определяется изменчивостью и разнообразием генотипов и частотами вариаций отдельных генов. Для каждой популяции характерен также определенный уровень *фенотипического полиморфизма*, т.е. разнообразия признаков организма, находящихся под совместным контролем генов и экологических факторов. Один и тот же генотип в разных условиях способен привести к появлению различающихся фенотипов. В небольших изолированных и стабильных популяциях закономерно возрастает частота близкородственного скрещивания, что уменьшает генетическое разнообразие и увеличивает угрозу вымирания.

- Пространственная структура. Различают несколько видов пространственного размещения особей (рис.2).

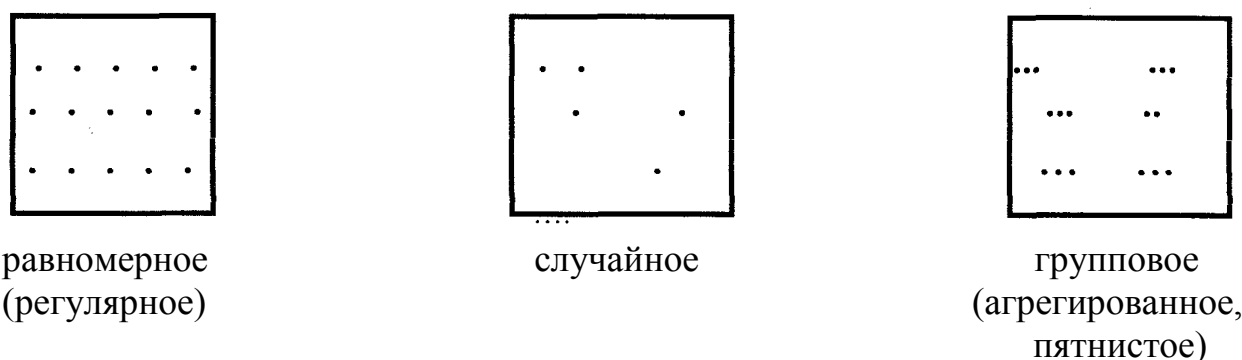


Рис.2. Виды пространственного размещения особей

Равномерное (регулярное) распределение характерно не только для возделываемого земледелия (лук на грядке), но встречается и в природе, например, в густом ельнике стволы соседних деревьев удалены друг от друга на расстояние, равное сумме радиусов двух крон, т.к. тень от кроны затрудняет прорастание семян и рост проростков.

Случайное распределение характерно, когда среда однородна, а организмы не стремятся объединяться в группы. Согласно популярной ныне концепции «распределения риска», различные неблагоприятно воздействующие на популяцию факторы распределены во времени и пространстве случайным образом. Соответственно таково же и размещение особей в наиболее благоприятных местообитаниях.

Групповое (агрегированное, пятнистое) распределение встречается наиболее часто и может быть обусловлено а) выбором оптимальных условий (тень от деревьев, от берегов), б) способом размножения (малинник, крапива), в) поведенческими причинами (образование стай, стад и т.п.), г) конкуренцией. Скопления могут

наблюдаться не только в пространстве, но и во времени. Например, многие бамбуки зацветают и осеменяются одновременно, хотя у некоторых из них от одного цветения до другого проходит целое столетие. В результате такой синхронности значительная часть очередного «небывалого» урожая остается не съеденной потребителями семян: консументы не в состоянии так быстро размножиться, чтобы успеть поглотить нахлынувшее изобилие.

Еще пример: обнаружено, что многие пустынные и полупустынные растения в борьбе за воду в ходе естественного отбора научились выделять вещества, ингибирующие прорастание семян своего, а иногда и другого вида.

Для животных, особенно позвоночных, характерна *территориальность*. Территорией называется индивидуальный, или семейный участок, который активно защищается благодаря проявлению инстинкта агрессии. Размеры участка могут составлять от нескольких сантиметров у какого-либо жучка до многих квадратных километров, как, например, у пумы. Между прочим, у взрослых животных более выражена территориальность, а молодежь более склонна объединяться в группы.

В зависимости от внешних и внутренних факторов численность и плотность популяций колеблется во времени – по годам, сезонам, от поколения к поколению. Основатель популяционной генетики С.С. Четвериков назвал эти колебания «волнами жизни».

Динамические характеристики популяции

Интенсивность протекающих в популяции процессов отражают динамические характеристики популяции, описывающие изменения, происходящие за определенный промежуток времени.

Если для простоты и ввиду незначительности пренебречь эмиграцией – иммиграцией, то основное уравнение динамики численности записывается так:

$$\left(\begin{array}{l} \text{скорость} \\ \text{изменения} \\ \text{численности} \end{array} \right) = \text{рождаемость (B)} - \text{смертность (D)}.$$

Под *рождаемостью* понимают численно выраженную способность популяции к увеличению. Она зависит от многих факторов: числа самок в популяции, количества половозрелых особей, плодовитости, числа размножений в году и др. Общая рождаемость (B) –

это число новых особей ΔN_n , добавляющихся за время Δt $\left(B = \frac{\Delta N_n}{\Delta t} \right)$.

Так как оно зависит от числа уже имеющихся особей, лучше использовать удельную рождаемость (B_N):

$B_N = \Delta N_n / \Delta t \cdot N$, где N – исходная численность популяции. Максимально возможная рождаемость реализуется только при отсутствии каких бы то ни было ограничений.

Потенциальная способность к размножению у многих организмов огромна. У простейших в благоприятных условиях интервал между делениями может сокращаться до нескольких минут. Гриб склеропора (паразит кукурузы) порождает до 6 млрд. спор на одно растение в день. Однолетний мак производит до миллиона семян. Среди насекомых рекордсмен – матка термитов: она откладывает по одному яйцу в секунду на протяжении всей жизни (иногда до 12 лет). У рыб треска производит до 4 млн. икринок в год, сельдь на протяжении жизни – от 8 до 75 млрд. У млекопитающих в одном помете от одной (киты, слоны, приматы) до двадцати половых клеток (серая крыса).

Однако большинство гамет, зачатков, а также родившихся особей погибает из-за *сопротивления среды*: недостатка пищи, неблагоприятных условий среды, конкуренции, болезней, недостатка убежищ и т.п.

Поскольку в течение интервала Δt рождаемость может изменяться, его стремятся по возможности уменьшить. В пределе используют дифференциал. Тогда *мгновенная удельная рождаемость* $b = \frac{dN_n}{N \cdot dt}$. Аналогично *смертность* $D = \frac{\Delta N_m}{\Delta T}$, а *мгновенная удельная смертность* $d = \frac{dN_m}{N \cdot dt}$.

Тогда мгновенная скорость изменения численности популяции $r = b - d$, или $r = \frac{dN}{N \cdot dt}$. Это уравнение можно переписать в виде

$\frac{dN}{dt} = r \cdot N$, из которого следует, что скорость роста численности $\frac{dN}{dt}$ пропорциональна самой численности. Пример: пусть 20 бактерий находятся в определенном объеме и каждая из них делится через 15 минут. Тогда через 15 минут будет 40 бактерий, еще через – 15 – 80 и т.д., т.е. прирост r зависит от N . Если r постоянна, то рост происходит по экспоненциальному закону. В логарифмической форме

уравнение имеет вид: $\ln N_1 = \ln N_0 + r \cdot t$, т.е. представляет собой уравнение прямой.

Такая закономерность наблюдается при особо благоприятных для популяции условиях.

Значение скорости роста, или скорости изменения численности популяции, в благоприятных условиях, когда среда не налагает никаких ограничений (r_{\max}), – это единственный показатель наследственно обусловленной способности популяции к росту. Его называют биотическим (репродукционным) потенциалом.

Именно врожденная способность любой группы организмов неограниченно увеличивать свою численность по экспоненте служит одной из основных предпосылок теории естественного отбора Ч. Дарвина. Ею же пользовался для своих предсказаний роста народонаселения Мальтус.

Для амбарного долгоносика, полевой мыши и человека r_{\max} составляет соответственно 39,6; 4,5 и 0,02 в год, что означает удвоение популяции через неделю, 8 недель и 35 лет соответственно.

Однако ни бактерии, ни слоны не покрывают землю сплошным слоем; такого роста в природе не происходит (по крайней мере, в течение длительного периода). Тем не менее экспоненциальная модель очень важна для количественной характеристики потенциальных возможностей роста популяции. В лаборатории можно создать условия для экспоненциального роста, если снабжать культивируемые организмы (обычно очень мелкие: дрожжевые грибки, простейшие, одноклеточные водоросли, т.к. крупные организмы культивировать очень трудно) избытком ресурсов, обычно лимитирующих их развитие, и поддерживать все физико-химические показатели среды на оптимальном уровне; иногда для этого требуется удалять продукты их собственного обмена веществ.

В природе нередко также складываются условия для экспоненциального роста популяции. Например, в озерах наших широт после таяния льда в поверхностных слоях воды содержится большое количество обычно дефицитных для планктонных водорослей биогенных элементов (P, N, Si), поэтому сразу после прогрева воды наблюдается резкий, почти экспоненциальный рост численности диатомовых и зеленых водорослей. Однако он прекращается по исчерпанию дефицитных элементов, т.е. скорость роста постепенно снижается до 0.

Разница между биотическим потенциалом r_{\max} и скоростью роста в реальных условиях $r_{\max} - r_{\text{реальн.}} = \Delta r$ есть мера сопротивления среды, которая характеризует всю сумму противодействий, т.е. лимитирующих факторов среды (конкуренцию, хищничество, паразитизм, заболевания, нехватку пищи и др.).

По мере увеличения плотности популяции действие неблагоприятных факторов, т.е. сопротивление среды, усиливается. Это так называемый *триггерный* эффект. Такой же результат получен методами моделирования мира (Д. Медоуз).

Сопротивление среды сильнее всего действует на молодых особей, больше других страдающих от неблагоприятных условий. Их гибель снижает темпы пополнения популяции, хотя скорость размножения может остаться прежней. Можно сформулировать следующий принцип: изменение популяции какого-либо вида – это результат нарушения равновесия между ее биотическим потенциалом и сопротивлением окружающей ее среды. Это равновесие динамическое, постоянно регулируемое, поскольку факторы сопротивления среды редко остаются неизменными.

Существует некоторая предельная численность и плотность популяции (K), которую она превзойти не может, т.к. по ее достижении вступают в действие ограничительные механизмы сопротивления среды.

При этом возможны два варианта дальнейшей динамики популяции: либо численность ее стабилизируется, что графически выразится S – образной кривой (так называемая логистическая модель роста популяции, рис. 3,а), либо после достижения предела численности наступает массовая гибель особей, возвращающая численность популяции к некоторому нижнему пределу. Графически это выражает колоколообразная кривая, или модель экспоненциального роста и такого же падения численности (рис.3,б).

В реальных условиях плато на логистической (S -образной) кривой практически никогда не бывает гладким, т.к. колебания численности происходят постоянно, что отражается в виде колебаний кривой вокруг асимптоты K (рис.3,в). Эти колебания называются флуктуациями численности и могут быть сезонными и годовыми.

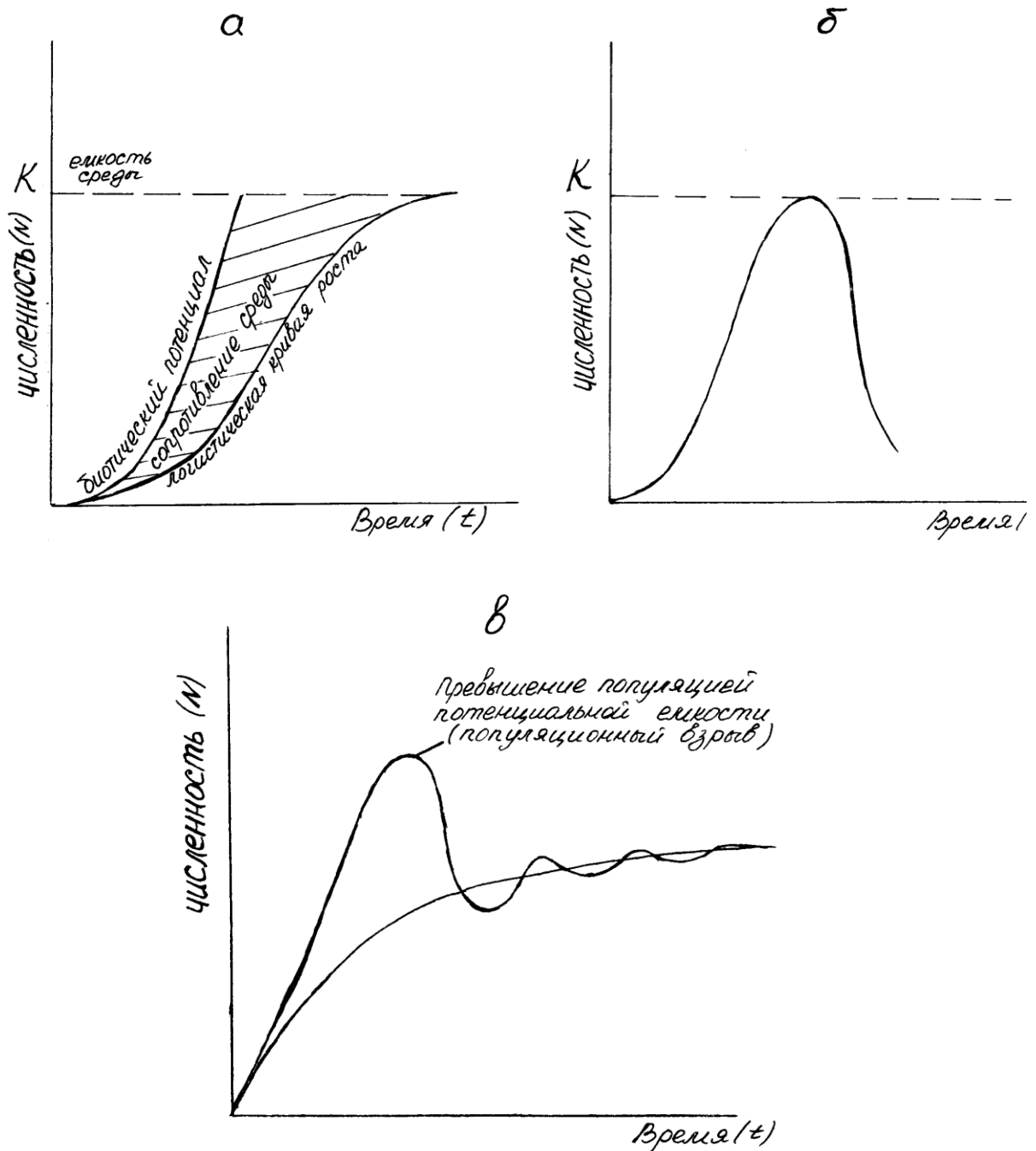


Рис. 3. Кривые изменения численности популяций (объяснения в тексте)

Наглядной формой логистического уравнения является дифференциальная: $\frac{dN}{dt} = r_{\max} \cdot N \cdot \left(\frac{K - N}{K}\right)$, где K – предельная для данной среды численность популяции, мера «емкости среды»¹ в отношении особей данной популяции. (Поскольку в экологии часто термины

¹ Максимальный размер популяции одного вида, который природная экосистема способна поддерживать в определенных экологических условиях неопределенно долго, называется емкостью экосистемы для данного вида.

плотность и численность используют как взаимозаменяемые, K характеризует также плотность насыщения.)

Максимальная скорость прироста популяции в этих условиях отвечает значению $N = K/2$.

Размер популяции поддерживается вблизи K различными способами. У видов, живущих в условиях высокого сопротивления среды, репродукционный потенциал должен быть очень большим (r -стратегии – низшие растения, паразитические черви, многие рыбы). Напротив, виды, живущие в стабильных местообитаниях с малым сопротивлением среды, или виды с развитой заботой о потомстве, образующие семьи или стада, обходятся малым репродукционным потенциалом (K -стратегии – орлы, киты, крупные копытные, гоминиды). Регулирование численности популяций вблизи уровня средней емкости среды иллюстрирует рис. 4.

Во многих случаях после резкого снижения численность популяции может вновь нарастать по экспоненте, т.е. будут наблюдаться колебания численности с правильной периодичностью. Такие колебания численности называются «осцилляциями». Часто причиной такой цикличности являются взаимовлияния популяций хищника и жертвы (рис.5).

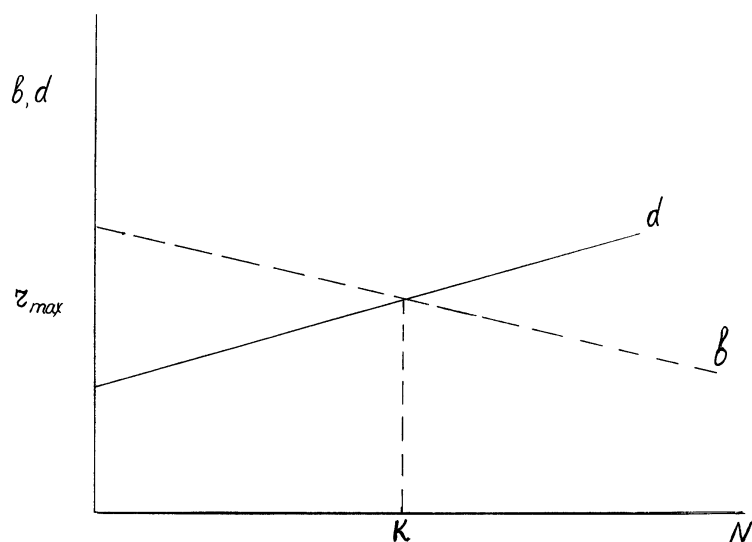


Рис. 4. Зависимость рождаемости (v) и смертности (d) от численности популяции

Для некоторых популяций, например обитателей Субарктики, характерны относительно упорядоченные осцилляции с чередованием подъемов и спадов через определенные интервалы – от трех до десяти лет.

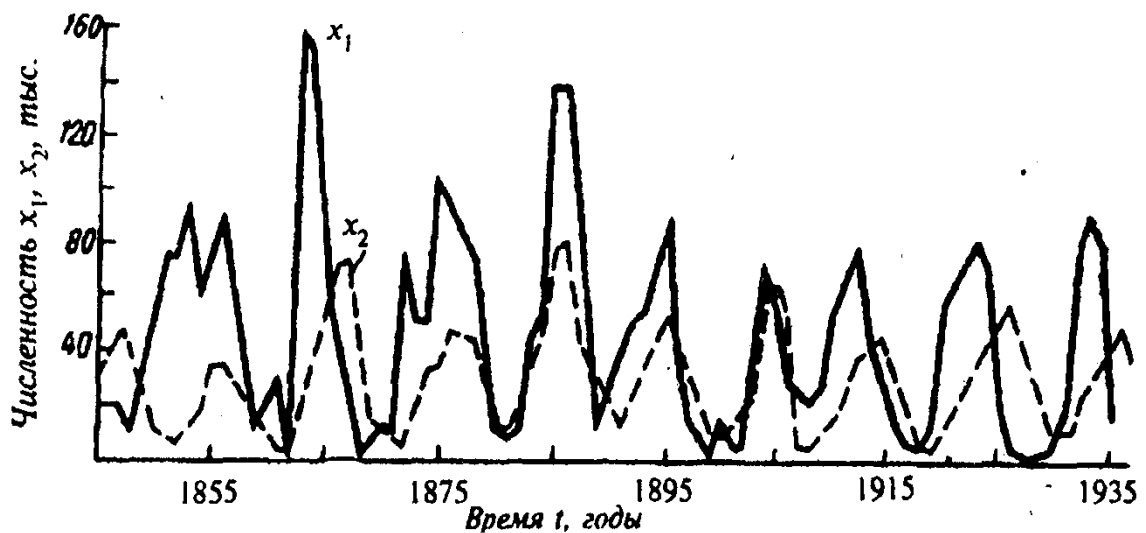


Рис.5. Колебания численности американского зайца-беляка (x_1) и охотящейся на него рыси (x_2) в лесах Канады

Способность многих видов к быстрому размножению создает иллюзию того, что для «продолжения рода» довольно одной пары. В действительности это возможно лишь в исключительных случаях. Главными факторами устойчивости популяций являются:

- сохранение полного контроля над генетической структурой популяции со стороны естественного отбора, для чего, в частности, необходима связь между популяциями одного вида;
- сохранение нормального системного соотношения между всеми параметрами популяционной структуры;
- сохранение эффективной численности популяции.

Исследования показали, что для высокой, 95%-й вероятности выживания в течение ближайших 100 лет популяция слонов должна иметь численность не ниже 100, а популяция мышей – не ниже 10000.

Продолжительность жизни, таблицы и кривые выживания

Для каждого вида организмов существует некоторая максимально возможная продолжительность жизни. До возраста, близкого к максимуму, доживает лишь ничтожная доля особей. Для бактерий максимальная продолжительность жизни в оптимальных условиях может составлять несколько десятков минут, для некоторых деревьев, например, для североамериканской сосны секвойя-дендрон – достигает нескольких тысячелетий.

Для экологов важно знать распределение смертности по возрастам. Обычно этот показатель представляют в виде кривых и таблиц выживания. Первая *таблица выживания* была составлена в 1693 г. английским астрономом Эдмундом Галлеем (автором описания кометы Галлея) для города Бреслава (Вроцлав, Польша). В этих таблицах указывают возраст, число живых особей данного возраста в момент учета, смертность в определенном интервале времени, ожидаемую продолжительность жизни.

Способы анализа таблиц выживания были первоначально разработаны для того, чтобы исходя из ожидаемой продолжительности жизни человека составлять правила страхования и пенсионного обеспечения. Именно поэтому по объему и точности накопленной демографической информации ни одна популяция животных или растений несравнима с людьми.

Кривые выживания впервые введены в экологию Р. Перлем (1920 г.). Принято выделять 3 типа таких кривых (рис. 6):

I – смертность ничтожно мала в течение большей части жизни, но затем резко возрастает, и все особи погибают за короткий срок, например дрозофилы; к такому же виду приближается кривая выживания человека в развитых странах и крупных млекопитающих;

II – постоянная, независимая от возраста, смертность встречается среди некоторых рыб, птиц, многолетних растений;

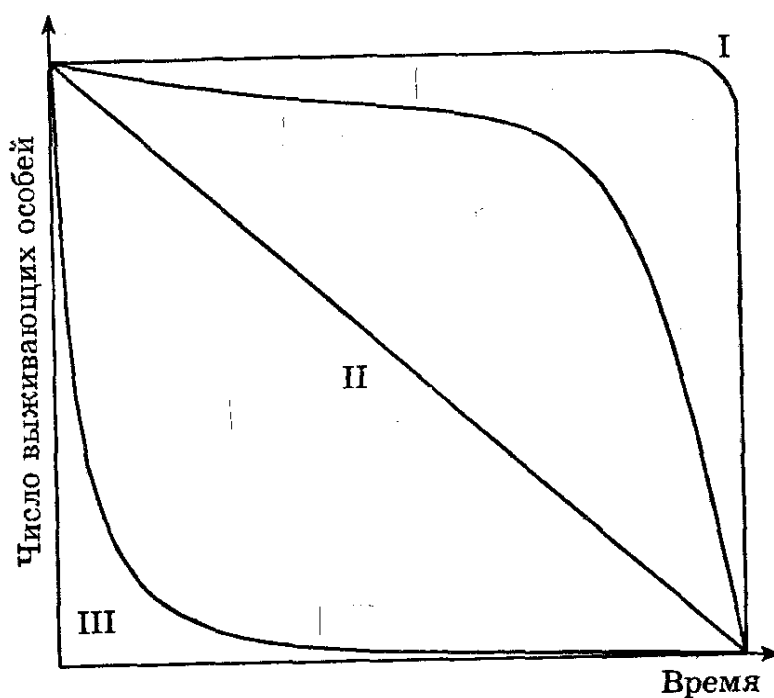


Рис.6. Типы кривых выживания

III – массовая гибель в начальный период жизни, а затем относительно низкая смертность оставшихся (для устриц и других организмов с большой плодовитостью и отсутствием заботы о потомстве). Так, у макрели за первые 50-70 дней погибают 99,9996% всех личинок – это своеобразное выражение энтропии в процессах продолжения рода.

К числу динамических характеристик популяций относятся возрастные пирамиды, обычно изображаемые с помощью диаграмм в координатах возраст (год рождения) – доля от общей численности. Эти диаграммы особенно широко применяются в демографии (рис. 7).

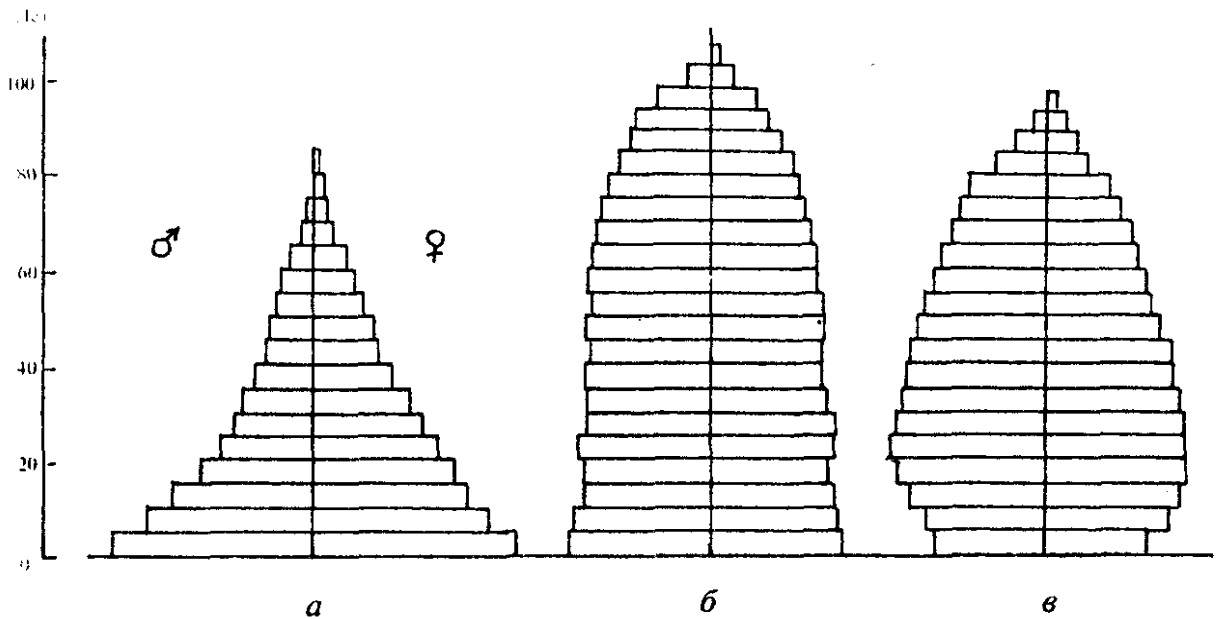


Рис. 7. Диаграммы динамики возрастной структуры (возрастные пирамиды):

- а – для быстро растущего народонаселения с относительно небольшой продолжительностью жизни;
- б – для медленно растущего народонаселения с высоким средним долголетием;
- в – для убывающего народонаселения

Еще одной динамической характеристикой является чистая скорость воспроизводства (R_0), которая показывает, во сколько раз увеличивается численность популяции за одно поколение. Если $R_0 = 1$, то популяция стационарна, т.е. каждое поколение точно замещает предыдущее. У разных популяций в разное время R_0 может сильно варьировать от $R_0 < 1$ до сотен. Можно применять это понятие для любого интервала времени. Если доля особей, доживших до

интервала времени x , равна l_x , а средняя плодовитость особей = m_x ,
то $R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x \cdot m_x$.

■ Вопросы для самоконтроля

1. Каково место популяций в биоте Земли?
2. Что отражают статические показатели популяции? динамические показатели?
3. Как связаны и чем различаются понятия «популяция» и «биологический вид»?
4. Перечислите основные статические и динамические характеристики популяций. Реализуется ли в природе биотический потенциал популяции? Какие варианты изменения численности популяций Вам известны?
5. Чем определяются пространственная и генетическая структуры популяций?
6. Каковы экологические причины, вызывающие рост численности популяции а) по экспоненте? б) по логистической кривой?
7. В чем причины таких стихийных экологических бедствий, как «нашествие» саранчи?
8. Какие факторы определяют устойчивость популяции и какие ведут к ее вымиранию?
9. Что способствует значительному превышению средней численности популяции? Как она регулируется?
10. Каков, по Вашему мнению, вид диаграммы динамики возрастной структуры населения Ивановской области в 90-х годах 20 века?
11. Какие виды кривых выживания Вам известны? Какой из видов наиболее характерен для деревьев в смешанном лесу средних широт? для человека в слаборазвитых странах? для организмов, не заботящихся о потомстве?
12. Можно ли объяснить явление флуктуации численности на основании принципа Ле Шателье?

СООБЩЕСТВА, ИХ СОСТАВ И СВОЙСТВА

Следующим уровнем организации живого являются *сообщества*. Сообществом, или *биоценозом* (Сукачев В.Н.), называется совокупность популяций разных видов, существующих в простран-

стве и времени и взаимодействующих между собой. Элементы сообщества – популяции разных видов, а само сообщество – элемент экосистемы.

Экология сообществ – один из самых трудных и малоизученных разделов современной экологии. Благодаря всей сумме взаимодействий сообщества обладают особыми (эмерджентными) свойствами, т.е. свойствами, не характерными для их составных частей. В качестве таких свойств принято рассматривать: видовое разнообразие, пределы сходства конкурирующих видов, структуру пищевой сети, биомассу и продуктивность. Они могут повторяться в разных сообществах и служить основанием для построения научных гипотез, которые, подобно периодическому закону в химии, позволяют систематизировать, а главное – прогнозировать, предсказывать возможные направления развития. В зависимости от задач исследования можно выделять сообщества разных размеров (желудок-рубец коровы, участок леса). Четких пространственных границ между сообществами и внутри них почти не бывает. Но пространственные границы и не важны. Не их изучает экология сообществ, а особый уровень организации живого.

В составе крупных сообществ можно выделить следующие компоненты:

- растительный мир (фитоценоз),
- животный мир (зооценоз),
- микроорганизмы.

Все они тесно связаны между собой, являясь друг для друга либо источником пищи, либо средой обитания, либо факторами смертности. Совокупность этих организмов в потоке непрерывно поступающей солнечной энергии совершает весь цикл превращения вещества – от усвоения химических элементов и минеральных веществ растениями до разложения редуцентами сложных органических образований растительного и животного происхождения на простейшие неорганические соединения.

Пищевые цепи и сети. Трофические уровни

Проследивая пищевые взаимоотношения между членами биоценоза («кто кого и сколько поедает»), можно построить пищевые цепи и сети сообщества. Примером длинной пищевой цепи может служить последовательность организмов арктического моря:

микроводоросли (фитопланктон) → мелкие растительоядные ракообразные (зоопланктон) → плотоядные планктонофаги (черви, ракообразные, моллюски) → рыбы (возможны 2-4 звена последовательности хищных рыб) → тюлени → белые медведи. Пищевые цепи наземных экосистем обычно короче, например: осина → заяц → лиса.

Пищевые сети образуются потому, что практически любой член какой-либо пищевой цепи одновременно является звеном и в другой пищевой цепи: он потребляет и его потребляют несколько видов других организмов. Очень наглядным примером такой сети является схема питания обитателей пруда (рис.8).



Рис. 8. Схема трофической сети водоема

В схеме отражены только *цепи «выедания»* (рис.9). Их называют также *настбищными цепями*, или *цепями эксплуататоров*. Для таких цепей при переходе с одного трофического уровня на другой характерно увеличение размеров особей при одновременном уменьшении плотности популяций, скорости размножения и продуктивности по биомассе. Например: трава → полевки → лисы.

Однако в процессе питания на всех трофических уровнях появляются «отходы» (опадает листва, отмирают многие организмы,

выделяются экскременты). Образующийся детрит является исходной ступенью *детритных цепей*, или *цепей разложения*, включающих только редуцентов (опавшие листья → плесневые грибы → бактерии). Получающиеся на выходе этих цепей минеральные вещества и углекислый газ, выделяющийся при дыхании, вновь возвращаются к продуцентам и включаются в новый цикл. Так возникает биотический круговорот веществ, отраженный в следующей схеме.

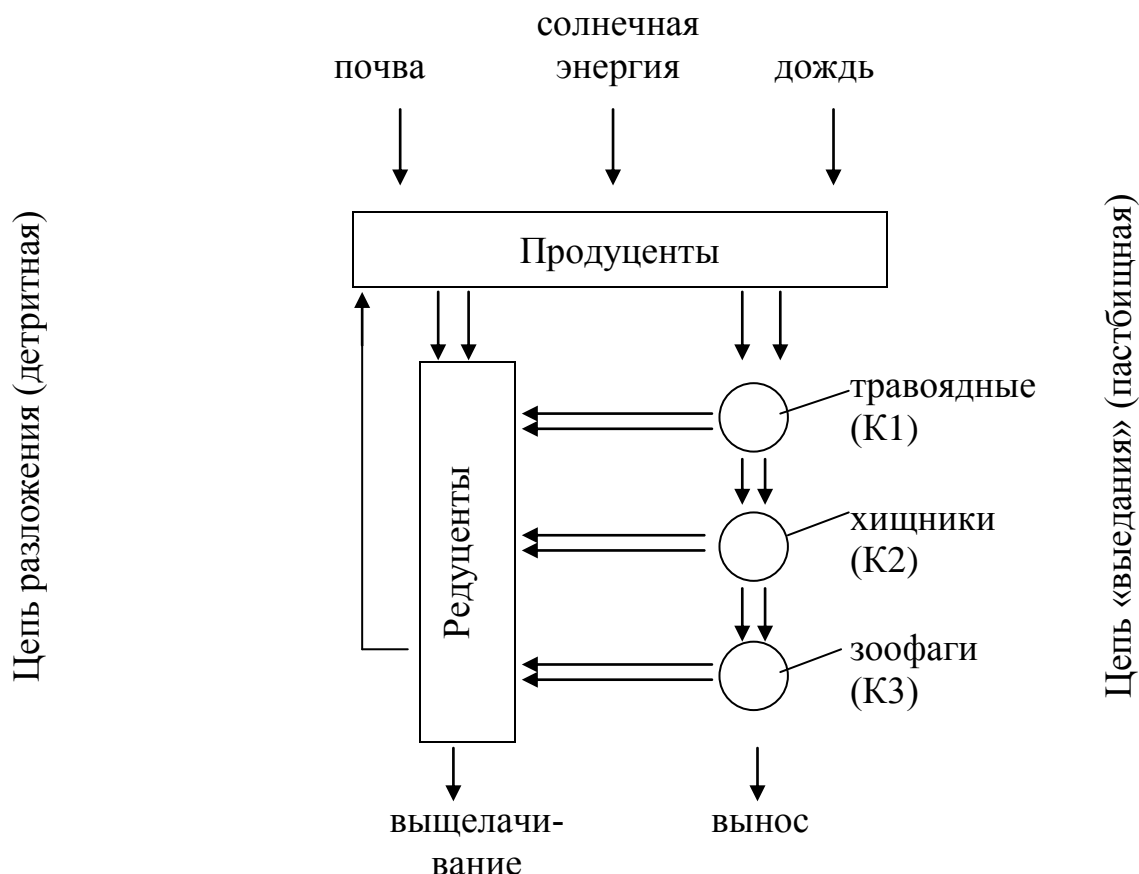


Рис.9. Общая схема пищевой сети

Еще один тип пищевых цепей – цепи паразитов (яблоня → щитовка → наездник → слепни → бактерии → бактериофаги, т.е. вирусы бактерий, вызывающие растворение их клеток). Для этих цепей характерно уменьшение размеров особей при увеличении численности, скорости размножения и плотности популяций.

Детритные цепи, включающие консументов-детритофагов, могут частично переходить в цепи эксплуататоров и паразитов.

Продуктивность.

Первичная, валовая и чистая продукция сообщества

Продуктивностью сообщества принято называть скорость продуцирования биомассы.

Первичная продукция сообщества – это скорость образования биомассы первичными продуцентами (растениями) в пересчете на единицу площади. Ее можно выразить в единицах массы или энергии, например в кг сухого вещества/м²·год или Дж/м²·сутки.

Суммарную фиксированную в процессе фотосинтеза энергию, превращенную в энергию химических связей углеводов и других органических веществ, называют валовой первичной продукцией и обозначают P_G . Часто P_G называют также валовым фотосинтезом, однако надо иметь в виду, что на него из всей лучистой энергии используется не более половины (см. рис.7), а в продукт фотосинтеза превращается не более 10% этой половины (см. рис.1). С другой стороны, величину P_G нельзя определить взвешиванием наличной биомассы, т.е. урожая на корню, т.к. часть ее окисляется в процессе дыхания растений с освобождением энергии R . Эта энергия, составляющая от 20 до 50% P_G , тратится на другие биохимические процессы в самом растении (подробнее см. с.20-23).

В конечном счете затраченная энергия R рассеивается в виде тепла, т.е. переходит в форму хаотического теплового движения, непригодную для фотосинтеза или совершения работы, т.е. окончательно утрачивается для живого. Поэтому R так и называется: потери на само дыхание. Оставшаяся часть новообразованных органических веществ обуславливает прирост биомассы растений:

$$\Delta B = P_G - R = P_n.$$

P_n представляет собой чистую первичную продукцию, т.е. фактическую скорость наращивания биомассы, доступной для потребления гетеротрофами. Если размеры организмов велики и живое вещество некоторое время накапливается, не расходуясь (например сельскохозяйственные культуры), то P_n можно оценить по урожаю на корню. Однако следует учесть, что в реальных условиях часть P_n расходуется на симбиоз, паразитизм, болезни, сбор урожая человеком и т.п. С учетом всех перечисленных потерь годовой прирост энергии в агроэкосистеме может оказаться равным нулю.

Отношение чистой продукции к валовой называется коэффициентом эффективности фотосинтеза ($K_{эфф.} = P_n/P_G$). Он зависит от типа растительности: велик у быстро растущих однолетних трав (от 0,7 до 0,85), но мал во влажном тропическом лесу (0,2 – 0,3), где очень интенсивно дыхание растений.

В экологии в зависимости от задач исследования широко используются и другие показатели экологической эффективности (P_G/R , P_G/B , P_n/B). Например, в сообществах умеренных широт летом $P_G/R > 1$, так как велик вклад автотрофных процессов, а зимой $P_G/R < 1$, т.к. преобладают гетеротрофные процессы.

Отношения продукции к биомассе называются продуктивными коэффициентами. Они всегда велики в сообществах мелких организмов с короткой продолжительностью жизни. Так, для планктона годовая продукция может во много раз превосходить среднегодовую биомассу ($P_n/B \gg 1$). В фитоценозах однолетних трав этот коэффициент близок к единице, в лесных сообществах, т.е. в биоценозах крупных организмов, например деревьев, с относительно большой продолжительностью жизни, он всегда мал.

Еще одна энергетическая характеристика, используемая в экологии – мера экологического оборота, равная отношению общего дыхания сообщества (R) к его суммарной биомассе (B). Величину R/B можно рассматривать как отношение затрат энергии на поддержание жизнедеятельности к энергии, заключенной в структуре, т.е. как меру термодинамической упорядоченности. Поэтому ее называют также соотношением Шредингера. Если выразить R и B в кДж и разделить их на абсолютную температуру T , то получится отношение прироста энтропии (и соответствующей работы), связанной с поддержанием структуры, к энтропии упорядоченной части. Очевидно, что, чем больше биомасса, тем больше затраты на ее поддержание.

Прирост биомассы растений рано или поздно используется: часть потребляется фитофагами, остальное перерабатывают сапрофаги и редуценты. Фитофаги питаются, размножаются, растут и также дают продукцию, которая называется вторичной продукцией P и представляет собой скорость образования массы гетеротрофами. В величину P входят также и продукты жизнедеятельности животных (шелк, мед, воск, яйца, шерсть, молоко). На уровне почвенных организмов (в детритных цепях) важна не продукция на разных

трофических уровнях, а скорость разложения с образованием веществ, необходимых растениям.

Итак, при переходе от одного трофического уровня к другому часть доступной энергии не воспринимается, часть отдается в виде тепла, экскрементов, а часть расходуется на дыхание. В результате в среднем при переходе с одного трофического уровня на другой общая энергия уменьшается приблизительно в 10 раз (правило 10%). Чем длиннее пищевая цепь, тем меньше остается к ее концу доступной энергии. Поэтому число трофических уровней никогда не бывает слишком большим.

Совершенно иначе обстоит дело с веществами, попадающими в организм, но не участвующими в нормальном обмене веществ, в частности с синтетическими ядами. Их концентрация примерно в той же пропорции увеличивается. Это явление называют правилом биологического усиления (концентрирования). Например, концентрация пестицидов, попавших в водоем, многократно возрастает в цепи планктон → планктонофаги → рыбы → водоплавающие птицы.

Показатели эффективности продуцирования (ЭП)

$$\text{ЭП} = \frac{\text{новая масса}}{\text{ассимилированная энергия}} \cdot 100\%$$

организмов различаются весьма значительно:

- у микроорганизмов, включая простейших, обычно очень высокие, у хищников-насекомых – до 56%;
- у беспозвоночных сравнительно высокие (30 – 40%), на дыхание тратится относительно мало энергии, и больше ее идет на образование продукции;
- у позвоночных холоднокровных преобладает ЭП~10%;
- у теплокровных высок расход на поддержание постоянной температуры тела, и в продукцию переходит только 1-2% ассимилированной энергии;
- самые низкие значения ЭП у небольших теплокровных животных, например у землероек – крошечных насекомоядных.

В целом эффективность продуцирования повышается с увеличением размеров у теплокровных (эндотермных) и очень заметно снижается у холоднокровных (эктотермных) организмов.

Наиболее вероятно, что большая часть вторичной продукции, а значит, и потерь на дыхание приходится в любом из сообществ планеты на редуцентов. Роль системы консументов наиболее важна в планктонных (водных) биоценозах, где значительная часть чистой

первичной продукции может потребляться в живом виде и ассимилироваться с достаточно высокой эффективностью. В наземных сообществах из-за низкой эффективности потребления и ассимиляции у фитофагов значение этой системы меньше. Энергетическая база мелких прудов и речушек, а также глубоководного бентоса представлена мертвым органическим веществом, которое падает, смывается или сдувается в воду. Эти сообщества можно называть гетеротрофными. Глобальная продуктивность всей биоты планеты (мощность, ею развиваемая) оценивается ныне в 100 ТВт (1 тераватт = 10^{12} Вт).

Трофические пирамиды

Совокупности трофических уровней различных сообществ моделируются с помощью трофических пирамид: чисел (численностей), биомасс и энергий (рис.10).

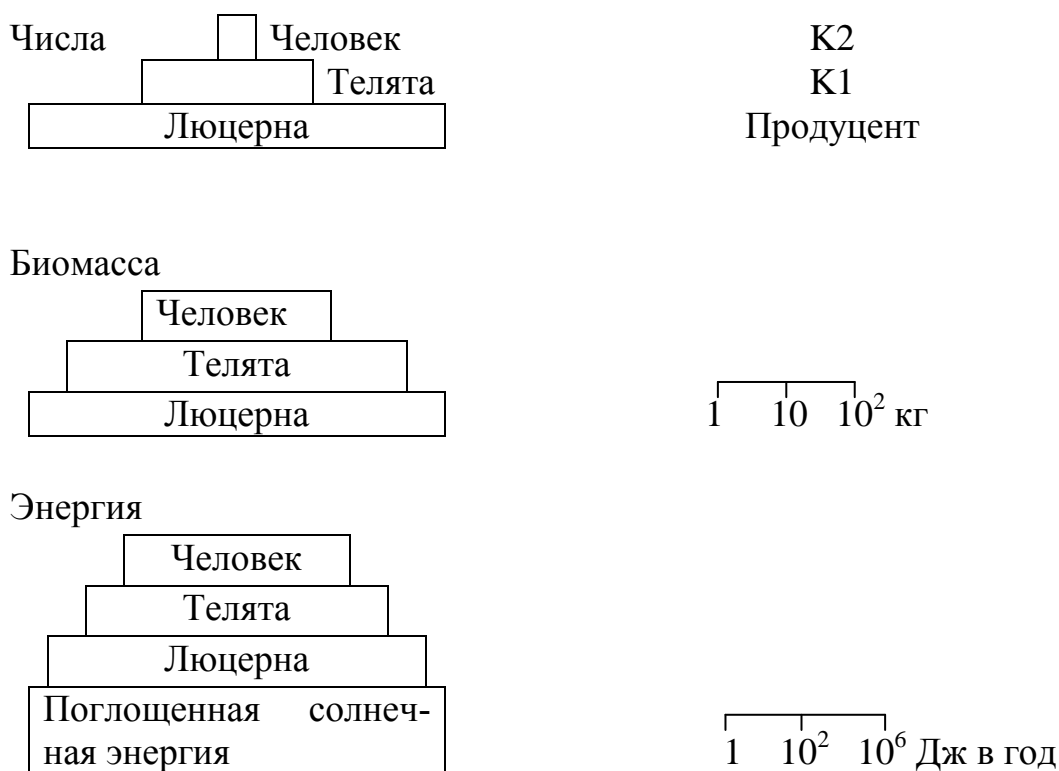


Рис.10. Трофические пирамиды для гипотетической пищевой цепи на 4 га «люцерна – телята – человек» (масштаб логарифмический)

Пирамиды чисел, отображающие количество особей на каждом из трофических уровней, для травяных сообществ (луговых или степных биоценозов) имеют очень широкое основание (большое число продуцентов) и резкое сужение к конечным консументам. Например, для поддержания жизни одного льва требуется

50 зобр. При этом числа ступеней различаются не менее чем на один – три порядка. Для лесных сообществ картина резко искажается (на одном дереве могут кормиться тысячи фитофагов).

Это искажение можно преодолеть с помощью *пирамид биомасс*. Но и здесь не удастся достигнуть единообразия. В наземных биоценозах биомасса растений всегда существенно больше биомассы животных, а биомасса фитофагов всегда больше биомассы зоофагов. Иначе выглядят пирамиды биомасс для водных, особенно морских, сообществ, в которых биомасса животных обычно намного больше биомассы растений. Эта «неправильность» обусловлена тем, что пирамидами биомасс (как и пирамидами чисел) не учитываются продолжительность существования поколений особей на разных трофических уровнях и скорость образования и выедания биомассы. Например, главным продуцентом морских систем является фитопланктон, имеющий высокий репродукционный потенциал и быструю смену поколений. За то время, пока хищные рыбы, а тем более моржи и киты, накопят свою биомассу, сменится множество поколений фитопланктона, суммарная биомасса которых намного больше. Вот почему универсальным способом выражения трофической структуры являются пирамиды скоростей образования живого вещества, которые называют *пирамидами энергии*.

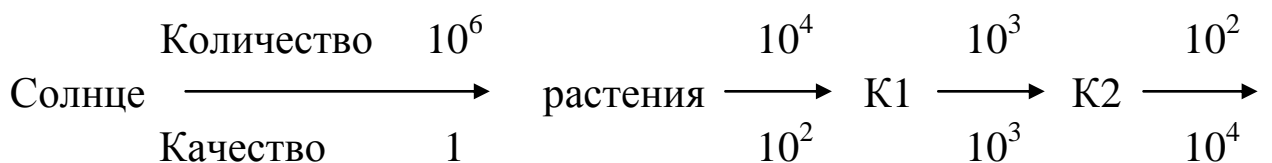
Расчеты показывают, что 1 га леса в среднем ежегодно воспринимает $2,1 \cdot 10^9$ кДж солнечной энергии. Однако, если все запасенное за год растительное вещество сжечь, то в результате получится всего $1,1 \cdot 10^6$ кДж, т.е. $\sim 0,5\%$ от поглощенного. Это значит, что фактически первичная продукция зеленых растений (продуцентов) не превышает $0,5\%$. Вторичная продуктивность также очень низка: при передаче от каждого предыдущего звена трофической цепи к последующему теряется $90-99\%$ энергии. Например, если на 1 м^2 почвы растения в среднем создают за сутки количество вещества, эквивалентное 84 кДж, то продукция первичных консументов составит не более 8,4 кДж, а вторичных – не более 0,8 кДж. Можно то же выразить и в терминах массы. Конкретные расчеты показывают, что для образования 1 кг говядины необходимо 70-90 кг свежей травы. Все вышесказанное отражено в **законе пирамиды энергии** Р. Линдемана (1942), согласно которому с одного трофического уровня экологической пирамиды на другой (по лестнице продуцент-консумент-редуцент) переходит в среднем не более 10% энергии, поступившей на предыдущий уровень.

Важно отметить, что участие разных видов организмов в деструкции органики тоже имеет последовательность, близкую к «правилу 10%», а именно: около 90% энергии чистой первичной продукции освобождают микроорганизмы и грибы, менее 10% - беспозвоночные животные и менее 1% - позвоночные животные, т.е. конечные консументы. Соответственно последней цифре в экологии формулируется «**правило 1%**»: деструкция органики конечными консументами (в том числе и человеком!) в пределах не более 1% является важнейшим условием стабильности биосферы. Расчеты экологов показывают, что изъятие из экосистем и биосферы в целом 5 – 10% веществ приводит к сбоям в действии принципа Ле Шателье-Брауна.

Качество энергии

Энергия характеризуется не только количественными, но и качественными показателями, т.е. одинаковые количества разных форм энергии могут сильно различаться по своему рабочему потенциалу. Высокосконцентрированные формы, такие, как энергия нефти, обладают более высоким рабочим потенциалом и соответственно более высоким качеством, чем такие «разбавленные» формы, как солнечный свет, а тот, в свою очередь, более эффективен, чем рассеянное низкотемпературное тепло.

Качество энергии измеряется количеством одного вида энергии, затрачиваемым на получение другого вида энергии в пищевой цепи. По мере того как в этой цепи уменьшается количество действительно использованной энергии, пропорционально повышается ее качество. Для природной пищевой цепи характерно снижение количества энергии на каждом последующем уровне примерно от 10^6 кДж/м², поступающих от Солнца, до 100 или менее кДж/м² на уровне вторичного консумента (хищника). Но качество энергии, измеренное в количестве рассеянных солнечных килоджоулей, возрастает от 1 до 10000.



Сказанное дополняет рис.11, отражающий действие второго закона термодинамики в живых системах.

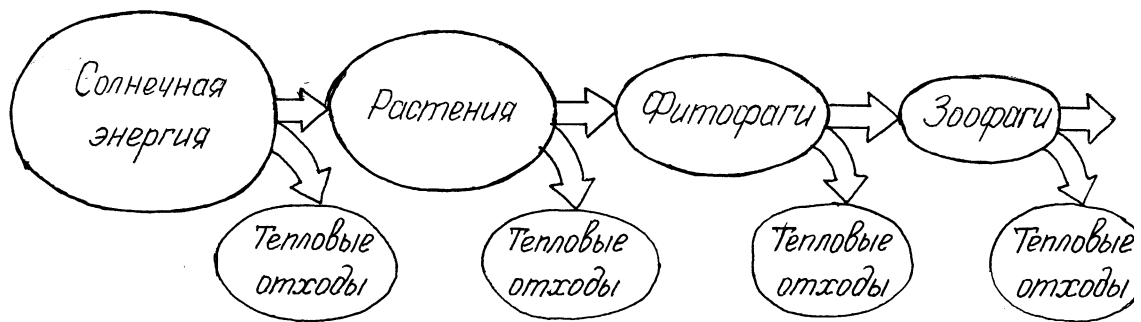


Рис. 11. Деградация (в виде рассеяния тепла) части энергии при переходе из одной формы в другую

Здесь еще раз наглядно показано, что все формы жизни – это крошечные хранилища порядка, который поддерживается созданием океана беспорядка в окружающей их среде. Определяющей чертой современной цивилизации является постоянное наращивание расхода вещества и высококачественной энергии для поддержания порядка в организме человека. Значит, современные промышленно развитые сообщества повышают энтропию окружающей среды в больших масштабах, чем на любом предыдущем этапе человеческой истории (энтропийный капкан).

Удобным показателем качества может быть количество килоджоулей солнечного света, которое должно рассеяться, чтобы получился 1 кДж более высококонцентрированной формы, например энергии древесины или пищи. Производство действительного потока энергии на каком-то уровне на показатель качества называется затраченной энергией данного компонента.

Для промышленных энергетических цепей качество энергии соответствует ее способности выполнять работу.

Таблица 2
Коэффициенты качества энергии
(по Н.Одум, Е.Одум)

Тип энергии	Солнечный эквивалент, кал.	Эквивалент горючих ископаемых, кал.
1	2	3
Солнечный свет	1,0	0,0005
Валовая продукция растений	100	0,05
Чистая продукция растений в виде древесины	1000	0,5

1	2	3
Горючие ископаемые, подготовленные к использованию	2000	1,0
Энергия поднятой воды	6000	3
Электричество	8000	4

Как видно из таблицы, качество, или рабочий потенциал ископаемого топлива, в 2000 раз выше, чем рабочий потенциал солнечного света, т.е. чтобы последний выполнял работу, производимую сейчас углем или нефтью, его надо сконцентрировать в 2000 раз. Пока человечество не умеет этого делать, но солнечную энергию можно использовать непосредственно, без повышения качества для таких низкокачественных работ, как отопление зданий. Человечество должно всегда подбирать источник энергии того качества, которое соответствует выполнению той или иной работы. Тем самым мы можем свести к минимуму производимое нами количество энтропии.

Функциональная структура сообществ. Типы взаимоотношений между организмами

Каждый из организмов в сообществе выполняет свою роль, реализуя доступную ему часть энергии. Это коллективная работа, в процессе которой организмы вступают в различные типы взаимодействий. По пищевому (трофическому) фактору различают следующие взаимоотношения:

- 1) хищничество (отношения хищник–жертва означают непосредственное поедание, причем бывают и растения-хищники, например росянка, пузырчатка, питающиеся насекомыми),
- 2) паразитизм (отношения хозяин-паразит представляют собой своеобразное хищничество, но хищник-паразит не убивает свою жертву, а использует ее длительное время: гельминты, клещи, блохи и т.п. существа; есть и растения-паразиты: омела, заразиха, повилика),
- 3) комменсализм – сотрапезничество, при котором один вид питается остатками пищи другого (лев и грифы-падальщики, акулы и рыбы-прилипалы, городские птицы, кормящиеся на свалках).

Из других отношений надо отметить *симбиоз* (тесное сожительство), *кооперацию* и *конкуренцию*.

Различают два вида симбиоза:

а) мутуализм – способность одних видов развиваться только в присутствии других. Ярким примером мутуализма являются лишайники (корки серо-зеленого цвета), которые представляют собой совокупность гриба и водоросли. Гриб обеспечивает водоросли защиту, позволяя ей выживать в сухих местах, водоросль как продуцент снабжает гриб питанием. Другой пример мутуализма – отношения между человеком и микроорганизмами его кишечной флоры;

б) антагонистический симбиоз, выгодный одному, но невыгодный другому (паразитизм).

Если за критерий классификации принять влияние численности одних организмов на численность других, то окажется, что в природе представлены все возможные комбинации таких взаимодействий (табл. 3).

Конкуренция – отношения соревнования между особями одного (внутривидовая) или разных (межвидовая) видов за средства существования и условия размножения: овцы и кролики; песец и полярная сова. Конкуренция – это одна из форм борьбы за существование. Даже внутри одной популяции при ограниченных пищевых ресурсах возникает борьба за них, которая называется эксплуатационной конкуренцией. В результате ее снижается скорость потребления пищи каждой особью.

То же самое может произойти и при достаточном количестве пищи за счет ряда взаимодействий, называемых *взаимной интерференцией*: 1) многие консументы так или иначе общаются; 2) некоторые особи при повышении плотности популяции эмигрируют; 3) возможна «кража» пищи друг у друга (чайки); 4) жертвы реагируют на присутствие хищника, становятся менее уязвимыми и чаще оставляют хищников голодными.

Таким образом, взаимная интерференция стабилизирует динамику численности популяций хищников и динамику их взаимодействий с жертвами. Иными словами, наблюдаются сопряженные колебания численности хищника и жертвы.

Классификация межвидовых отношений

Типы взаимодействий	Виды		Общая характеристика взаимодействия
	1	2	
1. Конкуренция	–	–	Прямое или не прямое взаимное подавление обоих видов
2. Аменсализм	–	0	Одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного воздействия
3. Нейтрализм	0	0	Ни одна популяция не влияет на другую
4. Паразитизм	+	–	} Благоприятствование одной популяции противостоит угнетению другой (один из видов является ресурсом для другого)
5. Хищничество	+	–	
6. Комменсализм	+	0	Одна популяция получает пользу от объединения, для другой это безразлично
7. Протокооперация ¹	+/0	0/+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов, но не обязательно
8. Мутуализм	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов и обязательно

**Условия сосуществования конкурирующих видов.
Сопряженная эволюция (коэволюция)**

Важно отметить, что в естественных условиях межвидовая конкуренция сводится к минимуму, т.к. разные виды адаптированы к питанию неодинаковой пищей в разных местах и в разное время. Это зафиксировано в **правиле К. Мебиуса – Г.Ф. Морозова**: виды в биоценозе приспособлены друг к другу настолько, что сообщество

¹ Протокооперация – это такое взаимодействие, при котором оба организма получают преимущества от объединения, хотя оно и не обязательно для их выживания. Например, крабы и кишечнополостные: краб «сажает» себе на спину кишечнополостное (полипа), маскирующего и защищающего его и в свою очередь получающего от краба кусочки пищи и возможность перемещаться.

представляет собой внутренне противоречивое, но единое и взаимосвязанное целое. Его дополняет **правило биоцентрической надежности**: надежность биоценоза зависит от его энергетической эффективности в данных условиях среды и возможности структурно-функциональной перестройки в ответ на изменения внешних условий. Каковы же механизмы этой надежности?

В экологии существует понятие цепная природная реакция. Это цепь природных явлений, каждое из которых влечет за собой изменение других связанных с ним условий. В рамках сообщества возможен такой пример: исчезновение пчел-опылителей → исчезновение опыляемого растения → исчезновение связанного с ними животного.

Неспособность вида к биотической конкуренции ведет к его оттеснению и необходимости приспособляться к более трудным условиям и факторам. Этот принцип может работать и в человеческом обществе. Особенность его действия в настоящее время заключается в том, что цивилизации не могут разойтись: в биосфере нет свободного места для расселения и нет избытка ресурсов. Обострение борьбы происходит и в форме экологического соперничества, экологического колониализма, например, когда более богатые цивилизации покупают бедную для захоронения радиоактивных отходов. В то же время в природе успешно сосуществуют паразиты и хищники, зоофаги и фитофаги. Они все взаимно необходимы друг другу, и в естественных условиях ни один вид не стремится и не может привести к исчезновению другого. Более того, исчезновение какого-либо естественного «врага» из экологической системы может привести к вымиранию того вида, на котором развивается этот «враг». Человек в своих преобразованиях должен всегда помнить об этом.

В ходе экологических исследований выработана так называемая *концепция коэволюции*, или сопряженной эволюции. Ее сторонники утверждают, что в ходе развития живых систем наблюдается тенденция к уменьшению роли отрицательных взаимодействий (т.е. любых форм конкуренции и подавления) за счет возрастания положительных, способствующих выживанию взаимодействующих видов. Из теории же эволюции Ч. Дарвина следует, что изменения могут идти во всех направлениях и случайно.

Опасности и их преодоление способствуют эволюции. Трудности нужны, чтобы их преодолевали и тем самым совершенствовались.

лись, закрепляя в естественном отборе соответствующие выживанию адаптации.

В природе нет ничего вредного для вида, т.к. то, что вредно для индивида и популяции, полезно для вида с точки зрения его развития. Хищники и паразиты регулируют численность популяций, не имеющих механизмов предотвращения перенаселения, следствием чего могло бы быть самоуничтожение (см. рис.5). Постоянная конкурентная борьба в системе хозяин-паразит приводит к усложнению и совершенствованию тех и других. Гибель одних ведет к гибели других, а сосуществование увеличивает сложность, разнообразие и тем самым устойчивость системы. При длительном контакте влияние хищников на жертвы весьма умеренно, нейтрально или даже благоприятно, а наиболее повреждающее действие оказывают новые паразиты и хищники. Отсюда вывод: необходимо избегать создания новых отрицательных взаимодействий, а если они возникли, стараться по возможности сдерживать их (Ю. Одум).

Положительные взаимодействия в ходе эволюции развиваются по цепочке: комменсализм (преимущество одного) → кооперация (польза обоим) → мутуализм (не могут жить друг без друга). Один из наиболее созидательных факторов эволюции – симбиоз. До 90% растений существуют вместе с грибами, т.к. они помогают корням извлекать из почвы питательные вещества.

Так происходит переход от целесообразности на уровне организмов к целесообразности на уровне сообществ и жизни в целом. Целесообразность определяется тем, что существуют не внешние по отношению к сообществам, а внутренние объективные *надорганизменные* механизмы эволюции. Естественный отбор идет не только на видовом, но и на более высоких уровнях, причем отбор на уровне сообществ приводит к селективным воздействиям больших групп организмов, между которыми обмен генетической информацией минимален или отсутствует. Итак, *групповой отбор* является генетическим механизмом коэволюции и приводит к сохранению признаков, благоприятных для популяций и сообществ в целом, хотя и невыгодных для отдельных особей. Концепция коэволюции объясняет факты альтруизма у животных, заботу о детях, повиновение вожакам и т.п.

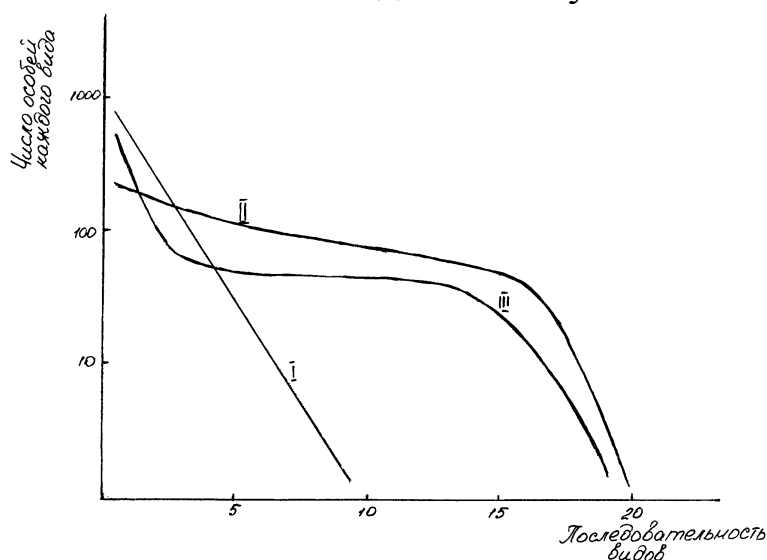
Этот механизм может привести и к гибели популяции, если ее деятельность вредит сообществу. Известны факты вымирания по-

пуляций с большой скоростью. Это предупреждение человеку, который противопоставил себя биосфере (паразитирует на ней). Мы уже говорили, что в процессе эволюции паразитизм склонен сменяться мутуализмом. В древние времена, перейдя от охоты к земледелию и скотоводству, человек сделал шаг по пути к мутуализму с окружающей средой. Возникает интересная мысль: не является ли нынешнее стремление к охране природы не столько результатом дальновидности человека и осознания им экологических законов, сколько все тем же действием группового отбора, который заставляет познавать биосферу и использовать результаты науки для гармонизации отношений с нею.

Один из основных экологических принципов – **принцип Р. Риклефса** – гласит: эффективность сообщества и его стабильность возрастают прямо пропорционально той степени, в которой составляющие его популяции приноровились друг к другу.

Видовая структура сообществ. Видовое разнообразие

Видовое богатство (разнообразие) в экологии сообществ принято понимать как плотность видов, т.е. суммарное количество видов на данной площади (рис.12). Иногда этим термином обозначают отношение числа видов к числу особей.



Чем выше кривая и чем более уплощена, тем больше при данной численности видов общее разнообразие (разнообразие II > III > I). Чем круче кривая, тем меньше разнообразие и сильнее доминирование одного или нескольких видов.

Рис.12. Кривые доминирования – разнообразия

Оптимальное количество видов в сообществе должно соответствовать **закону максимизации энергии и информации**: наилучшие шансы на самосохранение имеет система, в наибольшей степе-

ни способствующая поступлению, выработке и эффективному использованию энергии и информации. Поэтому число видов в любых системах, начиная с сообществ, относительно постоянно и всегда стремится к необходимому и достаточному максимуму.

В экологии широко используются понятия: *доминирующие виды* – виды, имеющие наибольшую общую массу и влияние на развитие сообщества, и *виды-эдификаторы*, определяющие особенности сообщества за счет создания температурного режима, влажности, освещенности, специфики почв (в степи – ковыль, в сосновом бору – сосна). Наиболее велико число видов организмов-консументов. Н.Ф. Реймерс предложил для биосферы в целом очень эффективную модель «волчка» (рис.13). Она отражает тот факт, что консументы служат управляющим звеном (балансиром «волчка») в системе биоценоза. Именно они способствуют увеличению разнообразия в сообществе, препятствуя монополии доминантов (пример: массовые размножения вредителей на полях монокультуры).

Эти факты послужили основой для **теории Д. Джензена**: растительноядные организмы (фитофаги), снижая массу видов-доминантов, дают простор видам с менее выраженными доминантными свойствами. Это **правило управляющего значения консументов** согласуется с кибернетическими воззрениями о том, что управляющая система должна быть сложнее управляемой.

Большое влияние на видовое разнообразие оказывают функциональные связи между трофическими уровнями. Например, количество травоядных или хищников сильно влияет на разнообразие травостоя или жертв, снижая плотность доминантов.

На уровне первичных продуцентов видовое разнообразие служит средством функциональной стабильности сообщества. Однако во многих случаях скорее стабильность экосистемы обуславливает высокое разнообразие.

Несмотря на то, что количество видов редуцентов (основание «волчка жизни») в 20 раз меньше, чем консументов, по массе они уступают им лишь вдвое. В процессах разложения мертвого органического вещества до состояния, пригодного к использованию растениями, роль этих незаметных организмов совершенно неопределима. Особенно велико значение микроорганизмов в процессах разложения мертвого органического вещества в почве. Бактерии делятся на аэробные (используют для дыхания свободный кислород) и

анаэробные (отбирают кислород из различных соединений, например оксидов).

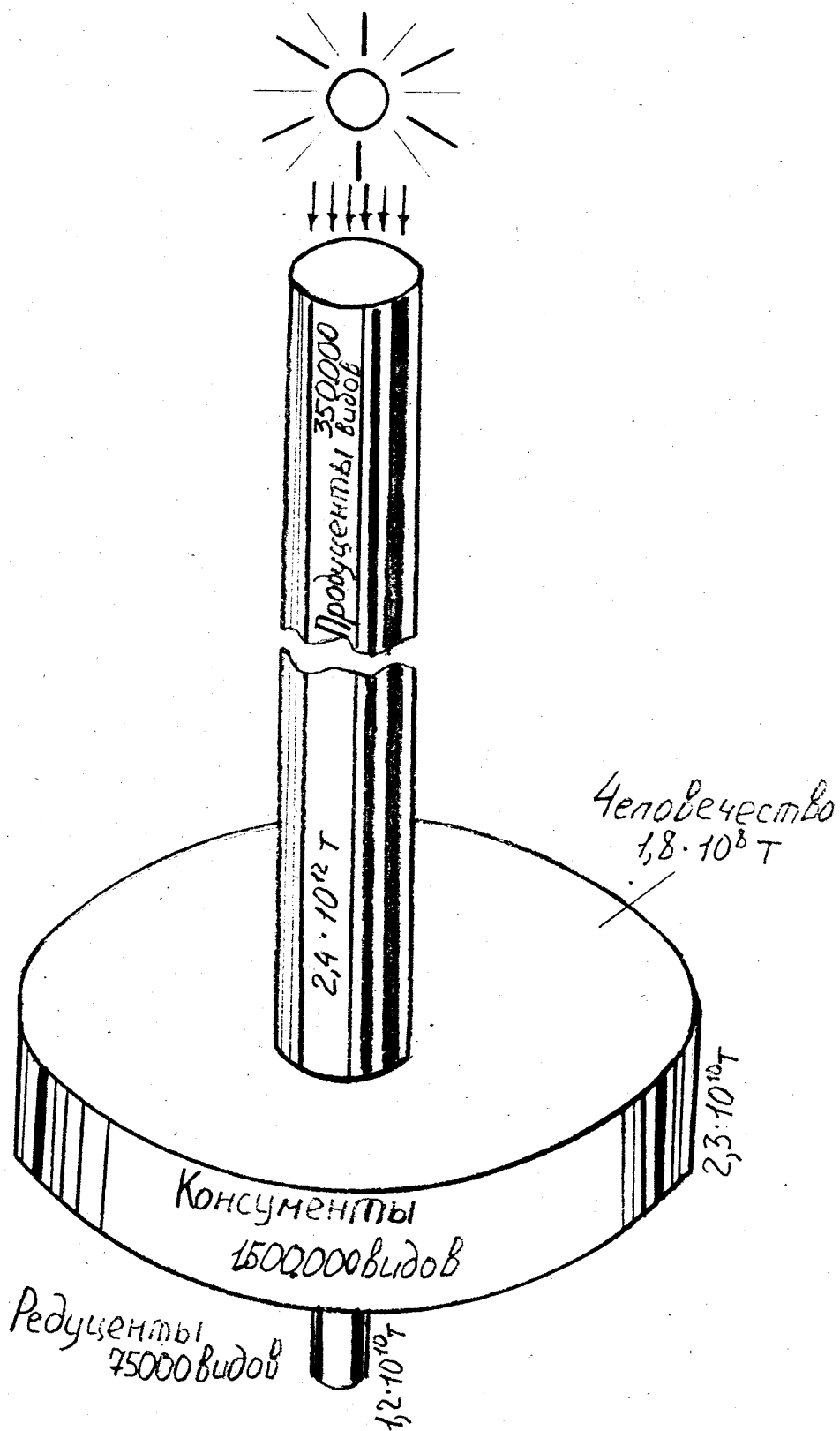
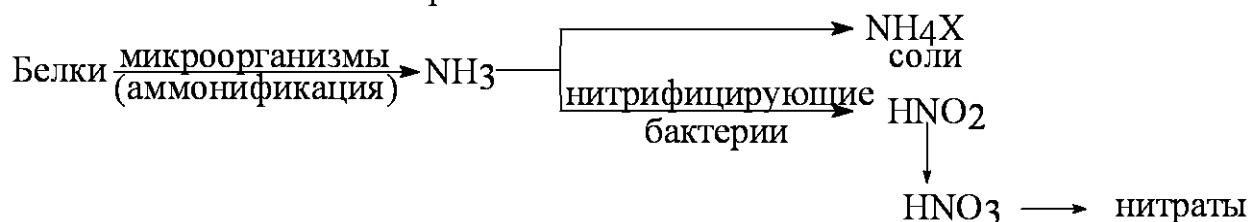
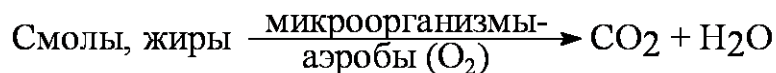
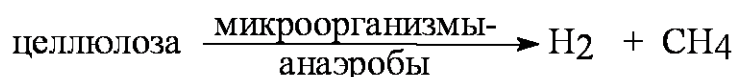
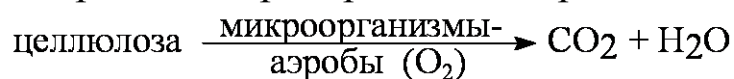


Рис.13. «Волчок жизни» – схема, иллюстрирующая управляющее и стабилизирующее значение консументов. Диаметр колес (цилиндров) соответствует числу видов, толщина колес (высота цилиндров) – их биомассе

Процессы преобразования органики весьма разнообразны.



На каждой стадии действует особый вид бактерий.

Динамика сообществ во времени

В наше время несложно проследить последовательность заселения заброшенного поля (у каждого найдутся в памяти собственные наблюдения). Сначала его завоевывают многолетние травы, затем кустарники и, наконец, деревья.

Упорядоченное развитие живой системы, связанное с изменением видовой структуры и протекающих в сообществе процессов, называется *сукцессией* (от английского *succession* — последовательность).

Очень простой и понятный пример сукцессии — смена светолюбивого березняка выросшими в его тени елочками, с годами затенившими и тем самым погубившими березы. На это требуется от 80 до 120 лет.

В зависимости от фактора, их вызывающего, различают сукцессии: зоогенные, фитогенные, антропогенные, катастрофические.

Поскольку сукцессия определенным образом направлена, она предсказуема. Кульминацией сукцессии является достижение стабильного состояния, при котором на единицу потока энергии приходится максимальная биомасса и максимальное количество межвидовых взаимодействий. Такое стабильное сообщество называется

*климаксным*¹. Относительная стабильность может сохраняться в течение длительного времени (аналогия с химическим равновесием). В климаксном сообществе, в отличие от развивающегося, минимальна или полностью отсутствует годовая чистая продукция.

Если какое-либо катастрофическое событие нарушит или вообще уничтожит климаксное сообщество, тогда вновь начнут происходить все стадии сукцессии с несколько измененными составами видов, причем сначала появляются так называемые *пионерные* виды (один или два) – наименее прихотливые, затем дополняющие их в плане заселения экологических ниш² виды, которые по достижении зрелости становятся доминирующими, вытесняя пионерные виды. Разнообразие достигает максимума на промежуточной стадии сукцессии. Еще позже, когда наиболее конкурентоспособные виды побеждают своих соседей, наступает климакс. Климаксные сообщества характеризуются устойчивым динамическим равновесием между биотическими потенциалами входящих в сообщество популяций и сопротивлением среды.

Принцип Ю. Одума гласит: в недавно сформировавшихся или новых ассоциациях вероятность возникновения сильных отрицательных воздействий больше, чем в старых.

■ Вопросы для самоконтроля

1. Назовите основные свойства сообществ. Почему внутри сообщества нет четких пространственных границ между составляющими их популяциями? Каковы основные компоненты сообществ?
2. Существует ли зависимость между типом пищевой цепи и изменением размеров особей в ней? Почему детритные цепи называются также цепями разложения? Приведите пример

¹ Климаксными (климаксовыми) сообществами лесов Европейского Севера являются ельники на суглинистых почвах и сосняки на песчаных. Для полного восстановления этих сообществ после любых нарушений требуется строго определенное (подобно процессу эмбрионального развития) время. В бореальных лесах оно составляет около 150 лет.

² Экологическая ниша – это не просто физическое пространство, занимаемое организмом, но и его место в сообществе, определяемое его экологическими функциями («профессия» по Ю.Одуму).

- пастбищной цепи, основанный на Ваших собственных наблюдениях.
3. Дайте определения первичной, валовой и чистой продукции. Можно ли оценить продуктивность сообщества по величине накопленной биомассы?
 4. Какие роли может выполнять человек в функциональной структуре сообществ? Какие из типов взаимоотношений организмов относятся к биотрофии (питание живым)?
 5. Чем определяется надежность биоценоза?
 6. Могут ли виды, не способные к скрещиванию, влиять на генофонды друг друга? Какими причинами объясняет быстрое вымирание некоторых популяций теория коэволюции?
 7. Какие виды называются доминантными? пионерными? эдификаторами? Почему консументы считаются управляющим звеном в системе сообщества?
 8. Какова количественная характеристика видового разнообразия? Верно ли утверждение, что видовое разнообразие возрастает с увеличением устойчивости экосистемы?
 9. Существует ли связь между стабильностью биоценоза и количеством межвидовых взаимодействий? На какой из стадий сукцессии видовое разнообразие максимально?
 10. Почему трофические пирамиды чисел и биомасс для разных сообществ могут очень сильно различаться, а пирамиды энергии универсальны? Рассмотрите решение задачи 2.6 [10, с.41].
 11. Как организован в сообществе поток энергии? Почему на каждый следующий трофический уровень переходит не более 10% энергии? Рассмотрите решение задачи 3.1 [10, с.54].
 12. Сформулируйте «правило 10%» и «правило 1%». Рассмотрите решение задачи 3.4 [10, с.56].
 13. Попытайтесь определить заключительное качественное звено в трофической цепи. Какая форма энергии ему соответствует?
 14. Почему пирамида биомасс в океане “перевернута”: в каждый момент времени консументов больше, чем продуцентов?
 15. Можно ли считать эвтрофикацию водоемов примером природной сукцессии?
 16. Рассмотрите решение задачи 3.1 [10, с. 54]. Каковы возможные последствия дальнейшего возрастания численности человечества?

ЭКОСИСТЕМЫ

Термин «экосистема» был предложен английским экологом А. Тэнсли в 1935 г. *Экосистемой* называется любая совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может осуществляться круговорот веществ. В определении подчеркнута равноправие биотических и абиотических факторов, т.е. невозможность отделения организмов от окружающей среды. Экосистема является основной функциональной единицей экологии, т.к. в ее состав входят живые организмы (биоценоз) и неживая среда (экоотоп) – компоненты, взаимно влияющие друг на друга и необходимые для поддержания жизни. Примерами экосистем могут служить луг, лес, озеро, капля воды, кабина космического корабля и т.д.

Хотя в природе и не бывает ничего абсолютно одинакового, в естественных и искусственных системах различных климатических зон встречаются схожие виды организмов. Поэтому экосистему считают также основной хронологической¹ единицей биосферы. Любая экосистема является в терминах термодинамики открытой системой. Она сообщается с окружающей средой не только на входе, получая извне солнечную и другие виды энергии, вещества (питательные и антропогенные), иммигрирующие организмы, но и на выходе через выделение переработанных веществ и энергии, эмиграцию из нее организмов.

Классификация экосистем

1. По происхождению различают естественные (луг, тундра, лес, море и т.д.) и искусственные экосистемы (город, агросистема, аквариум, космический корабль и т.д.).

2. Классификация экосистем по пространственно-структурным признакам представлена в табл. 4.

Видовой состав и численность организмов в экосистеме, процессы ее развития, а также образ жизни человека в той или иной степени определяются источником и качеством доступной энергии.

¹ Хронология – наука об областях распространения, т.е. ареалах отдельных видов или других систематических групп животных и растений.

Типы естественных экосистем

Наземные (биомы)	Пресноводные	Морские
тундра, тайга, степь, саванна, пустыня, тропический лес, лес умеренной зоны	стоячие (лентические) воды: пруды, озера; текучие (лотические) воды: реки, ручьи; заболоченные угодья: болота и болотистые леса	открытый океан, воды континенталь- ного шельфа (при- брежные воды), бухты, переувлажненные устья рек (эстуарии), проливы, коралловые рифы

Принимая энергию как общий знаменатель и исходную движущую силу всех экосистем, природных и искусственных, логично принять ее за основу для «первичной» классификации экосистем (Ю. Одум):

- I. Природные, движимые Солнцем, несубсидируемые (открытые океаны, глубокие озера, горные льды).
- II. Природные, движимые Солнцем, субсидируемые другими естественными источниками (экстуарии, тропические дождевые леса, небольшие озера).
- III. Движимые Солнцем и субсидируемые руками человека (наземные и водные агросистемы).
- IV. Индустриально-городские, движимые топливом (ископаемым, другим органическим или ядерным).

Эта классификация в корне отличается от биомной, основанной на внутренней структуре экосистем, но вместе с тем дополняет ее.

Кроме названия «экосистема», широко используется термин «биогеоценоз». Эти понятия близки по содержанию, но не являются синонимами. Понятие экосистема шире и может включать несколько биогеоценозов. Биогеоценозы – это сугубо наземные (гео-) образования, имеющие относительно четкие границы, поэтому, хотя любой биогеоценоз является экосистемой, не всякая экосистема считается биогеоценозом.

Русским географом В.Н. Сукачевым (1880-1967) предложена следующая схема биогеоценоза (рис.14).

Биогеоценоз (наземная экосистема)

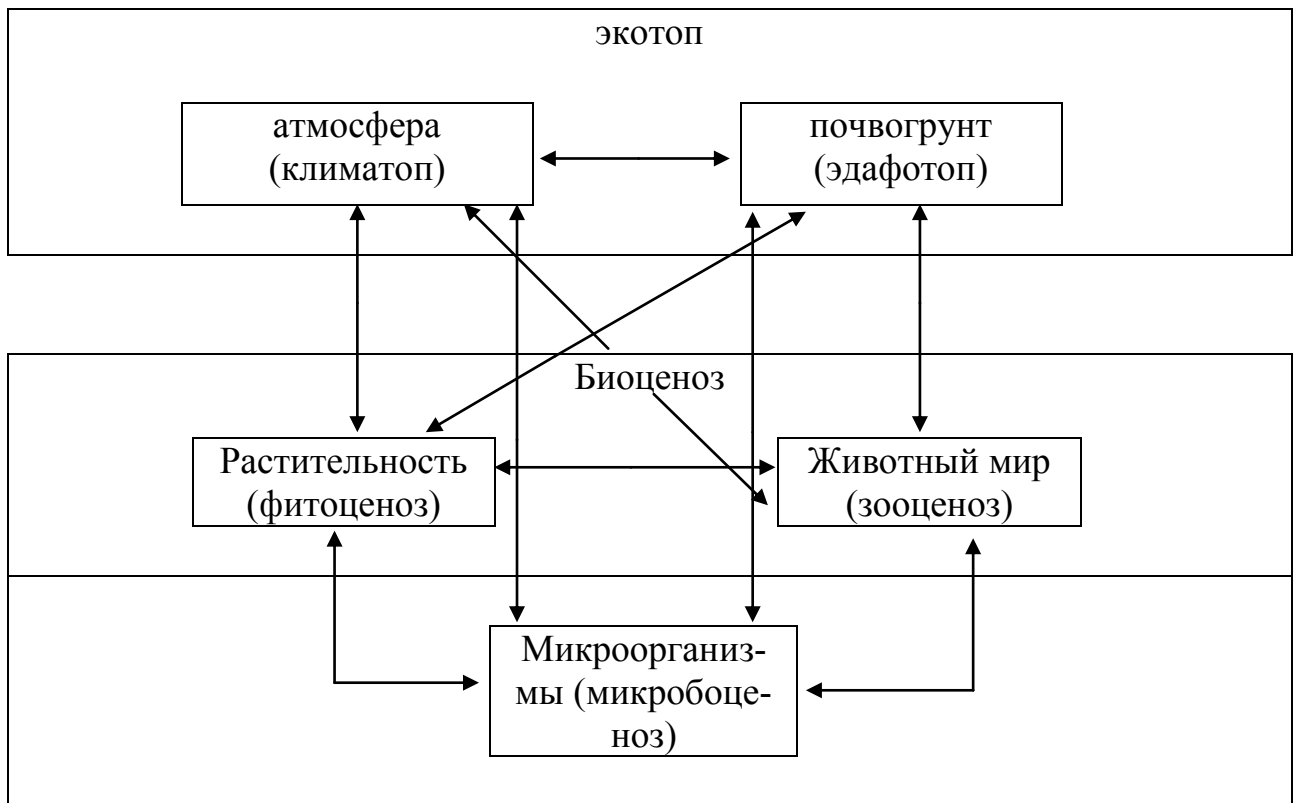


Рис.14. Схема биогеоценоза (по В.Н. Сукачеву, 1942 г.)

Климатопом принято называть совокупность климатических факторов (температура, скорость ветра, влажность, давление). Эдафотоп – это совокупность почвенно-грунтовых факторов; экотоп, или биотоп, – участок с одинаковыми ландшафтными, климатическими, почвенными условиями, занятый данным биоценозом.

Общие закономерности экосистем

1. Чем разнообразнее условия биотопов в пределах экосистем, тем больше видов содержит соответствующий биоценоз (**островной эффект Дарлингтона**: уменьшение площади острова в 10 раз сокращает число живущих на нем видов вдвое при прочих равных условиях).
2. Чем больше видов содержит экосистема, тем меньше особей насчитывают соответствующие видовые популяции. В биоценозах тропических лесов при большом видовом разнообразии популяции относительно малочисленны. Напротив, в системах с малым видовым разнообразием (биоценозы пустынь, сухих сте-

- пей, тундры) некоторые популяции достигают большой численности.
3. Чем больше разнообразие биоценоза, тем больше экологическая устойчивость экосистемы; биоценозы с малым разнообразием подвержены большим колебаниям численности доминирующих видов (осцилляции).
 4. Эксплуатируемые человеком системы, представленные одним или очень малым числом видов (агроценозы с сельскохозяйственными монокультурами), неустойчивы по своей природе и не могут самоподдерживаться.
 5. Никакая часть экосистемы не может существовать без другой. Если по какой-либо причине происходит нарушение, сопровождающееся исчезновением группы организмов, то по закону цепных реакций может сильно измениться или даже разрушиться все сообщество. Но бывает и так, что исчезнувший вид замещается другим видом (дублером), выполняющим сходную функцию в экосистеме. Роль дублеров обычно выполняют виды менее специализированные, но экологически более адаптивные, гибкие. Так, копытных в степи замещают грызуны; на мелководных озерах и болотах аистов и цапель замещают кулики и т.п. Решающую роль при этом играет близость экологических функций организмов.

Потоки вещества и энергии в экосистемах

В подавляющем большинстве экосистем осуществляется фундаментальный обратимый химический процесс:



где n – общий множитель, определяющий масштаб преобразования вещества и энергии в экосистеме;

ΔG_i – энергия света, потребленная при фотосинтезе;

ΔH_e – энергия теплоты, выделенной при дыхании.

Здесь синтезируемое и распадающееся органическое вещество представлено углеводом $(\text{C}_n\text{H}_{2n}\text{O})_n$. Это может быть глюкоза ($n=6$) или самое распространенное органическое вещество биосферы целлюлоза ($n > 1800$). Количества поглощенной и выделенной энергии равны: $n [-\Delta G_i = \Delta H_e \approx -560]$ кДж/моль.

Это уравнение относится к идеальному случаю экосистемы, замкнутой по веществу. В реальных экосистемах прямая и обратная реакции, как правило, не совпадают из-за возможного переноса участников реакции (воды, газов и органики) в другие экосистемы и из них. В неосвещенных экосистемах глубинных вод, пещер, под землей, где не может осуществляться фотосинтез, органическое вещество либо образуется местными хемотрофами, либо поступает из других систем.

Принципиальное различие между потоками вещества и энергии в экосистеме заключается в том, что биогенные элементы, составляющие органическое вещество, могут многократно участвовать в круговороте веществ, тогда как поток энергии однонаправлен и необратим. Каждая порция энергии используется только однократно. В соответствии со вторым законом термодинамики на каждом этапе трансформации энергии значительная ее часть неизбежно теряется, рассеивается в виде тепла (см. рис.11).

Стабильность и развитие экосистем

Экосистемы существуют в течение длительного времени, т.е. обладают определенной устойчивостью во времени и в пространстве и способны в какой-то мере противостоять внешним воздействиям. Значит, как и отдельным организмам, экосистемам свойственно состояние *гомеостаза* – подвижно-стабильного равновесия, для поддержания которого в системе должны быть сбалансированы потоки вещества и энергии, а также процессы обмена веществ (ассимиляция и деструкция). В естественных (открытых) экосистемах гомеостаз обусловлен непрерывным потоком солнечной энергии и массы химических веществ из почвы и воздуха, причем синтез и накопление органического вещества сопровождаются его постоянным распадом. В антропогенных (искусственных) системах, которые не относятся к открытым, гомеостаз поддерживается человеком, снабжающим систему дополнительным веществом и энергией.

Конечно, абсолютно стабильной не бывает ни одна экосистема, например, под действием погодных условий и других случайных факторов численность видов растений и животных периодически уменьшается и увеличивается, но в естественных условиях эти колебания более или менее регулярны и не выходят за границы устойчивости экосистемы, т.е. не выводят систему из равновесия. Такое состояние экосистемы, при котором сохраняется ее обычный размер, видовой состав, биомасса, продуктивность, соответствующие географическим и климатическим условиям местности, носит название *климаксного*. Устойчивость системы, ее способность поддерживать гомеостаз, как правило, пропорциональны ее размеру и разнообразию видового и популяционного состава.

Однако, несмотря на известную равновесность, экосистемы способны к медленным, но постоянным во времени последовательным изменениям, к развитию и переходу от более простых к более сложным формам, т.е. к *сукцессиям*. Сукцессия экосистемы происходит под действием сообщества, т.е. биотического компонента системы, вызывающего изменения в физической среде, которая, в свою очередь, определяет характер сукцессии, ее скорость и устанавливает пределы, до которых может доходить развитие. Результатом сукцессии является установление равновесия между биотическим сообществом и физической средой. В зависимости от стратегии изменений, происходящих под влиянием изменения географической обстановки, природных катастроф или деятельности человека, различают *типы сукцессий*.

Широко распространена также классификация типов сукцессий в зависимости от первоначального состояния субстрата.

Если развитие экосистемы начинается на участке, который перед этим не был занят каким-либо сообществом (недавно вышедшая на поверхность скала, песчаные дюны, отступившее море или ледник, высохшее озеро или застывший лавовый поток), процесс называется *первичной сукцессией*. Здесь решающую роль играет процесс почвообразования, начиная с выветривания, высвобождения некоторого количества биогенов, используемых бактериями, лишайниками, редкой пионерной растительностью. С появлением последней, а с нею симбиотрофов и мелких животных резко ускоряется образование почвы и постепенное заселение территории последовательно сменяющимися друг друга сериями все более сложных растительных сообществ и все более крупными животными. Так система

через ряд относительно недолговечных переходных стадий, называемых *серийными*, постепенно проходит все стадии развития до климаксного состояния¹.

Если развитие экосистемы происходит на площади, с которой удалено предыдущее сообщество (заброшенное поле или вырубки), то это *вторичная сукцессия*. Она протекает обычно быстрее, т.к. на территории, которая ранее была занята, уже имеются некоторые организмы, необходимые для обмена веществ со средой, и она более благоприятна для развития сообщества, чем «стерильная» зона. Во вновь образовавшейся экосистеме взамен многих утерянных старых связей возникают новые, складывается новая притертость видов, поэтому такая система не может в ходе сукцессии вернуться к первоначальному состоянию (**закон эволюционно-экологической необратимости**).

Даже когда вымирающий в результате антропогенных воздействий вид мы пытаемся вновь внедрить на прежнее место (реакклиматизировать), механического возвращения не получается. Фактически это внедрение нового вида в новую экосистему. Например, попытки искусственного лесовосстановления более ценных хвойных пород на месте их вырубки очень дороги и не всегда эффективны, т.к. на вырубке эти породы не растут.

В Ивановской области доля хвойных лесов составляет 50% при общей лесистости территории 44 %. Возрастная структура наших лесов: молодняки – 29%; средневозрастные – 35%; приспевающие – 20%; зрелые – 15%.

По данным Костромской лесной опытной станции каждый гектар лесопокрытой площади области может дать до 2 кг ягод брусники, клюквы, голубики, черники, до 11,5 кг грибов и до 3кг лекарственного сырья.

Еще один вид развития экосистем – *деградационная сукцессия*. Она имеет место при последовательном использовании различными видами живого какого-либо разлагающегося ресурса, например опавшей сосновой хвои. За два года над нею успевают поочередно

¹ Сукцессию невозможно остановить, стабилизировав на какой-либо ее стадии, подобно тому, как невозможно остановить развитие эмбриона. Внешние воздействия могут лишь тормозить сукцессионный процесс до определенной пороговой величины возмущения, выше которого происходит полное разрушение процесса. После прекращения возмущения сукцессия возобновляется с начальной стадии.

«поработать» 8-10 видов, в основном бактерии и грибы, затем клещи, ногохвостки. По завершении физического разложения остатки хвои заселяются базидомицетами – организмами, способными разрушать целлюлозу и лигнин. Через 7 лет хвоинки становятся структурно неразличимыми, т.е. превращаются в гумус.

Экологические системы, в начальном состоянии которых отношение скорости образования первичной продукции (валового фотосинтеза) к расходам на дыхание больше единицы ($P_G/R > 1$), носят название систем с *автотрофной сукцессией*. Суммарная биомасса в них нарастает.

Если в начале сукцессии $P_G < R$ (т.е. $P_G/R < 1$), сукцессия называется *гетеротрофной* и биомасса в системе снижается. Например, так бывает в очистном отстойнике, заселяемом бактериями. Отношение биомассы B к продукции (B/P) возрастает в течение сукцессии до наступления стабилизации, когда на единицу доступного потока энергии будет приходиться максимальная биомасса (или высокое содержание информации и симбиоза).

Если $P_G = R$, то объем биомассы и суммарные запасы энергии в экосистеме остаются постоянными. Это соответствует климаксовому (стабильному, зрелому) состоянию.

Теоретически (без учета антропогенного фактора, возмущающих космических и геохимических факторов) климаксовая система поддерживает себя неопределенно долго. Однако по мере увеличения размеров и сложности экосистемы растет та доля продукции, которую сообщество вынуждено расходовать в процессе дыхания на самоподдержание, и падает та доля, которая может идти на дальнейшее увеличение размеров. Когда уравниваются поступление и расход, дальнейший рост системы прекращается. Количество биомассы, которая может поддерживаться в этих условиях, называется *максимальной поддерживающей емкостью среды*. Сейчас накапливается все больше данных о том, что оптимальная поддерживающая емкость, способная сохраняться долгое время несмотря на капризы среды, меньше теоретической ~ на 50%.

Очень наглядно противоположный характер распределения энергии в развивающейся и зрелой экосистеме представлен на рис. 15.

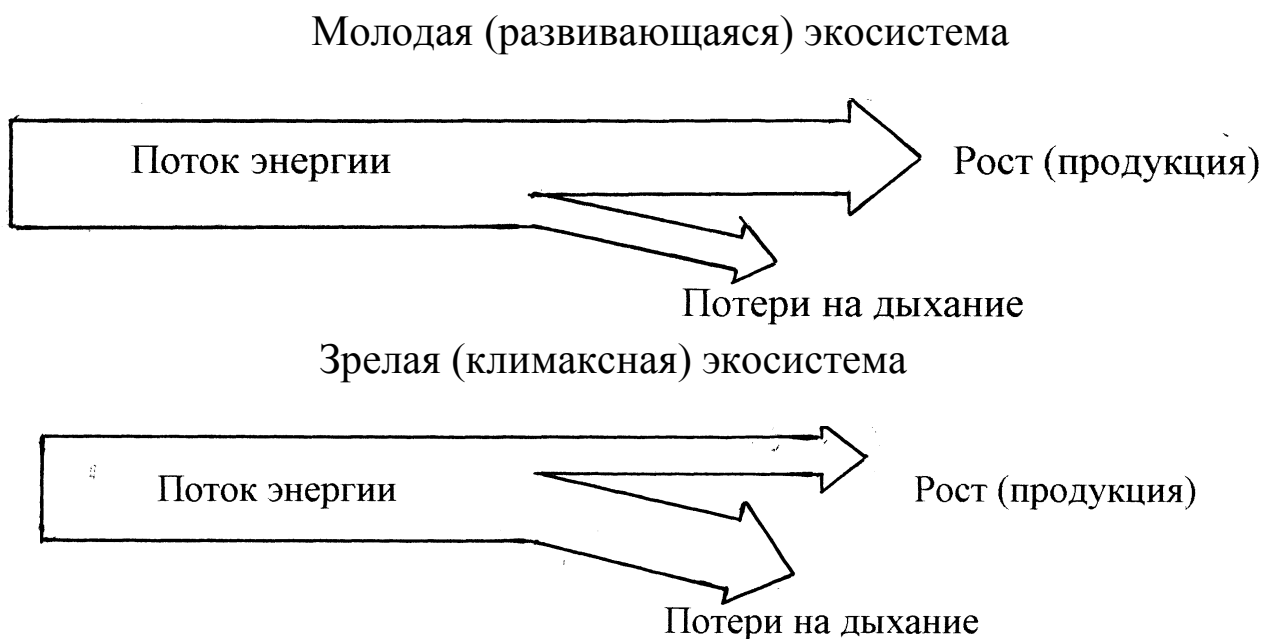


Рис.15. Распределение энергии на различных стадиях сукцессии (Ю. Одум)

В этом рисунке заключена суть конфликта человека и природы (различие их стратегий).

Импульсная стабильность

Более или менее регулярные, но резкие внешние физические возмущения могут очень длительное время поддерживать экосистему на некоторой промежуточной стадии развития, так сказать, в состоянии компромисса между молодостью и зрелостью. Хорошим примером этого служат экосистемы с колеблющимся уровнем воды (лиманы, болота, рисовые поля и т.п.), в которых падение уровня воды (при отливах в лиманах, в сухой сезон в болотах) ускоряет аэробное разложение скопившегося органического вещества и, значит, высвобождение биогенных элементов, которые при последующем затоплении поддерживают расцвет продуктивности. Адаптация к такого рода импульсным колебаниям возможна лишь при определенной их частоте и интенсивности, т.к. соответствующий отбор требует времени. Большинство антропогенных возмущений слишком внезапны, аритмичны и потому разрушительны. Безграмотная в экологическом плане деятельность человека, направленная на ста-

биллизацию уровня воды или чрезмерное дренирование, приводит к разрушению подобных объектов, ускоряя сукцессию.

Как ни странно это может показаться, пожары также могут играть положительную роль для возвращения сукцессии к какой-либо желательной стадии (история земледелия знает эффективность таких приемов: подсечно-огневое земледелие и в наше время используется в развивающихся странах).

Особенности наземных экосистем

Основные особенности наземных экосистем (биогеоценозов) состоят в том, что

- 1) среда обитания в них преимущественно воздушная;
- 2) в пастбищных цепях много крупных фитофагов, в том числе обладающих замечательной микроэкосистемой – рубцом, в котором анаэробные микроорганизмы разрушают и обогащают целлюлозу, составляющую большую часть растительной биомассы, по схеме: целлюлоза \rightarrow CH_4 + H_2 + ассимилированная часть;
- 3) при неизменном энергетическом потоке в пищевой цепи более мелкие наземные организмы с высоким удельным метаболизмом создают относительно меньшую биомассу, чем крупные, т.к. значительная часть энергии уходит на поддержание обмена веществ (**правило Ю. Одума**);
- 4) для детритных цепей характерно наличие грибов и почвенных животных – редуцентов, а также распространенность мутуалистических связей между корнями растений и грибами, азотфиксаторами и другими микроорганизмами.

Наземные системы многоярусны: для них характерно вертикальное расслоение на разновысокие ярусы. Так, в лесу есть взрослые деревья, подлесок и кустарники, трава, мхи. Животные, обитающие в лесу, также располагаются в своих экологических нишах на разной высоте. Например, некоторые птицы (дрозд, козодой) гнездятся непосредственно на земле, другие – в стволах деревьев (дятлы), третьи – в кронах деревьев. В пределах каждого яруса наблюдается достаточно тесная взаимосвязь растений, позвоночных и беспозвоночных животных. Горизонтальные структурные части наземных биогеоценозов называются синузиями.

Климатическая зональность. Биомы

В зависимости от двух важнейших абиотических факторов: температуры и количества осадков – различают основные типы наземных экосистем (*биомов*).

Режим температуры и осадков на определенной территории в продолжение достаточно долгого времени принято называть *климатом*.

Упрощенно распределение биомов в зависимости от климата удобно представить с помощью схемы (рис. 16).

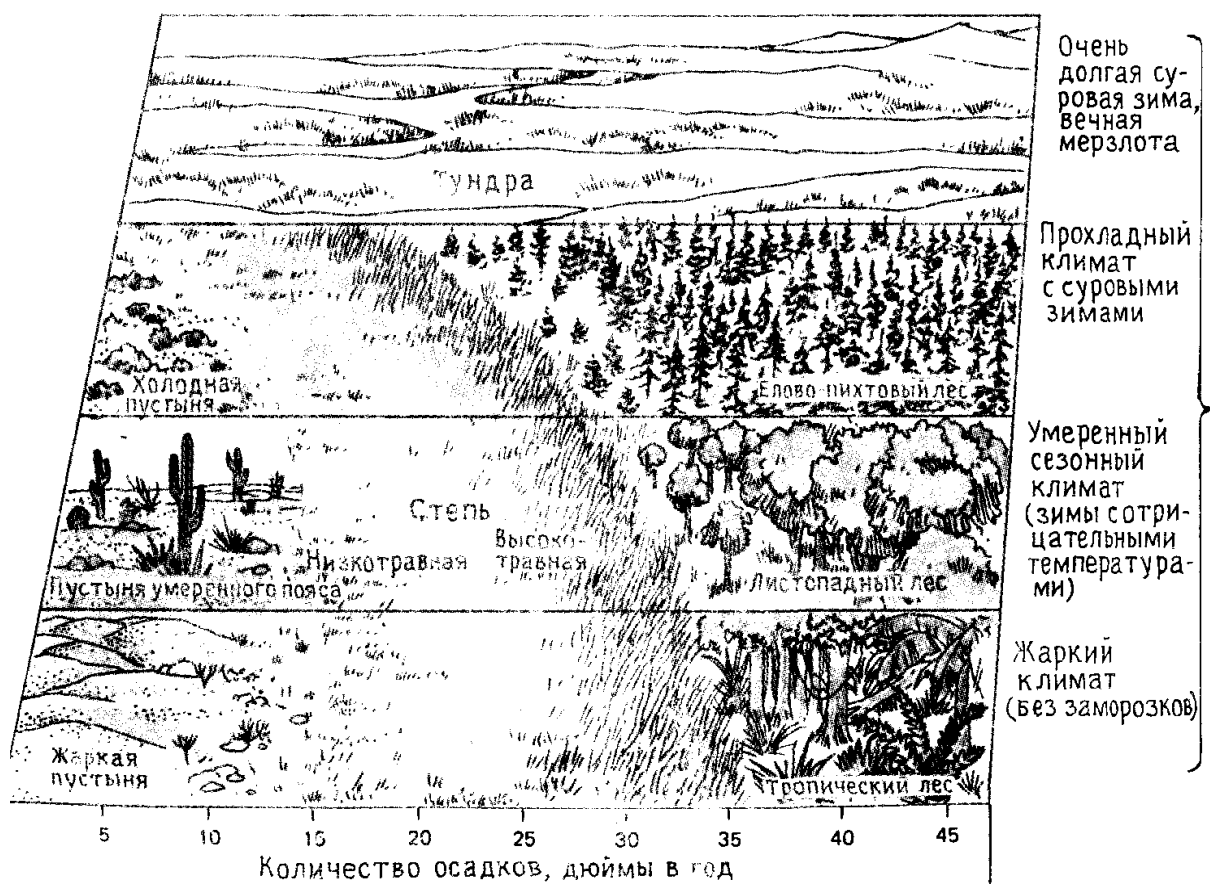


Рис.16. Климатические условия различных биомов

Ориентировочные данные о некоторых характеристиках биомов представлены в табл. 5. По ним можно судить не только о больших экологических различиях природных зон, но и о степени давления человека на природу планеты.

Таблица 5

Площади, биомасса и продуктивность
основных биомов Земли

Основные биомы, категории земель	Пло- щадь, млн. км ²	Биомасса (су- хое вещество)		Годовая про- дукция	
		т/га	млрд. т	т/га	млрд. т
Тундры и лесотундры	4,2	8,5	3,6	2,6	1,1
Таежные и горные хвой- ные леса	12,8	127,0	162,6	7,9	10,1
Смешанные леса	6,2	185,0	114,7	9,8	6,1
Широколиственные леса	7,6	240,0	182,4	11,0	8,4
Субтропические леса	5,3	382,0	202,5	16,4	8,7
Влажные тропические леса	10,3	581,0	598,5	27,8	28,6
Саванна, чаппарель	6,2	68,0	42,2	9,1	5,6
Степи, прерии	2,8	10,0	2,8	6,0	1,7
Пустыни	22,7	2,1	4,8	1,6	3,6
Пашня, обрабатываемые земли	15,8	9,7	14,6	6,7	10,1
Освоенные и окульту- ренные пастбища	26,3	8,9	23,4	6,8	18,1
Воды суши	2,4	0,3	0,1	0,7	0,2
Сооружения, дороги, горные выработки	9,8	—	—	—	—
Полярные горные льды	17,2	—	—	—	—
Итого для всей суши	148,9		1352,2		102,2
Океан (для сравнения)	361,1		7,8		(36)
Всего	510,0	1360,0			(138,2)

Еще совсем недавно при составлении подобных таблиц и карт экологи пренебрегали участками суши, преобразованными человеком. Нетрудно подсчитать, что обрабатываемые земли составляют 10% площади суши и дают такую же долю (10%) первичной про-

дукции. Продуктивность степей, вытесняемых пашней, значительно выше.

Подавляющая часть (94%) всей биомассы Земли сосредоточена в лесах, причем половина этого количества – во влажных тропических лесах.

В сообществах с преобладанием однолетних растений, трав (тундра, степи, обрабатываемые земли) годовая продукция мало отличается от среднегодовой биомассы. В лесах же продукция составляет всего 3,5 – 6,7 % от биомассы. Совершенно противоположная картина в водных системах: здесь продукция заметно превышает среднегодовую биомассу. В таблице в скобках дана величина годовой продукции океана, основанная на данных ФАО за 1972 г.

Особенности водных экосистем

Мировой океан занимает большую часть поверхности Земли (70,8%). Как и наземные, водные экосистемы горизонтально неоднородны, что обусловлено различной степенью освещенности толщи вод.

В светопроницаемых природных водах реакция фотосинтеза происходит с участием гидрокарбонат-иона:



В любом лентическом водоеме можно выделить три главные зоны:

- *литоральную (неритическую)* – мелководные участки, куда свет проникает до дна и где обычно располагаются высшие растения и некоторые водоросли (животные и растения, прикрепленные к листьям и стеблям водных растений или к другим выступам над дном водоема, называются *перифитоном*);
- *лимническую (пелагическую)* область – предельную толщу воды, глубины которой достигает солнечный свет и в которой происходит затухание фотосинтеза (пелагические организмы – растения и животные, обитающие в толще воды и ее поверхности, противопоставляются донным (*бентосу*); пелагические организмы подразделяются на пассивно плавающих на водной поверхности (*плейстон*) или в толще воды (*планктон*) и активно плавающих (*нектон*): рыбы, амфибии, водные насекомые);

– *профундаль*, куда не проникает солнечный свет (некоторые глубоководные организмы описаны на с.81).

В зависимости от глубины и строения водоема профундальная и литоральная зоны могут отсутствовать. Всю освещенную толщу воды в литоральной и лимнической областях называют *эвфотической зоной*.

В проточных водоемах также встречаются элементы перечисленных зон. Мелководные участки лотических (текущих) вод с быстрым течением называются *перекатами*. Здесь дно без ила и преобладают прикрепленные формы перифитона и бентоса. Глубоководные участки с медленным течением называются *песами*, на дне их мягкий илистый субстрат и роющие животные.

Главное отличие водных систем от наземных – это среда обитания, соответственно водная и воздушная. Основные особенности водных экосистем обусловлены термодинамическими характеристиками воды: большой скрытой теплотой плавления (336 Дж/кг); самой высокой среди всех веществ теплотой парообразования (при испарении 1г воды поглощается 2,24 кДж); наибольшей плотностью при 4°C (при температуре выше или ниже 4°C вода расширяется, становится легче, что и защищает водоемы от промерзания до дна).

В водных биоценозах не действует правило Ю. Одума «метаболизма и размера особей» (см. с.75), поскольку мелкие водные организмы в значительной мере поддерживают свой обмен веществ за счет внешней энергии непосредственно окружающей их среды (тепло и растворенные в воде элементы питания).

Основные группы организмов в водной среде и их роль в трофических цепях

Большая часть растительного мира океана – это микроскопические *фитопланктонные организмы* (зеленые, сине-зеленые, диатомовые водоросли). Прикрепленные ко дну водные растения составляют очень небольшую часть водных продуцентов. Объем ежегодной продукции фитопланктона в мировом океане оценивается величиной 500 млрд. т (сухого вещества).

На основе этой первичной продукции развиваются все другие морские организмы – бактерии, зоопланктон, рыбы, морские звери. Микропланктон составляет основу пищевых сетей. Автотрофный

(фито-) и гетеротрофный (зоопланктон¹) связаны и взаимодействуют непосредственно и через детрит. Кроме энергии солнечного света для развития фитопланктона и его потребителей необходимы неорганические компоненты. В состав водных организмов входит до 60 химических элементов, однако на 90-95% их масса состоит из шести биогенных элементов: С, О, Н, N, P, Si. Рассмотрим схему круговорота основного из них – углерода – в океане (рис.17).

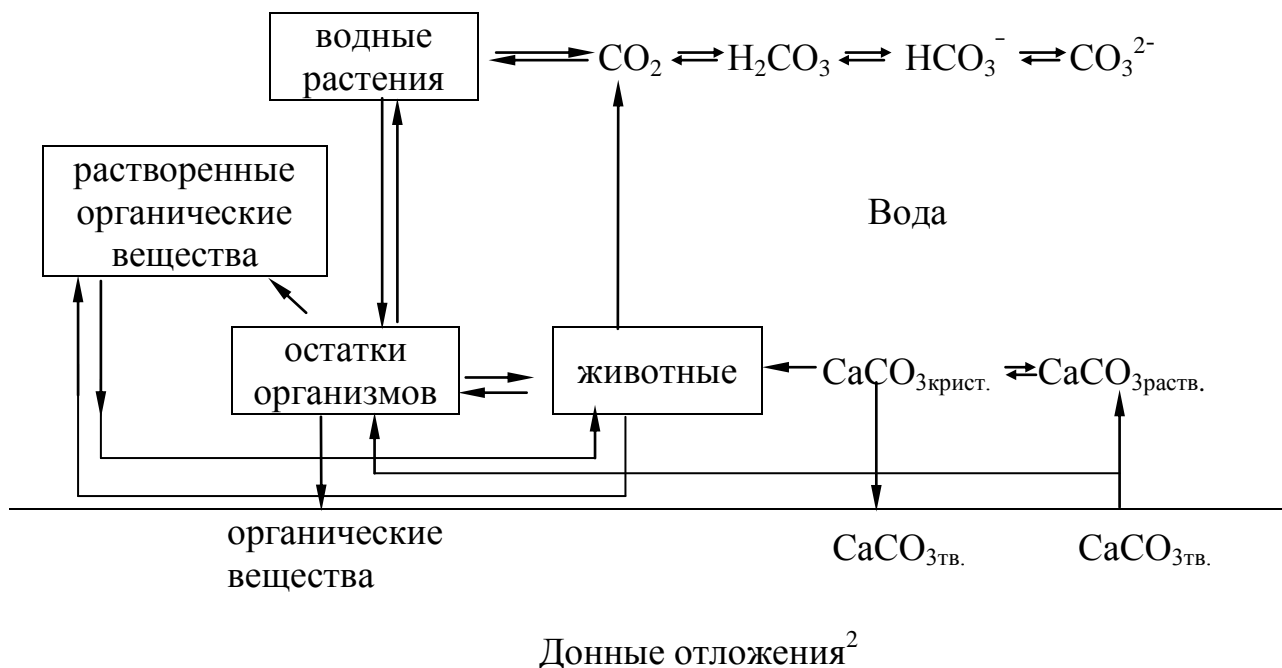


Рис. 17. Буферная карбонатная система моря

На больших глубинах, где фотосинтез из-за недостатка света прекращается, идет образование CO_2 за счет разложения органического вещества. В верхнем 500-метровом слое окисляется в среднем до 87% первичной продукции.

Биологическая структура океана очень неоднородна. Большая часть чистой первичной продукции приходится на 10% океанских просторов. 90% океана производят менее 400 г/м^2 в год, т.е. открытый океан фактически является водной пустыней.

Наиболее продуктивные области океана сосредоточены в районах апвеллинга (зоны подъема воды), где ветры постоянно отго-

¹ Зоопланктон в морях – сезонный (личинки донных организмов: крабов, морских червей, моллюсков), в пресных и океанских водах – постоянный (весь жизненный цикл в планктоне).

² В донные осадки попадает около 0,1% органического вещества. Только 0,0001 часть этого количества идет на формирование нефти.

няют поверхностную воду от крутого берегового склона. В этих местах на поверхность поднимается холодная глубоководная вода, богатая накопленными биогенными элементами. Апвеллинги поддерживают также большие популяции морских птиц, откладывающих на берегах и островах бесчисленные тонны богатого нитратом и фосфатом гуано.

Очень необычные отношения обнаружены между водорослями и некоторыми беспозвоночными (что-то среднее между мутуализмом, паразитизмом и хищничеством). В совершенно разных группах этих животных возникла система поедания и переваривания водорослей с сохранением способности хлоропластов к фотосинтезу в тканях консумента. Фотосинтетическая активность как бы «воруется» у водорослей. Внутри животного хлоропласты сохраняют активность до 2 месяцев. Внутри клеток хозяина они связывают углерод и выделяют кислород, а хозяин использует эти продукты. Так восполняется недостаток освещенности.

Глубоководные рыбы во многом интересны, некоторые из них светятся (рыбы-лампы), у других светятся кончики подвижных лучей, которые служат приманкой для привлечения добычи (рыба-ангел), у многих огромные рты, и они могут заглатывать добычу, превосходящую по размерам их самих. Такова адаптация к условиям темноты и недостатка пищи.

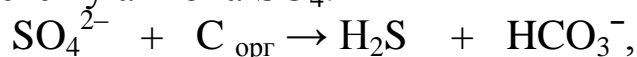
В пресноводных стоячих водоемах урожай рыбы с единицы водной поверхности выше в мелких, чем в глубоких озерах (мелкие богаче пищей), но рыбы в глубоких крупнее.

Эвтрофирование водоемов

На основе продуктивности озера и другие лентические водоемы подразделяют на *олиготрофные* (малокормные) и *эвтрофные* (кормные) (подробнее см. табл. 6). Парадокс состоит в том, что с точки зрения хозяйственного и рекреационного использования биологически бедные озера предпочтительнее. Плодородные зеленые пруды могут давать много рыбы, но не подходят для отдыха и купания.

Эвтрофикация водоемов происходит из-за избыточного поступления в них минеральных и органических веществ. Ее характерный признак – «цветение воды». При этом ухудшаются физико-химические свойства воды, она делается мутной с неприятным вку-

сом и запахом, понижается содержание кислорода, повышается рН воды, что приводит к выделению $MgCO_3$ и $CaCO_3$. Особенно опасны ионы PO_4^{3-} , вызывающие усиленный рост водорослей. Отмирание водорослей ведет к заиливанию водоема. В анаэробных условиях в глубоких слоях воды кислород на окисление органических соединений заимствуется у аниона SO_4 :



что ведет к заморам в водоемах из-за выделения сероводорода, метана и т.д.

Вывести водоем из эвтрофного состояния крайне сложно из-за преобладания восстановительных процессов в водоеме при анаэробных условиях. Дело в том, что в верхнем и среднем слоях водоема (аэробная зона, насыщенная кислородом) железо находится в виде соединений Fe^{3+} , для которых очень характерна способность сорбировать на своей поверхности фосфаты. В результате фосфор вместе с железом выпадает в осадок, т.е. оказывается в нижних слоях водоема, для которых характерен недостаток кислорода (анаэробные условия). В такой восстановительной среде Fe^{3+} переходит в Fe^{2+} , образуются FeS и $FeCO_3$. Их сорбционная способность невелика, и адсорбированные фосфаты переходят в раствор и накапливаются в нижних слоях водоема. В период интенсивного водообмена фосфаты вновь оказываются в верхних слоях водоема, и весь процесс начинается сначала.

К эвтрофированию природных вод приводит не только повышенная концентрация биогенных элементов, но и низкое содержание растворенного кислорода (табл. 6).

Таблица 6

Фиксированные категории трофического состояния водоемов

Трофическое состояние	Среднее поступление фосфора, мкг/л	Содержание хлорофила, мг/л	
		среднее	максимальное
Ультраолиготрофное	< 4,0	< 1,0	< 2,5
Олиготрофное	< 10,0	< 2,5	8,0
Мезотрофное	10-35	2,5-8,0	8-20
Эвтрофное	35-100	8-2,5	25-75
Гипертрофное	> 100	> 25	> 75

Круговорот вещества в потоке энергии в экосистеме

В предыдущих разделах неоднократно обращалось внимание на то, что в функционирующей природной экосистеме не существует отходов (все организмы, живые или мертвые, потенциально являются пищей для других). В любой экосистеме происходит образование биомассы в цепях «выедания» и ее разрушение в детритных цепях. При этом химические элементы, в том числе и составляющие протоплазму, циркулируют по характерным для них путям из внешней среды в организм и опять во внешнюю среду. Поэтому несмотря на конечность (определенное количество) запасов любого из элементов на Земле, они не исчерпались и продолжают поддерживать жизнедеятельность всех организмов.

По выражению В.Р. Вильямса, «единственный способ придать чему-либо конечному свойство бесконечного – это заставить вращаться конечное по замкнутой кривой, т.е. вовлечь в круговорот».

Механизмы транспортирования различных элементов в абиотической и, особенно, в живой среде исключительно сложны. Например, передача ионов металлов в организмах осуществляется через образование множества комплексных соединений с участием макроциклических лигандов как с сильными комплексообразователями (Fe^{3+} , Co^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+}), так и менее прочных с Mg^{2+} , Ca^{2+} . Корни растений также извлекают элементы питания благодаря образованию почвенно-поглощающего комплекса (ППК)¹. Одновременно с этим трофические цепи представляют собой поток энергии Солнца от продуцентов ко всем остальным звеньям. В отличие от вещества энергия не может передаваться по замкнутым циклам и использоваться повторно. Если быть точнее, то обратный поток все-таки существует (например, от животных к растениям), но он настолько слаб (не более 0,25% - 0,5% от общего потока), что говорить о круговороте энергии в биоценозе не приходится. Каждый джоуль энергии используется только один раз, и жизнь на Земле возможна только благодаря новому ежедневному поступлению солнечной энергии.

Все вышесказанное подтверждает закон пирамиды энергий (см. с. 50). Этот закон, как и точки Пастера (см. с. 18), дали повод

¹ Почвенно-поглощающий комплекс – это совокупность минеральных, органических и органоминеральных компонентов твердой части почвы, обладающих способностью к ионному обмену с почвенным раствором.

для формулировки правил одного и десяти процентов (конечно, это числа приближенные: около 1 и примерно 10).

«Магическое число» 1% возникает из соотношения возможностей потребления энергии и «мощностей», необходимых для стабилизации среды. Для биосферы доля возможного потребления общей первичной продукции не превышает 1%, что следует и из закона Линдемана: около 1% чистой первичной продукции в энергетическом выражении потребляют позвоночные животные как консументы высших порядков, около 10% - беспозвоночные как консументы низших порядков и оставшаяся часть – бактерии и грибы-сапрофаги. Как только человечество на грани 19 и 20 веков стало использовать большее количество продукции биосферы (сейчас не менее 10%), так перестал удовлетворяться принцип Ле Шателье-Брауна: растительность не давала прироста биомассы в соответствии с увеличением концентрации CO_2 и т.д. (прирост количества связанного растениями углерода наблюдался лишь в 19 веке).

Ориентировочно для природных систем с организменным типом управления порог выхода из стационарного состояния – до 1% от потока энергии («нормы» потребления) и порог саморазрушения – около 10% от этой «нормы»; для популяционных систем превышение в среднем 10% объема изъятия приводит к выходу этих систем из стационарного состояния. По мнению Н.Ф. Реймерса, для глобальной энергетической системы такой выход происходит в рамках 0,1 – 0,2% от возмущения общепланетных процессов, т.е. значительно раньше, чем наступает момент сбоя в действии принципа Ле Шателье-Брауна и заметные природные аномалии.

В круговоротах участвуют не только биогенные элементы, причем, несмотря на незначительность роли большинства элементов в жизни организмов, часто они движутся теми же путями, что и незаменимые элементы, из-за своего химического родства с ними. Миграция таких элементов внимательно изучается экологами, поскольку среди них множество ядовитых и потенциально опасных веществ. Например, радиоактивный стронций (^{90}Sr), крайне опасный для человека и других позвоночных, по химическим свойствам похож на кальций и потому, попав в организм, накапливается в костях и оказывается в тесном контакте с кроветворными тканями. В круговороте многих других элементов, в частности ртути, важную роль играют микроорганизмы (нерастворимые формы ртути пре-

вращаются ими в растворимую, очень подвижную и очень ядовитую метилртуть).

Движение химических соединений из неорганической среды через растительные и животные организмы обратно в неорганическую среду посредством солнечной энергии носит название биогеохимических циклов. На рис. 18 представлена общая схема такого цикла. Трофические уровни в ней изображены тонкими линиями как резервуары, размер которых условно соответствует энергии заключенной в них биомассы, а поперечник соединяющих их каналов – величине потока энергии.

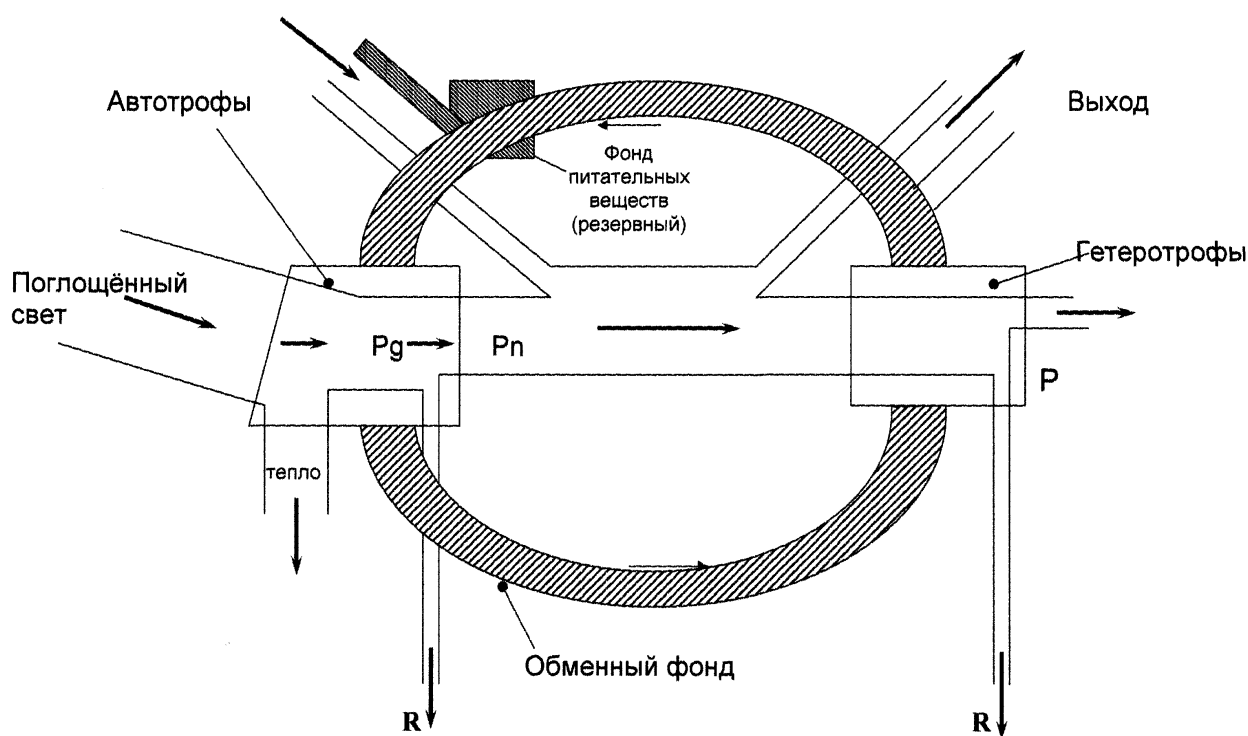


Рис.18. Биогеохимический круговорот (заштрихованное кольцо на фоне упрощенной схемы потока энергии (по Ю. Одуму)):

P_G – валовая первичная продукция;

P_n – чистая первичная продукция, которая может быть потреблена гетеротрофами в самой системе или же экспортирована;

P – вторичная продукция (консументов);

R – потери на дыхание

Вход системы – поток солнечной энергии. Большая часть ее рассеивается в виде теплоты. Часть же энергии, эффективно поглощенная растениями, преобразуется последовательно в разные формы живого, активно перемещающие и перерабатывающие необходимые для жизни элементы и создающие тем самым круговорот

элементов питания. В каждом круговороте удобно различать две части, или два фонда:

1) резервный фонд (условно называемый также недоступным) – большая масса медленно движущихся веществ в основном небиологической природы;

2) подвижный, или обменный (доступный) фонд – меньший, но более активный, для которого характерен быстрый обмен между организмами и их непосредственным окружением.

Резервный фонд, т.е. часть круговорота, которая физически или химически отделена от организмов, иногда (например в агротехнике) называют «недоступным» фондом, а обменный фонд, представленный на рис.18 заштрихованным кольцом, называют доступным. Надо однако иметь в виду, что вещества резервного фонда, хотя и медленно, но постоянно обмениваются с доступным фондом. Критическими моментами биогеохимического цикла являются захват веществ из физической среды (уровень продуцентов) и возврат их в среду (уровень редуцентов). Они связаны с протеканием окислительно-восстановительных реакций. На каждом этапе происходит рассеяние энергии и потери на дыхание.

Для количественной оценки круговорота (при установившемся в системе равновесии) вводятся понятия скорости и времени оборота. Скорость оборота – это та часть общего количества данного вещества в данном компоненте системы, которая высвобождается или поглощается за определенное время. Время оборота представляет собой обратную величину, т.е. время, необходимое для полной смены всего количества этого вещества в данном компоненте системы. Увеличение времени оборота и повышение способности к сохранению и регенерации веществ в ходе сукцессии приводят к «уплотнению» (большей степени замыкания) биогеохимических циклов и являются важной тенденцией в развитии экосистем.

Хотя все биогеохимические круговороты не полностью замкнуты, степень незамкнутости варьирует от очень больших величин (практически стремящихся к бесконечности на поверхности планеты, не защищенной растительностью) до значения 10^4 . Примерно за 10 лет с момента начала восстановления растительного покрова разомкнутость круговоротов уменьшается с $\sim 100\%$ до 10% , а далее она еще больше снижается, достигая минимума в климаксовой фазе. **Правило увеличения замкнутости биогеохимического круговорота веществ в ходе сукцессии (Н.Ф. Реймерс) нарушает-**

ся антропогенной трансформацией естественных экосистем. Это ведет к длинному ряду аномалий в биосфере и ее подразделениях.

В Ивановской области уровень антропогенного воздействия на природные экосистемы в местах компактного проживания людей чрезвычайно высок и близок к верхней границе интервала воздействий по РФ, например, сокращение фитомассы по России 9 – 70 баллов, а по нашей области – 60.

Наиболее совершенны биогеохимические циклы углерода (рис. 19), кислорода (рис. 20) и азота (рис. 21). Главным резервуаром биологически связанного углерода являются леса. Они содержат до 500 млрд. т этого элемента, что составляет 2/3 его запаса в атмосфере. Вмешательство человека в круговорот этого элемента приводит к возрастанию содержания CO_2 в атмосфере.

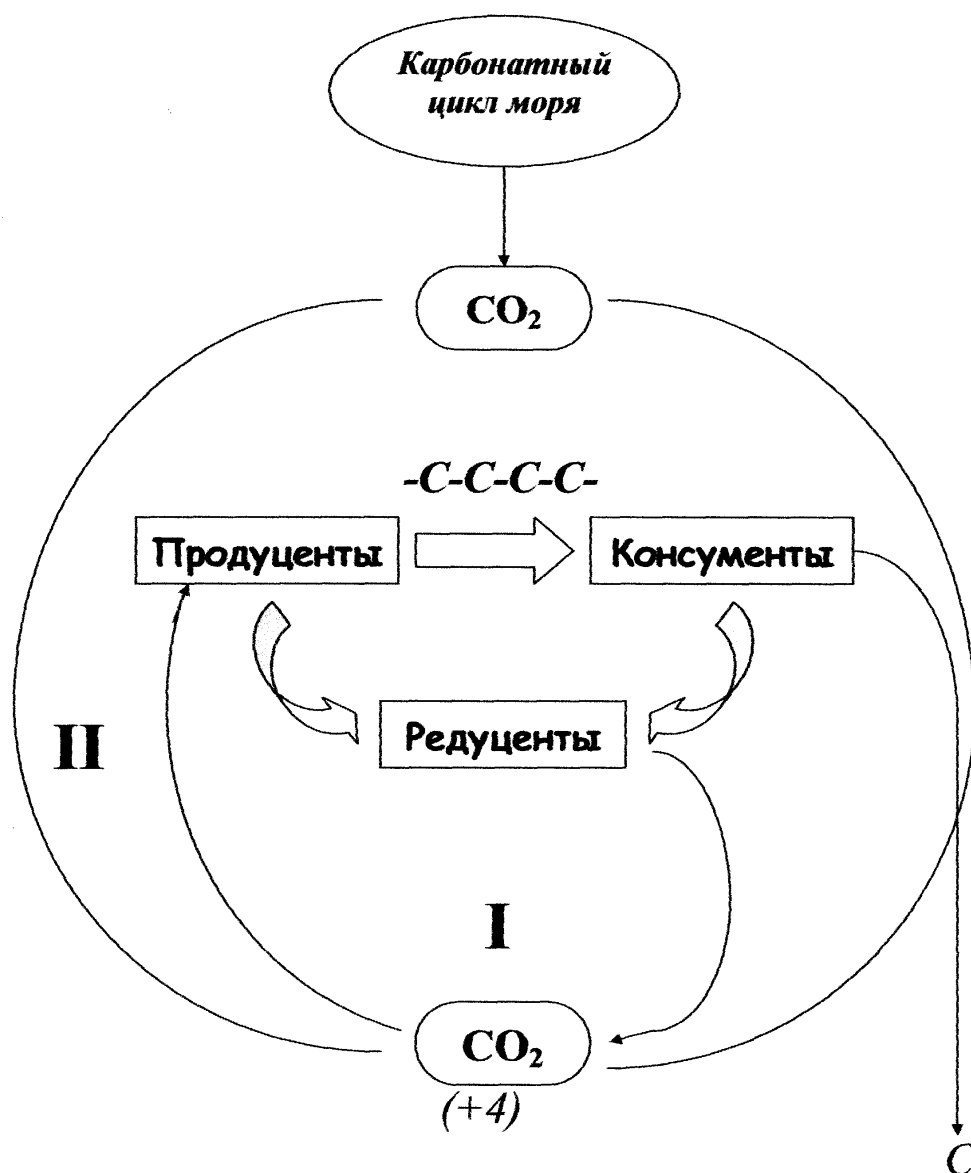


Рис. 19. Биогеохимический цикл углерода

Процесс круговорота кислорода в биосфере весьма сложен, т.к. последний содержится в очень многих химических соединениях. Биогеохимический цикл кислорода характеризуется огромным доступным для биоты фондом. Поэтому, казалось бы, проблема глобального дефицита O_2 и замкнутости его круговорота не является острой. Однако не может не вызывать тревоги тот факт, что на сегодняшний день с учетом всех видов расхода, включая дыхание биоты, годовое потребление кислорода составляет 210 – 230 млрд. т, тогда как в процессе глобального фотосинтеза ежегодно производится более 240 – 300 млрд. т O_2 .

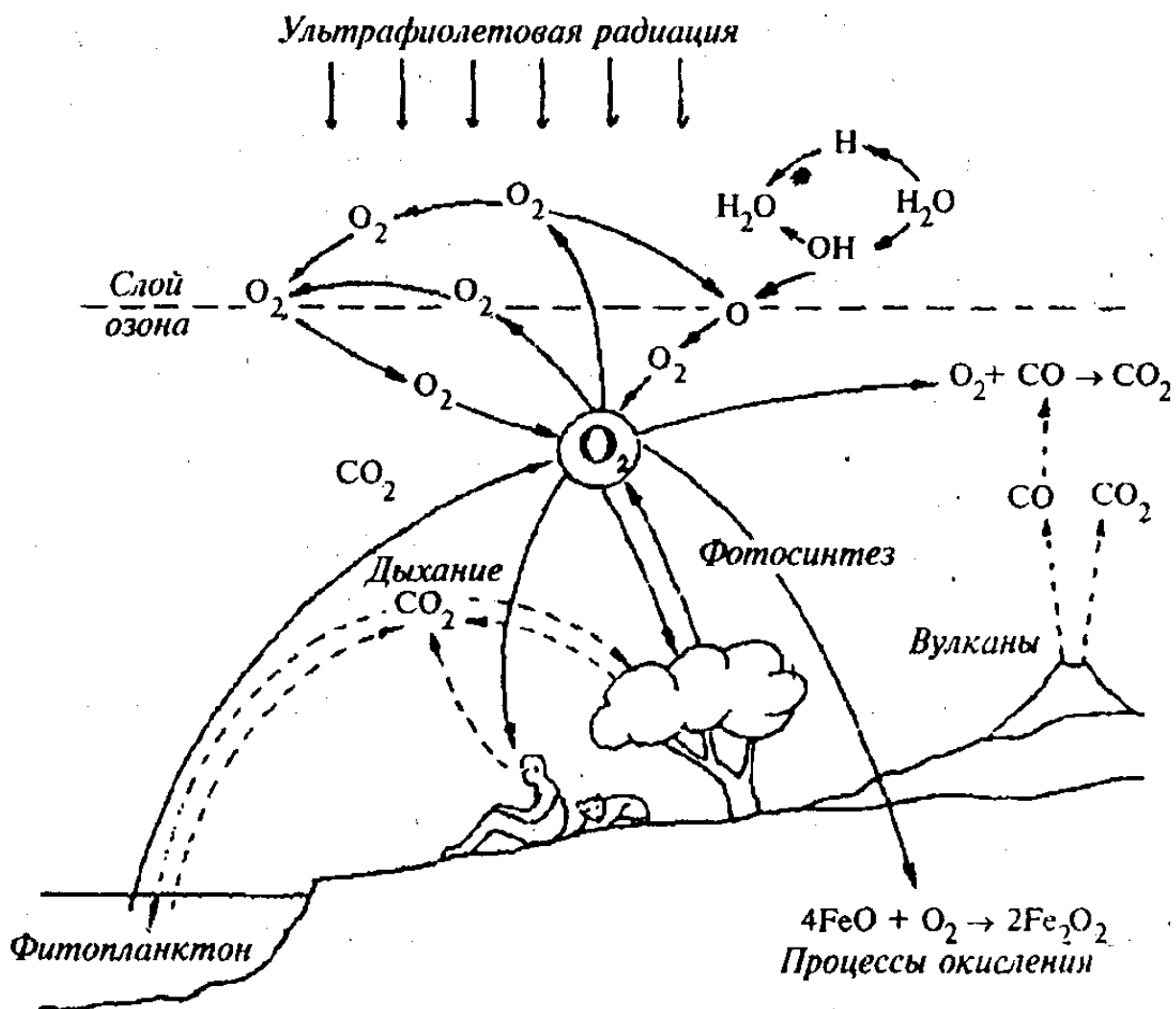


Рис. 20. Круговорот кислорода

К особенностям круговорота азота относятся: 1) приближительное равенство его выбросов из антропогенных источников и природной фиксации N_2 из атмосферы; 2) возврат с суши и воды около 8% азота, усваиваемого биотическим сообществом; 3) поступление до 20% нового азота из атмосферы с дождями (включая

промвыбросы). Кроме того, вмешательство человека заключается во внесении различных удобрений и отходов животноводства, способствующих эвтрофированию водоемов.

Антропогенная фиксация азота уже превысила естественную и постоянно растет, тогда как естественная остается неизменной: $\sim(115-130) \cdot 10^6$ т (из них $1 \cdot 10^6$ т связано в почве за счет разрядов молний, а остальное – морскими и наземными экосистемами).

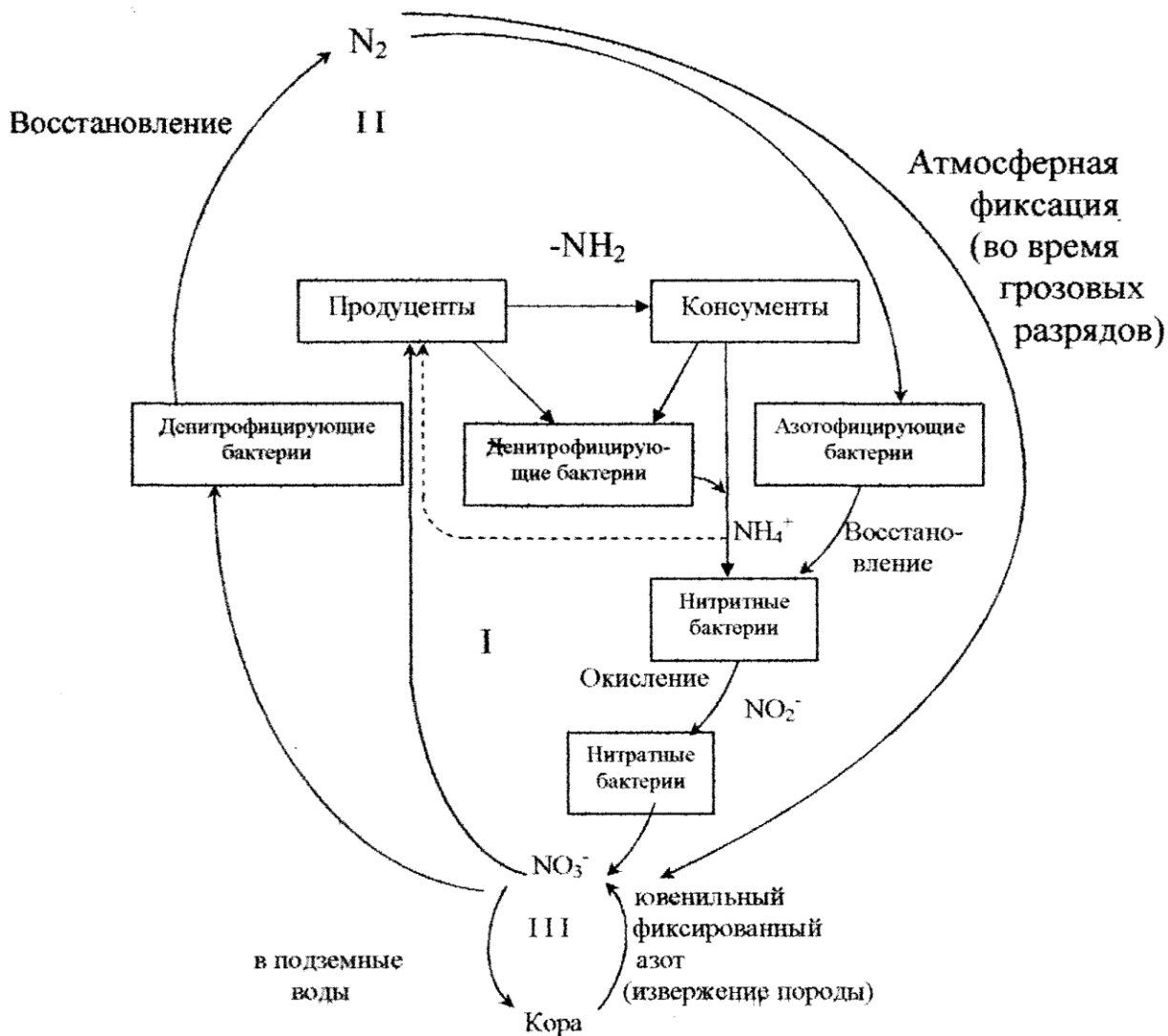


Рис. 21. Биогеохимический цикл азота

Биогеохимические циклы фосфора (рис. 22) и серы (рис. 23) значительно менее совершенны, т.к. основная масса этих элементов содержится в резервном (недоступном) фонде (I).

В отличие от циклов углерода, кислорода и азота цикл фосфора в биосфере существенно разомкнут, так как значительная часть континентального стока фосфатов попадает в глубинные океанические осадки и накапливается там, выключаясь из круговорота.

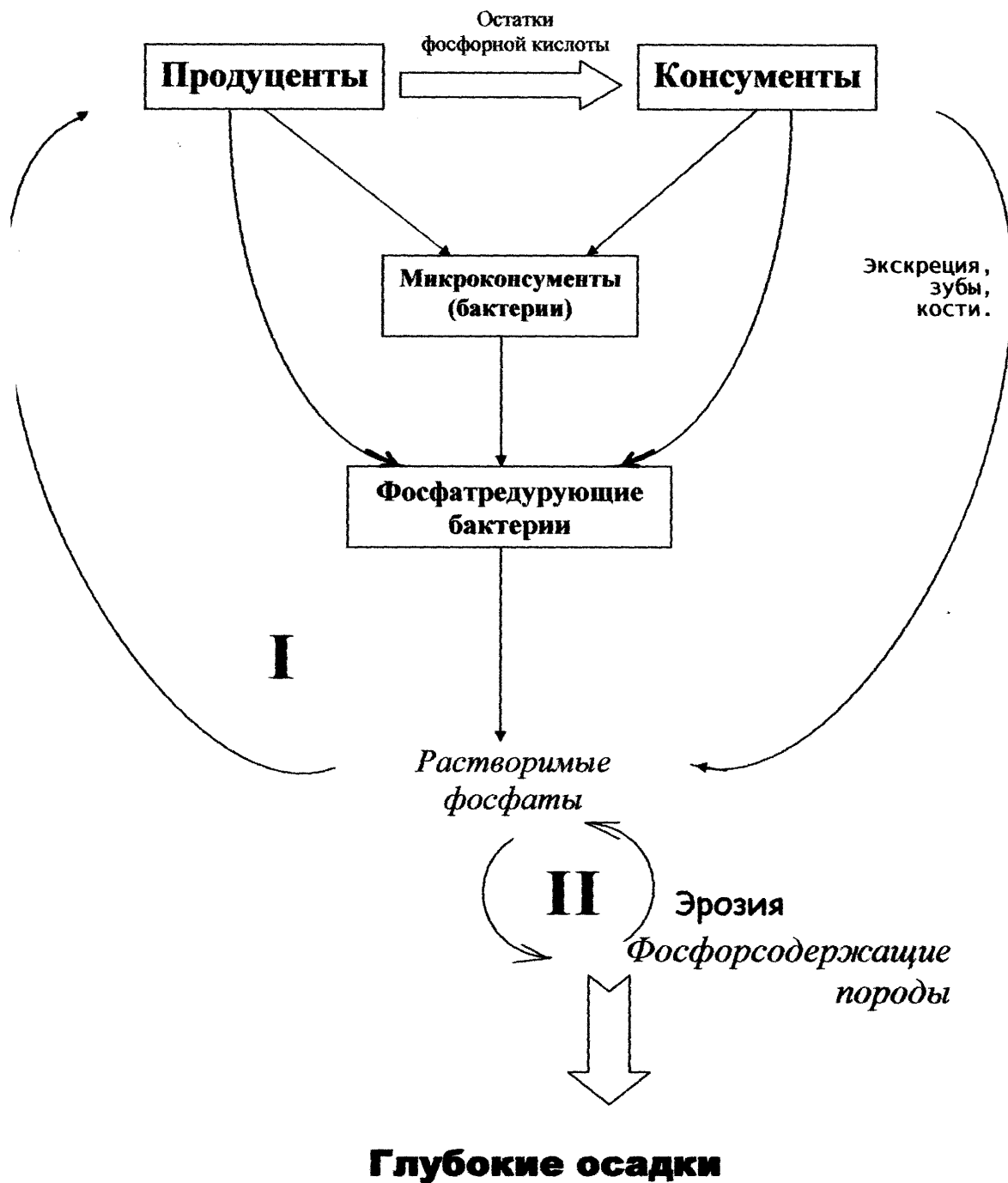
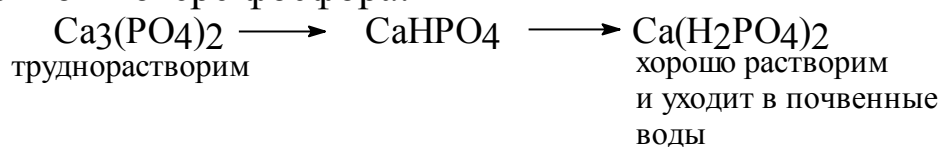


Рис. 22. Биогеохимический цикл фосфора

Резервуаром фосфора является не атмосфера, а горные породы, высвобождающие его в процессе эрозии. Деятельность человека ведет к усиленной потере фосфора:



Опасность близкого будущего: из всех макроэлементов фосфор наименее распространен, и запасы фосфатов неуклонно сни-

жаются. Содержание фосфора в живом веществе планеты (белок, АТФ, кости) почти в 10 раз больше, чем в земной коре.

Сера усваивается автотрофами в виде SO_4^{2-} и включается в белки.

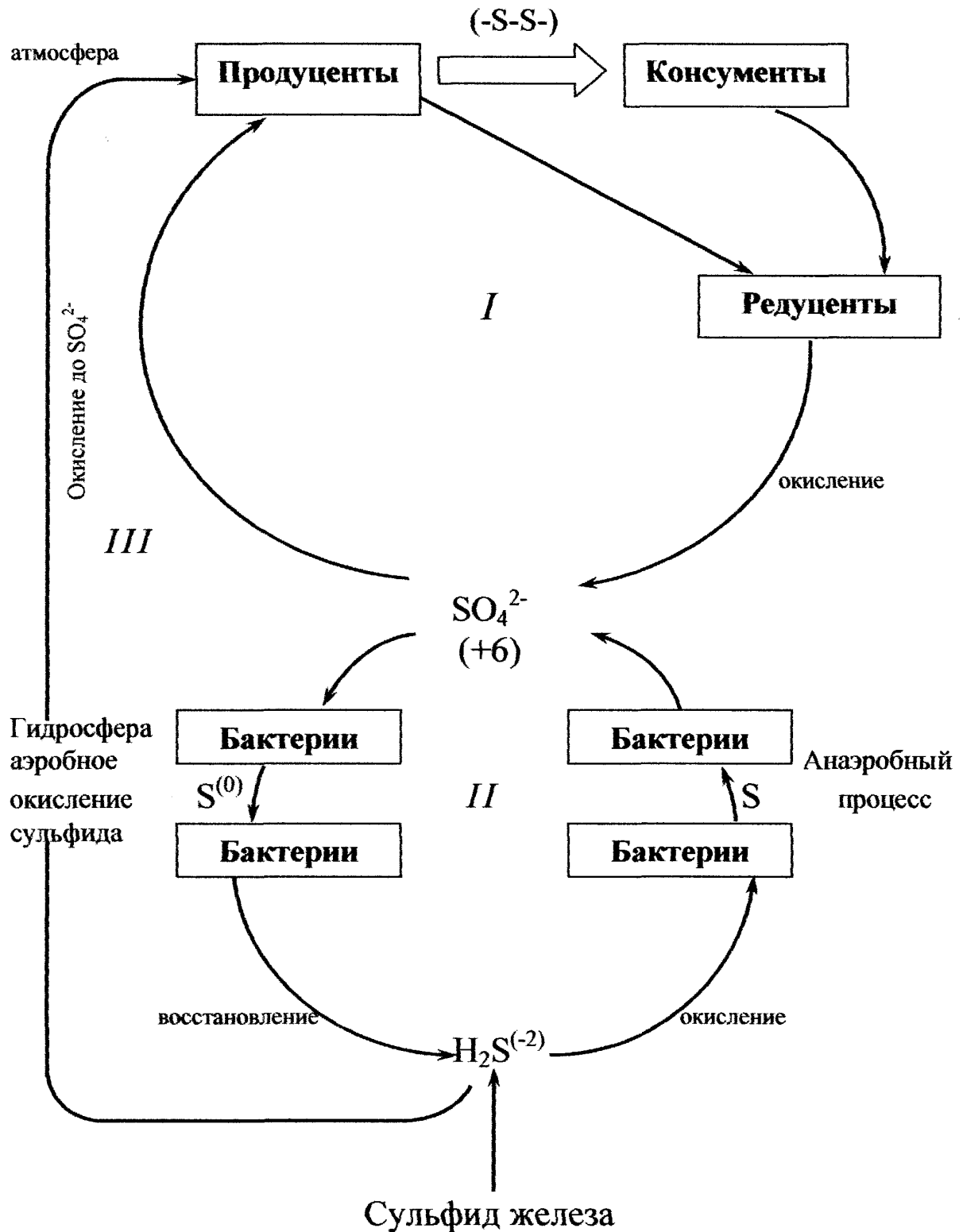
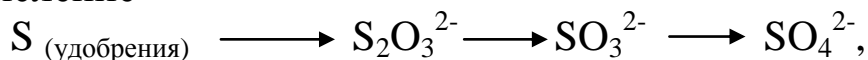


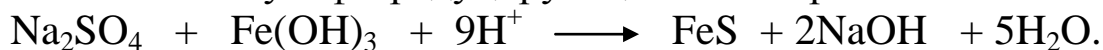
Рис. 23. Биогеохимический цикл серы

Серу живой природе требуется меньше, чем фосфора или азота, однако очень небезобидны почвенные процессы, идущие по схеме:

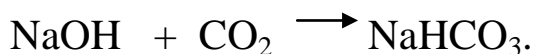
– окисление



– восстановление сульфатредуцирующими бактериями



FeS окрашивает почву в темный цвет (что может быть ошибочно принято за высокое содержание гумуса). Кроме того, выделяющаяся щелочь способствует образованию содзасоленных почв и солонцов за счет реакции



Круговорот серы, несмотря на незначительную потребность в ней организмов, является ключевым. Например, при образовании сульфидов железа фосфор переходит в растворимую форму, доступную для организмов.

Глобальный круговорот воды (гидрологический цикл) – самый значительный по переносимым массам и по затратам энергии на Земле.

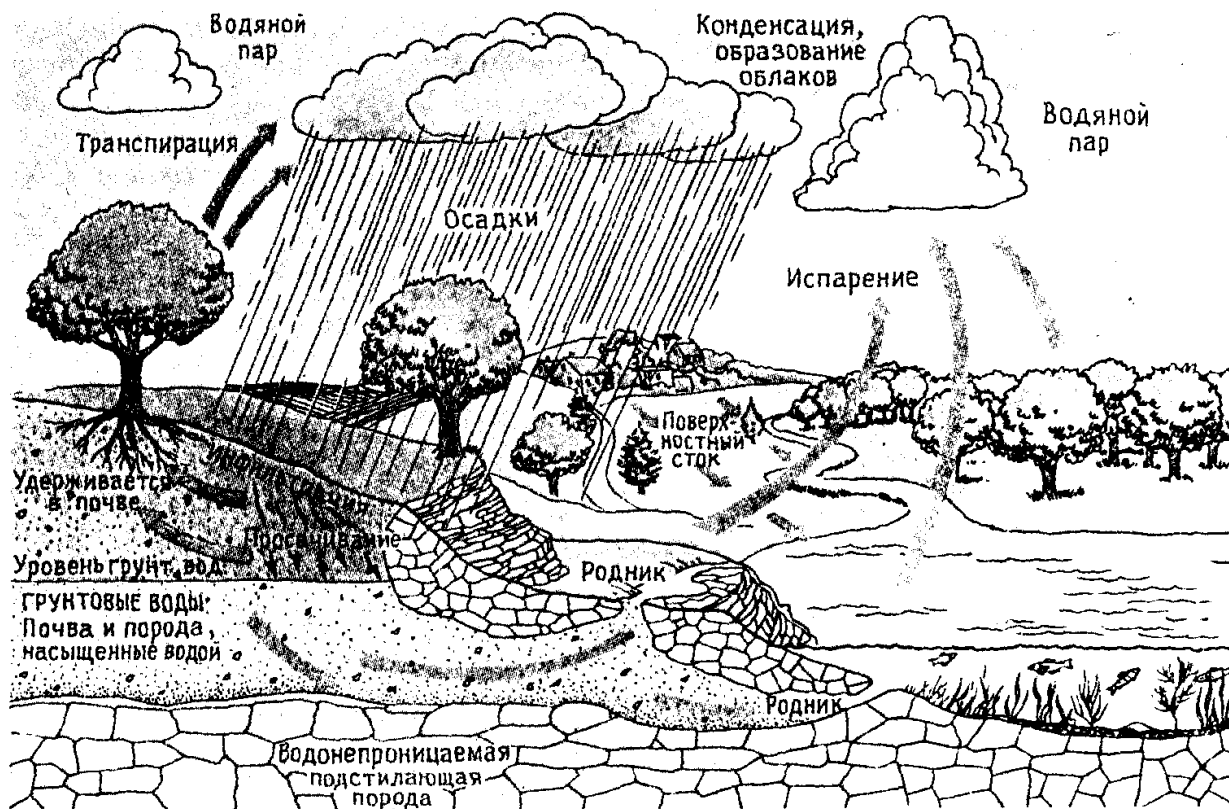


Рис. 24. Гидрологический цикл

За год в гидрологический цикл вовлекается всего 0,04 массы гидросферы, но это составляет 18,3 млн.м³ в секунду и более 40 млрд. МВт солнечной энергии. В круговороте воды заметную роль играют живые организмы экосистемы. Почвенная влага всасывается корнями растений, участвует в обмене веществ и затем испаряется из листьев (транспирация).

Все упомянутые выше круговороты происходят на уровне отдельных экосистем и называются *малыми*. Малые круговороты – составные части *большого*.

Большой (геологический) круговорот длителен (миллионы лет) и состоит из разрушения горных пород в процессе выветривания, уноса продуктов разрушения в Мировой океан, геотектонических процессов.

Разнообразие видов и устойчивость экосистем

Каждая экосистема – это динамическая структура из сотен и тысяч видов продуцентов, консументов и редуцентов, связанных пищевыми сетями и другими взаимоотношениями. При этом каждый организм зависит от нескольких паразитов и хищников, т.е. находится с ними в равновесии. Устойчивость этого равновесия, а значит, и стабильность экосистемы может обеспечиваться возможностью замен функций одних компонентов другими. Так, разные враги начинают снижать численность какой-либо популяции при разной ее плотности. Это снижает амплитуду колебаний численности. Таким образом, для сохранения устойчивости экосистема должна быть достаточно сложной. Однако прямой и постоянной зависимости между сложностью и надежностью экосистемы нет (Р. Риклефс: «Это дань технократическим тенденциям».) Н.Ф. Реймерс отмечает, что в экосистемах любых географических зон существует столько видов, сколько необходимо для максимальной утилизации приходящей энергии и обеспечения круговорота веществ в рамках энергетического потока. При переходе с севера на юг количество видов возрастает.

Степень стабильности системы зависит 1) от ее истории (стадии сукцессии); 2) от эффективности внутренних управляющих механизмов, в т.ч. группового отбора; 3) до определенного предела – от сложности системы (в большей степени от функциональной, чем

от структурной). Сложность экосистемы в благоприятной физической среде обычно выше, чем в среде со случайными непредсказуемыми нарушениями, например штормами или антропогенными возмущениями.

Почвы – важнейшее условие устойчивости экосистем. Через них в экосистеме устанавливается подвижное равновесие между растительностью и климатом. При изменении какого-либо из этих факторов процесс эволюции почв возобновляется. Потенциальное плодородие почв определяется не столько общим количеством минеральных веществ, сколько их доступностью для организмов, обеспечиваемой деятельностью редуцентов. В свою очередь, и работа редуцентов, и экологическая эффективность продуцентов и консументов находятся в прямой зависимости от качества почвы.

Запасы живой биомассы в ненарушенном растительном покрове Ивановской области составляют 250 – 290 т/га (по РФ 23–300), ее годовая продукция – 8,5 – 12 т/га (по РФ – от 2 до 22), суммарная зоомасса диких млекопитающих ~800 кг/км² (по РФ – 250–350).

Обратная связь в экосистемах. Понятие стресса

Обмен веществом между сообществом и окружающей средой (круговорот) можно рассматривать как процесс передачи информации (энергетической, химической, генетической) между отдельными составляющими экосистем.

Устойчивость экосистем и сбалансированность биологического круговорота веществ обеспечивается механизмами обратной связи.

Принцип обратной связи заключается в том, что некоторый управляющий компонент получает информацию об управляемых компонентах и использует эту информацию для внесения коррективов в данный процесс.

Информативность экосистемы адекватна ее экологическому резерву. В общем случае в каналах передачи информации и каналах обратной связи могут возникать помехи. Роль помех обычно играют как биотические, так и абиотические факторы, но чаще всего антропогенные. Те особи, для которых помехи оказываются непреодолимыми, вымрут или не дадут потомства. Таким образом, помехи могут играть положительную роль как фактор эволюции. Естественно,

что давление помех на экосистемы не может быть безграничным. При определенном уровне помех информационная обеспеченность помех по каналу отрицательной обратной связи (ООС) не сможет компенсировать отклонения, определяемые положительными обратными связями, и тогда данная экосистема гибнет.

Стресс – напряженное состояние экосистемы, испытывающей возмущающее воздействие необычных природных или антропогенных факторов, проявляющееся в изменении энергетических процессов, круговорота биогенных веществ и структуры сообщества.

Та область, в которой механизмы ООС способны несмотря на стрессовые воздействия сохранять устойчивость системы, хотя и в измененном виде, называется *гомеостатическим плато*.

Под влиянием повторяющихся стрессовых факторов происходит постепенный сдвиг на гомеостатическом плато, что может привести к необратимому разрушению экосистемы.

Интеграционная оценка устойчивости экосистем Ивановской области 6 баллов (по РФ от 1 до 7).

Изложенный в данном пособии материал показывает, что жизнь – это не совокупность произвольных видов, приспособляющихся к любым условиям окружающей среды, а механизм управления средой.

Чтобы сохранить окружающую среду в состоянии, пригодном для выживания человечества, необходимо восстановление естественной биоты Земли на большей части территории планеты.

Это возможно только при активном осознании каждым своей роли в разрушении природных экосистем и деятельном участии в его предотвращении.

■ Вопросы для самоконтроля

1. Почему классификацию экосистем по виду энергии, их субсидирующей, называют первичной?
2. Верно ли утверждение, что в сложной экосистеме биотическое равновесие между каждым данным видом и его «врагами» более устойчиво? Предложите способ повышения устойчивости агроэкоценозов.
3. Равнозначны ли понятия «климакс» и «гомеостаз» экосистемы? Перечислите типы сукцессий и их основные особенности. В

- чем состоит экологическая сущность подсечно-огневого земледелия? Рассмотрите решение задачи 2.2 [10, с.40].
4. Почему в процессе экологической сукцессии продуктивность экосистемы возрастает? Рассмотрите решение задачи 2.10 [10, с.43].
 5. Почему пирамида биомасс в океане перевернута: в каждый момент времени масса консументов больше, чем продуцентов?
 6. Как связаны между собой эвтрофикация, продуктивность и устойчивость водных экосистем? Назовите наиболее продуктивные водные и наземные экосистемы.
 7. Какова связь и в чем состоит различие между потоком энергии и потоком питательных веществ в экосистеме? Связаны ли между собой резервный и обменный фонды элементов питания?
 8. Приведите примеры стрессового состояния городских экосистем Ивановской области.
 9. К какому типу относится экосистема, окружающая Ваш дом? Какое влияние оказывает деятельность человека на растительность и животный мир этой экосистемы? Как Вы сами воздействуете на нее?
 10. К какому типу (олиготрофному или эвтрофному) относится ближайшее (или любимое Вами) озеро? Каковы главные факторы, способствующие его обогащению питательными веществами? Какие из них связаны с хозяйственной деятельностью?
 11. Почему прибрежные и внутренние заболоченные территории считаются одними из самых ценных экосистем земного шара? Почему они так сильно пострадали в результате хозяйственной деятельности? Какова Ваша роль в разрушении и деградации заболоченных территорий?
 12. Перечислите те стороны Вашей жизни, которые находятся в гармонии с закономерностями биогеохимических циклов и круговоротов, и те, которые идут вразрез с ними.
 13. Используйте понятие «гомеостатическое плато» для объяснения процессов, протекающих в естественных водоемах при сбросе очищенных до определенной степени сточных вод.
 14. Опишите особенности круговоротов серы, азота, фосфора, углерода. Где расположены резервный (I) и подвижный (II) фонды этих круговоротов? Рассмотрите решение задач 3.3 [10, с.55] и 3.6 [10, с.57-58].

БИОСФЕРА – ГЛОБАЛЬНАЯ ЭКОСИСТЕМА ЗЕМЛИ

Все экосистемы входят в глобальную экосистему Земли – биосферу (рис. 25).

Биосфера (греч. bios – жизнь, sphaira – шар, сфера) – сложная наружная оболочка Земли, населенная организмами, составляющими в совокупности живое вещество планеты.

Наша планета имеет неоднородное строение и состоит из концентрических оболочек (геосфер) – внутренних и внешних. К внутренним относятся ядро, мантия, а к внешним – литосфера, гидросфера, атмосфера и сложная оболочка Земли – биосфера.

Литосфера (греч. «литос» – камень) – каменная оболочка Земли, включающая земную кору мощностью (толщиной) от 6 км (под океанами) до 80 км (горные системы). Земная кора сложена горными породами. Доля различных горных пород в земной коре неодинакова – более 70% приходится на базальты, граниты и другие магматические породы, около 17% – на преобразованные давлением и высокой температурой породы и лишь чуть больше 12% – на осадочные.

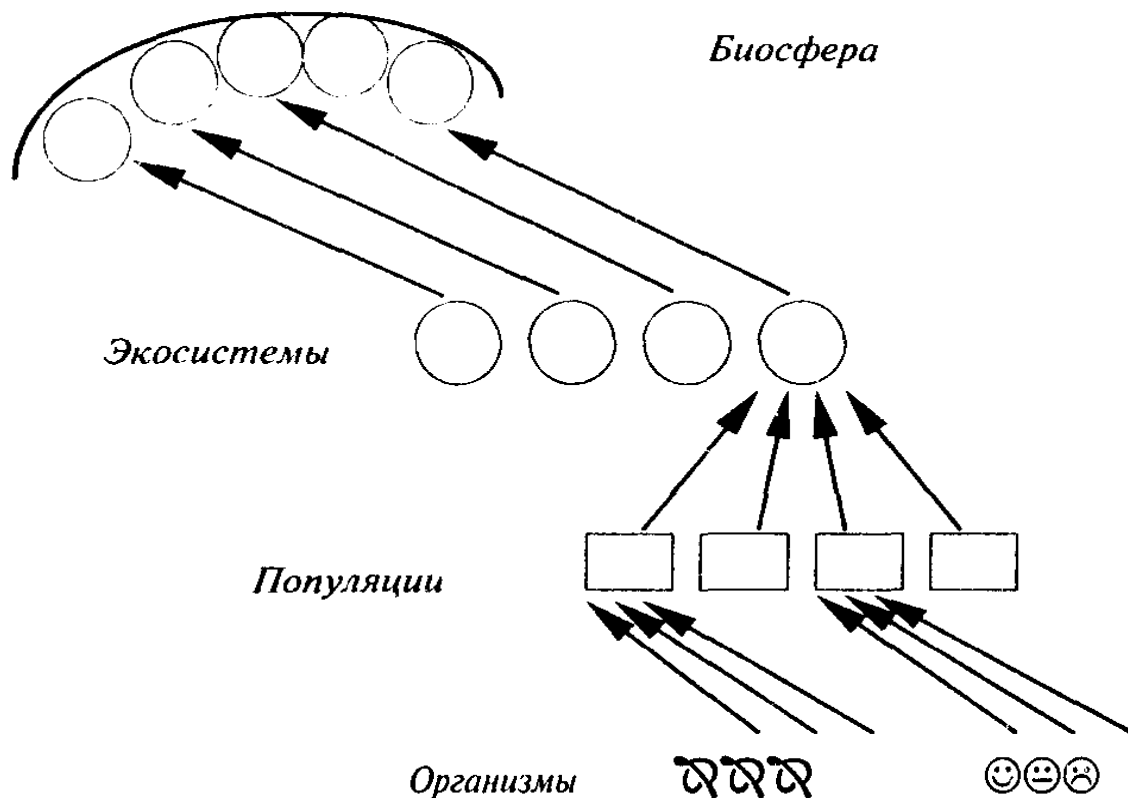


Рис. 25. Иерархия биологических систем разного уровня в составе биосферы

Земная кора – важнейший ресурс для человечества. Она содержит горючие полезные ископаемые (уголь, нефть, горючие сланцы), рудные (железо, алюминий, медь, олово и др.) и нерудные полезные ископаемые (фосфориты, апатиты и др.), естественные строительные материалы (известняки, пески, гравий и др.).

Гидросфера (греч. «гидро» – вода) – водная оболочка Земли. В широком смысле – это непрерывная оболочка системы вода – пар, включающая наземную гидросферу, а также пронизанные водой или парами воды литосферу и атмосферу. В узком смысле – это прерывистая оболочка из соленой (моря, океаны), пресной (реки, озера, водохранилища) и твердой воды (ледники, снежный покров), которую подразделяют на поверхностную и подземную.

Поверхностная гидросфера – водная оболочка поверхностной части Земли. В ее состав входят воды океанов, морей, озер, рек, водохранилищ, болот, ледников, снежных покровов и др. Все эти воды постоянно или временно располагаются на земной поверхности и носят название поверхностных.

Поверхностная гидросфера не образует сплошного слоя и прерывисто покрывает Землю на 70,8%.

Подземная гидросфера включает воды, находящиеся в верхней части земной коры. Их называют подземными. Сверху подземная гидросфера ограничена поверхностью земли, нижнюю ее границу проследить невозможно, так как гидросфера очень глубоко проникает в толщу земной коры.

По отношению к объему земного шара общий объем гидросферы не превышает 0,13%. Основную часть гидросферы (96,53%) составляет Мировой океан. На долю подземных вод приходится 23,4 млн. км², или 1,69% от общего объема гидросферы, остальное – воды рек, озер и ледников.

Атмосфера (греч. «атмос» - пар) – газовая оболочка Земли, состоящая из смеси различных газов, водяных паров и пыли. Погода и климат на Земле зависят от распределения тепла, давления и содержания водяного пара в атмосфере. Водяной пар поглощает солнечную радиацию, увеличивает плотность воздуха и является источником всех осадков. Атмосфера поддерживает различные формы жизни на Земле.

В формировании природной среды Земли велика роль тропосферы (нижний слой атмосферы до высоты 8–10 км в полярных, 10–12 км в умеренных и 16–18 км в тропических широтах) и в

меньшей степени стратосферы, области холодного разреженного сухого воздуха толщиной примерно 20 км. Сквозь стратосферу непрерывно падает метеоритная пыль, в нее выбрасывается вулканическая пыль, а в прошлом и продукты ядерных взрывов в атмосфере. В тропосфере происходят глобальные вертикальные и горизонтальные перемещения воздушных масс, во многом определяющие круговорот воды, теплообмен, трансграничный перенос пылевых частиц и загрязнений.

Атмосферные процессы тесно связаны с процессами, происходящими в литосфере и водной оболочке.

К атмосферным явлениям относят: осадки, облака, туман, грозу, гололед, пыльную (песчаную) бурю, шквал, метель, изморозь, росу, иней, обледенение, полярное сияние и др.

Атмосфера, гидросфера и литосфера тесно взаимодействуют между собой. Практически все поверхностные геологические процессы обусловлены этим взаимодействием и проходят, как правило, в биосфере.

Биосфера – внешняя оболочка Земли (рис. 26), в которую входят часть атмосферы до высоты 25–30 км (до озонового слоя), практически вся гидросфера и верхняя часть литосферы примерно до глубины 3 км. Особенностью этих частей является то, что они населены живыми организмами, составляющими живое вещество планеты. Жизнь может существовать, хотя бы теоретически, и глубже. В гидротермах дна океана («черных курильщиках») на глубине в 3 км и при давлении ~300 атм. обнаружены организмы, живущие при 250°C. Вода тут не кипит из-за высокого давления. Перегретая жидкая вода обнаружена в литосфере до глубины 10,5 км, так что теоретически там могут существовать и организмы. Глубже 25 км должна достигаться критическая $t^{\circ}=460^{\circ}\text{C}$, при которой при любом давлении вода превращается в пар и жизнь невозможна.

Биосфера, являясь глобальной экосистемой (экосферой), как и любая экосистема, состоит из абиотической и биотической частей.

Абиотическая часть представлена: 1) минеральными компонентами почвы и подстилающими ее породами до глубины, где в них еще есть живые организмы; 2) атмосферным воздухом до высот, на которых возможны еще проявления жизни; 3) водной средой океанов, рек, озер и т.п.

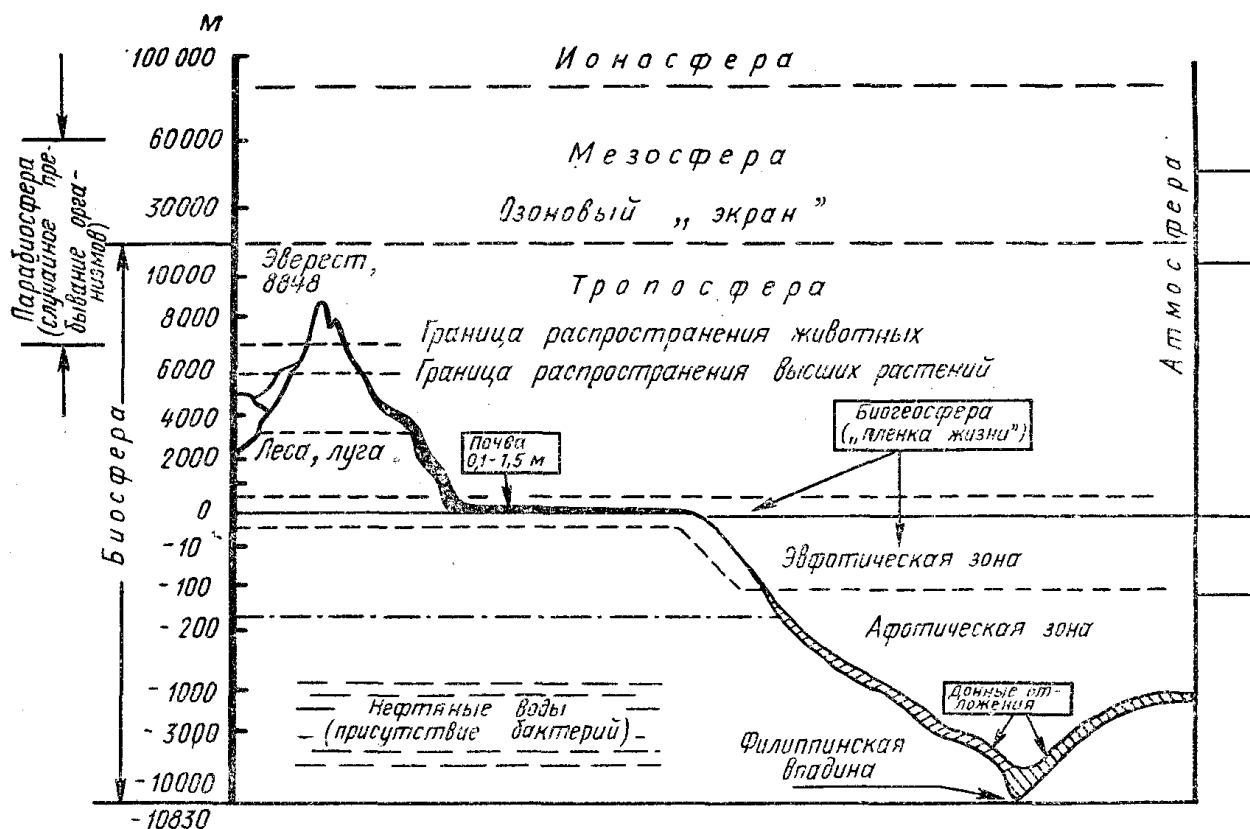


Рис. 26. Схема строения биосферы

Биотическая часть состоит из живых организмов, осуществляющих важнейшую функцию биосферы, без которой не может существовать сама жизнь: биогенный ток атомов. Живые организмы осуществляют этот ток атомов благодаря своему дыханию, питанию и размножению, обеспечивая обмен веществом между всеми частями биосферы.

Исключительная разнородность частей биосферы рассматривалась еще В.И. Вернадским как своеобразная диссимметрия, являющаяся важнейшим источником ее развития. Можно выделить следующие виды неоднородности биосферы: агрегатную, пространственную, энергетическую, геохимическую, зональную (биомы) и качественную.

Агрегатная неоднородность заключается в наличии качественно обособленных, но тесно и крайне противоречиво взаимодействующих агрегатных состояний – твердого, жидкого и газообразного. Испарение воды гидросферы и ее последующее выпадение и стекание в виде поверхностных вод приводит к сглаживанию рельефа и уменьшению энергии водного стока. Этому противостоит поднятие отдельных участков суши и опускание других в результате тектонической деятельности как медленной и незаметной, так и бурной (землетрясения, извержения, горообразование).

Пространственная неоднородность заключается а) в неравномерности распределения вещества в биосфере и б) в структурной неравномерности по причине своеобразного соотношения элементов симметрии, характерной для неживой природы и диссимметрии живого (см. на с. 10 закон хиральной чистоты).

Энергетическая неоднородность выражается а) в неравномерном распределении солнечного тепла и света по земной поверхности и б) в неодинаковом соотношении вещества и энергии в симметрично и несимметрично организованных телах. Если в симметричных телах энергия находится преимущественно в связанном, потенциальном состоянии, то в диссимметричных (а это в большинстве своем живые организмы) значительная часть энергии находится в свободном эффективном состоянии.

Именно неравномерное распределение энергии приводит к очень важным для биосферы последствиям: создается значительная разность потенциалов между элементами и частями биосферы, особенно между живой и неживой природой, чем обеспечивается преимущественный ток атомов от неживого к живому веществу, постепенное возрастание биомассы и накопление энергетически богатого вещества в земной коре. А отсюда следуют геохимическая и зональная неоднородности распределения атомов и организмов по земной поверхности.

Зональная неоднородность поверхности Земли и неравномерное расселение живого на ней отражает диссимметрию неорганических условий существования жизни и составляет одну из закономерностей биосферы.

Единство и борьба противоположностей (неоднородностей) выражаются во взаимодействии в биосфере всех известных ныне форм движения материи: микрофизической, химической, физической, биологической и социальной.

Видимым для нас проявлением геохимической и зональной неоднородностей являются *ландшафты*.

Ландшафт – это однородная по условиям развития природная система (природный территориальный комплекс), в которой наблюдается равномерное повторение участков, тождественных по форме рельефу, геологическому строению, гидрологии, микроклимату.

Компонентами ландшафта являются горные породы, почва и биота, обменивающиеся веществом и энергией и определяющие структуру ландшафта.

В зависимости от взаимодействия экосистем с круговоротами биогенных веществ формируются различные типы почв: черноземы (под степной растительностью, 10-15% гумуса), подзолы (под еловыми лесами, 2-6% гумуса), серые лесные (под широколиственными лесами, 4-6% гумуса), солончаки (соли по всей толще), солонцы (соли на некоторой глубине), болотные почвы (вместо гумуса – торф, т.е. слабоперегневшие растительные остатки).

Почва постоянно обновляется. Она находится в подвижном равновесии с растительностью и климатом. При изменении любого из этих факторов процесс эволюции почвы возобновляется.

Энергетический баланс биосферы

Главный источник энергии для биосферы – солнечный свет. Ежесекундно Солнце посылает Земле $16,8 \cdot 10^{13}$ кДж. Если за пределами атмосферы установить площадку 1 м^2 , то в секунду на нее падает свет с энергией $1,36 \text{ Дж/м}^2 \cdot \text{с}$ (солнечная постоянная). Однако в результате поглощения атмосферой и растительностью земной поверхности достигает не более 67% этой энергии. Из этого количества не более 1% расходуется на фотосинтез, остальное отражается, расходуется на испарение, осадки, превращается в тепло. Превращенная в тепло часть солнечной энергии становится еще одним качественно иным компонентом среды обитания. Тепловое излучение от почвы, воды, растений, облаков исходит во всех направлениях в отличие от направленного солнечного света и поглощается полнее, чем солнечные лучи. Поэтому количество тепловой энергии, получаемой организмом летом, в несколько раз превышает направленное прямо вниз солнечное излучение.

На ранних этапах эволюции Земли до 10% тепла поставлялось за счет радиоактивного распада. Ныне тепло Земли составляет не более 0,5% от получаемой солнечной энергии. Глубокие недра Земли заключают очень много геотермальной энергии, но в большинстве районов Земли для ее извлечения потребовалось бы очень глубинное бурение.

Антропогенные источники энергии: сжигание ископаемого топлива и древесины (консервированной солнечной энергии), высвобождение атомной, а, возможно, в недалеком будущем и термоядерной энергии – могут дать количество энергии, соизмеримое с вновь получаемой от Солнца. Анализ экологических закономерностей

стей показывает, что энергетику тропосферы нельзя возмущать более чем на тысячные доли энергопоглощения атмосферой и земной поверхностью. Это граница ($\sim 2 \cdot 10^{12}$ Вт) превышена уже сейчас, так как мощность мировой хозяйственной системы ныне составляет более 10^{13} Вт.

■ Вопросы для самоконтроля

1. Что такое геосферы Земли? Перечислите основные из них.
2. Что понимается под гидросферой в широком и узком смысле слова?
3. Назовите верхнюю границу биосферы. Почему за ее пределами жизнь невозможна?
4. Какова теоретическая нижняя граница биосферы?
5. Какие Вы знаете виды неоднородности биосферы? В чем они заключаются?
6. Что такое ландшафт? Каковы его компоненты?
7. Назовите известные Вам типы почв. От каких факторов зависит их формирование?
8. Как расходуется на Земле солнечная энергия? Какая ее часть идет на фотосинтез?
9. Как антропогенная деятельность нарушает энергетический баланс биосферы? Справедливо ли правило 10% для энергетики биосферы?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На современном уровне развития науки глобальную биоту не удастся описать ни с точки зрения классической, ни с позиций неравновесной термодинамики. Внешний поток солнечной энергии, вызывающий физическую самоорганизацию термодинамически равновесных систем, *не может тем же способом* привести к *образованию жизни*, уровень упорядоченности которой неизмеримо выше, чем у физически самоорганизованных систем. Поток солнечной энергии биота использует для поддержания этой упорядоченности – стабилизации генетической информации и окружающей среды, но не для создания упорядоченности. Для функционирования биоты главное значение имеет принцип, не играющий никакой роли

в самоорганизации физических систем и соответственно отсутствующий в термодинамике.

Для сохранения структуры биосферы живое стремится к достижению состояния зрелости, или экологического равновесия (**закон стремления к климаксу**). Биосфера – высший уровень иерархии экосистем нашей планеты, и, естественно, ее законы функционирования справедливы и для нижерасположенных уровней, хотя имеется и специфика: биосфера более закрытая система, чем ее подразделения.

Единство живого вещества биосферы подчиняется принципам экологической комплементарности (дополнительности), экологической конгруэнтности (соответствия) и другим закономерностям. Системный мутуализм, т.е. взаимопомощь в рамках экологического порядка, подчеркивается **законом упорядоченности заполнения пространства и пространственно-временной определенности**: заполнение пространства внутри природной системы в силу взаимодействия между ее подсистемами упорядочено таким образом, что позволяет реализоваться геометрическим свойствам системы с минимальными противоречиями между ее частями. Из этого закона следует невозможность длительного существования «ненужных» природе случайностей, в том числе и чуждых ей созданий человека. Необходимым условием жизни человечества стал **принцип системной дополнительнойности**: развитие подсистем одной природной системы (биосферы) обеспечивает успешное развитие и саморегуляцию других подсистем, входящих в ту же систему, если она не подвергается мощной внешней деформации.

Человечеству не мешало бы начать собственную саморегуляцию и перейти к самоконтролю вместо того, чтобы с нарастающей экстенсивностью преобразовывать природу. Ведь в соответствии с «правилом 1%», определяющим хозяйственную емкость биосферы, при выборе техногенного варианта управления окружающей средой на ее стабилизацию необходимо будет затрачивать 99% мощности цивилизации. Отсюда следует, что без экологической устойчивости не может быть никакого дальнейшего развития цивилизации.

Не природе нужна наша защита. Это нам необходимо ее покровительство, поэтому зеленый свет всему, что сберегает ресурсы жизни.

Указатель имен

Блюменфельд Лев Александрович (р. 1921) – биофизик и физикохимик, д.х.н. (1954), исследовал механизм фотосинтеза, ферментативного катализа и др.

Бриллюэн Леон (1889 – 1969) – французский физик. Труды по квантовой механике, магнетизму, радиофизике, теории информации, философии естествознания.

Вернадский Владимир Иванович (1863 – 1945) – великий русский ученый-минералог, кристаллограф, геохимик, радиобиолог, создатель биогеохимии и биосферологии.

Вильямс Василий Робертович (1863 – 1939) – советский почвовед, автор травопольной системы земледелия.

Дарвин Чарльз Роберт (1809 – 1882) – английский естествоиспытатель. В основном труде «Происхождение видов путем естественного отбора» (1839) вскрыл основные факторы эволюции органического мира.

Мальтус Томас Роберт (1766 – 1834) – английский экономист, основоположник концепции мальтузианства – действия «естественного закона народонаселения».

Одум Юджин – известный американский ученый, специалист по экологической энергетике, автор популярного в России теоретического руководства по экологии (русские переводы 1975 и 1986 гг).

Опарин Александр Иванович (1894 – 1980) – советский химик, один из организаторов Института биохимии АН СССР. Исследования по биохимии переработки растительного сырья, действию ферментов в растении.

Пастер Луи (1822 – 1895) – французский ученый, основоположник современной микробиологии и иммунологии; заложил основы стереохимии: разработал метод профилактической вакцинации против ряда заболеваний; ввел методы асептики и антисептики.

Пригожин Илья Романович (р. 1917) – бельгийский физик и физикохимик, один из основоположников термодинамики неравновесных процессов. Доказал (1947 г.) теорему, названную его именем: при внешних условиях, препятствующих достижению систе-

мой равновесного состояния, стационарное состояние системы соответствует минимальному производству энтропии. Нобелевская премия (1977).

Реймерс Николай Федорович (1931 – 1993) – выдающийся российский биолог-эколог, внесший неоценимый вклад в разработку теоретических основ современной экологии.

Сукачев Владимир Николаевич (1880 – 1967) – советский ботаник, географ и лесовед, один из основоположников биогеоценологии и учения о фитоценозе.

Тимофеев-Ресовский Николай Владимирович (1900 – 1981) – биолог, один из основоположников популяционной и радиационной генетики, сыгравшей большую роль в возрождении генетики в СССР.

Четвериков Сергей Сергеевич (1880 – 1959) – советский генетик, один из основоположников эволюционной и популяционной генетики.

Шеллинг Фридрих Вильгельм (1775 – 1854) – немецкий философ, развил принципы объективно-идеалистической диалектики природы как живого организма.

Краткий словарь терминов

Абиотические факторы – факторы неживой природы (геофизические, космические, климатические и т.п.), влияющие на жизнь и распространение живых организмов.

Адаптация – процесс и результат приспособления организмов к условиям существования.

Альbedo – величина, характеризующая способность поверхности отражать падающий на нее поток излучения или частиц.

Биогенные элементы – элементы, необходимые для жизнедеятельности. Одни из них требуются организмам в относительно больших количествах и называются *макроэлементами*. К ним относятся С, О, Н, Р, N, К, Са, S, Mg. Другие элементы жизненно необходимы организмам в очень малых количествах и называются *микроэлементами*: Fe, Mn, Cu, Zn, В, Si, Мо, Cl, V, Со. Граница между микро- и макроэлементами для разных организмов условна.

Биологический вид – это совокупность популяций особей, способных к скрещиванию с образованием плодовитого потомства, обладающих рядом общих морфофизиологических признаков и обособленных от других видов нескрещиваемостью в природных условиях.

Биотические факторы – все формы воздействия организмов друг на друга.

Биотический круговорот – круговорот биогенных элементов и вовлекаемых или других веществ в экосистемах и биосфере между их биотическими и абиотическими компонентами.

Бит – двоичная единица измерения количества информации.

Бореальные леса – леса северной части умеренного пояса северного полушария с суровыми зимними температурами – тайга.

Гаметы – половые, или репродуктивные клетки: женские (яйца или яйцеклетки) и мужские (сперматозоиды, спермии) животных и растений, обеспечивающие при слиянии развитие новой особи и передачу наследственных признаков от родителей потомкам.

Гумус – органический компонент почвы, представленный соединениями сложных комплексов гуминовых кислот $C_{(46-62\%)}H_{(3-5\%)}N_{(3-6\%)}O_{(32-38\%)}$ и различных неорганических ионов, обуславливающий плодородие почвы.

Лимитирующие факторы – факторы, недостаток или избыток которых по сравнению с оптимальным содержанием ограничивает развитие организмов.

Неолит (новокаменный век, предшествовавший бронзовому) – период от 8 до 3 тысячелетия до н.э., в который осуществился переход от собирательства и охоты к производящему хозяйству (земледелию, скотоводству, изготовлению керамической посуды, прядеванию и ткачеству).

Онтогенез – совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом за весь период жизни.

Планктон (от греч. planktos – блуждающий) – организмы, обитающие в водной толще, не способные к активному плаванию.

Прерии – высокотравная растительность степного типа на черноземных почвах Северной Америки.

Саванны – древесно-кустарниковый тип растительности тепловых областей в Центральной и Восточной Африке, Южной Америке и Австралии с осадками 900-1500 мм/год и достаточно высокой температурой в течение всего года. Сезонность здесь определяется только распределением осадков.

Сапрофиты – организмы, питающиеся гниющими растениями.

Симбиотрофы – организмы, питающиеся соками или выделениями организма-хозяина, но необходимые последнему, т.к. участвуют в выполнении его важных трофических функций.

Фенотипы – совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся в процессе онтогенеза на основе данного генотипа.

Флуктуации – случайные отклонения от средних значений наблюдаемых физических величин, характеризующих систему из большого числа частиц.

Хлоропласты – окрашенные присутствующим в них хлорофиллом в зеленый цвет внутриклеточные органоиды, в которых осуществляется фотосинтез. В клетке высших растений от 10 до 70 хлоропластов.

Чаппарель – заросли засухоустойчивых вечнозеленых жестколистных кустарников в Северной Америке.

Экологические факторы – определенные условия и элементы среды, которые оказывают специфическое воздействие на организм.

Экотремы – организмы, температура тела которых мало отличается от температуры среды обитания и следует за ее изменениями: низшие организмы, растения, холоднокровные животные.

Библиографический список

1. Акимова Т.А., Хаскин В.В. Экология.– М.: ЮНИТИ, 1999.
2. Богдановский Г.А. Химическая экология: Учеб. пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1994.
3. Бигон М., Харпер Дж., Таундсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т.1,2. – М.: Мир, 1989.
4. Биологический энциклопедический словарь.-М.: МГУ, 1989.

5. Владимир Вернадский. – М.: Современник, 1993.
6. Гиляров А.М. Популяционная экология.– М.: Изд-во МГУ, 1990.
7. Горелов А.А. Экология. – М.: Центр,1998.
8. Гриневич В.И., Костров В.В. Экологические проблемы и основы природопользования. – Иваново: ИГХТА, 1994.
9. Гриневич В.И., Куприяновская А.П., Никифоров А.Ю. Охрана окружающей среды и рациональное природопользование: Текст лекций.– Иваново: ИГХТА, 1995.
10. Гриневич В.И., Куприяновская А.П., Костров В.В. Сборник задач и упражнений по курсам «Основы экологии» и «Химия окружающей среды». – Иваново: ИГХТУ, 1999.
11. Грушевицкая Т.Г., Садохин А.П. Концепции современного естествознания. – М.: Высшая школа, 1998.
12. Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С. Экологический вызов и устойчивое развитие. – М., 2000.
13. Горшков В.М. и др. Информация в живой и неживой природе // Экология. – 2002.– №3.
14. Кормилицын В.И., Цицкишвили М.С., Яламов Ю.И. Основы экологии. – М.: Интерстиль, 1997.
15. Коробкин В.И., Передельский Л.В. Экология.-Ростов н/Д: Изд-во «Феникс», 2001.
16. Миллер Т. Жизнь в окружающей среде. – М.: Пангея, 1993.- Т.1.
17. Небел Б. Наука об окружающей среде. – М.: Мир, 1993. – Т.1,2.
18. Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986.- Т.1,2.
19. Гриневич В.И., Подерягин Г.М., Колкер А.М., Кутепов А.М. Окружающая среда в Ивановской области //Экология и промышленность России. –1999.- №6-7.
20. Петров К.М. Общая экология. – СПб.: Химия, 1998.
21. Реймерс Н.Ф. Охрана природы и окружающей человека среды: Словарь-справочник –М.: Просвещение, 1992.
22. Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) //Россия Молодая.–1994.
23. Розанов С.И. Общая экология: Учебник для технических направлений и специальностей. – СПб.: Лань,2001.
24. Стадницкий Г.В., Родионов А.И. Экология. – М.: Высшая школа, 1988.
25. Степановских А.С. Общая экология. – М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2000.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Основы биологической организации	5
Понятие о системах.....	6
Фундаментальные свойства живых систем.....	10
Системные законы экологии.....	12
Концепции происхождения жизни	14
Значение биоты в формировании облика биосферы.....	15
Этапы органической эволюции.....	17
Организм. Источники энергии для организма.....	21
Трофические отношения между организмами.....	27
Биоразнообразие.....	30
Популяции	32
Статические показатели популяции	32
Динамические характеристики популяции	35
Продолжительность жизни, таблицы и кривые выживания.....	41
Сообщества, их состав и свойства	44
Пищевые цепи и сети. Трофические уровни	45
Продуктивность. Первичная, валовая и чистая продукция сообщества	48
Трофические пирамиды	51
Качество энергии	53
Функциональная структура сообществ. Типы взаимоотно- шений между организмами	55
Условия сосуществования конкурирующих видов. Сопряженная эволюция (коэволюция).....	57
Видовая структура сообществ. Видовое разнообразие	60
Динамика сообществ во времени	63
Экосистемы	66
Классификация экосистем	66
Общие закономерности экосистем	68
Потоки вещества и энергии в экосистемах.....	69
Стабильность и развитие экосистем.....	70
Импульсная стабильность	74
Особенности наземных экосистем	75
Климатическая зональность. Биомы	76
Особенности водных экосистем.....	78

Основные группы организмов в водной среде и их роль в трофических цепях.....	79
Эвтрофирование водоемов	81
Круговорот вещества в потоке энергии в экосистеме.....	83
Разнообразие видов и устойчивость экосистем.....	93
Обратная связь в экосистемах. Понятие стресса.....	94
Биосфера – глобальная экосистема Земли	97
Энергетический баланс биосферы	102
Заключение	103
Указатель имен.....	105
Краткий словарь терминов.....	106
Библиографический список.....	108

Учебное издание

Людмила Владимировна Красухина

Светлана Августовна Никольская

БИОТА

Научный редактор В.В. Васильев

Редактор Т.В. Федорова

Корректор В.В. Котикова

Лицензия ИД №06309 от 19.11.2001. Подписано в печать 23.09.2004

Формат 1/16 60x84. Бумага писчая. Плоская печать.

Усл.печ.л. 6,51. Уч.-изд.л. 6,77. Тираж 300 экз. Заказ №

Редакционно-издательский отдел Ивановской государственной
текстильной академии

153000 г. Иваново, пр. Ф. Энгельса, 21

Типография ГОУ СПО Ивановского энергоколледжа

153025 г. Иваново, ул. Ермака, 41